

UNIVERSITE D'ANTANANARIVO
ÉCOLE SUPÉRIEURE DES SCIENCES AGRONOMIQUES
ÉCOLE DOCTORALE GESTION DES RESSOURCES
NATURELLES ET DEVELOPPEMENT

Equipe d'accueil : Ecologie et Biodiversité

THESE DE DOCTORAT EN SCIENCES AGRONOMIQUES ET
ENVIRONNEMENTALES

Année : 2017

**Etudes de la diversité morphologique,
biologique et écologique de Tsiperifery
(*Piper spp.*) pour la gestion durable des
ressources génétiques à Madagascar**

Soutenue par : RAZAFIMANDIMBY Harizoly
Le 15 décembre 2017

Devant le jury composé de :

Président : Professeur RATSIRARSON Joelisoa

Directeur de thèse : Professeur RAMAMONJISOA Lolona

Rapporteur interne : Professeur RAJOELISON Gabrielle

Rapporteur externe : Professeur RAZAFINJARA Lala

Examineurs :

Professeur RAKOUTH Bakolimalala

Professeur RAZANAKA Samuel



**UNIVERSITE D'ANTANANARIVO
ÉCOLE SUPÉRIEURE DES SCIENCES AGRONOMIQUES
ÉCOLE DOCTORALE GESTION DES RESSOURCES NATURELLES
ET DÉVELOPPEMENT**

Equipe d'accueil : Ecologie et Biodiversité

THESE DE DOCTORAT EN SCIENCES AGRONOMIQUES ET
ENVIRONNEMENTALES

Année : 2017

**Etudes de la diversité morphologique, biologique et
écologique de Tsiperifery (*Piper spp.*) pour la gestion
durable des ressources génétiques à Madagascar**



Soutenue par : RAZAFIMANDIMBY Harizoly
Le 15 Décembre 2017

Membres du comité de thèse :

Pr. RAMAMONJISOA Lolona

Dr. VERHAEGEN Daniel

Pr. RATSIRARSON Joelson

Dr. EDMOND Roger

Dr. GAUTIER Laurent



REMERCIEMENTS

Avant toute chose, j'aimerais adresser mes sincères remerciements et ma reconnaissance à toutes les personnes qui ont concouru à la réalisation de cette thèse

Je remercie mon directeur de thèse, Professeur RAMAMONJISOA Lolona, professeur associé à l'Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques et mon co-directeur de thèse Docteur Daniel VERHAEGEN, chercheur au Coopération Internationale de la Recherche pour l'Agriculture et le Développement, qui malgré leurs multiples responsabilités, m'ont encadré avec implication, compréhension et patience.

Je remercie les membres de mon comité de thèse qui ont veillé au bon déroulement de la thèse, pour leurs conseils et leurs encouragements:

- Professeur RAMAMONJISOA Lolona,*
- Docteur VERHAEGEN Daniel,*
- Professeur RATSIRARSON Joelisoa,*
- Docteur EDMOND Roger et*
- Docteur GAUTIER Laurent*

J'adresse toute ma gratitude aux membres de jury qui m'ont fait l'honneur de juger ce travail :

- Professeur RATSIRARSON Joelisoa, en tant que président du jury,*
- Professeur RAJOELISON Gabrielle, en tant que rapporteur interne,*
- Professeur RAZAFINJARA Lala, en tant que rapporteur externe,*
- Professeur RAKOUTH Bakolimalala, en tant qu'examineur,*
- Professeur RAZANAKA Samuel, en tant qu'examineur.*

Mes remerciements vont également aux responsables de l'Ecole Doctorale Gestion des Ressources Naturelles et Développement qui ont acceptés de m'inscrire au sein de l'Equipe d'Accueil Ecologie et Biodiversité de l'Ecole et ont accordé l'autorisation de la soutenance de la thèse :

- Professeur RAMAMONJISOA Bruno, Directeur*
- Professeur RATSIRARSON Joelisoa, Chef de l'équipe d'Accueil Ecologie et Biodiversité*

Je suis particulièrement reconnaissante aux responsables du Centre National de Recherches Appliquées au Développement Rural (FOFIFA) qui m'ont accordé l'autorisation de mener cette recherche et de m'inscrire à l'ED GRND :

- *Professeur RAZAFINJARA Lala, Directeur Général,*
- *Docteur RAKOTOARISOA Jacqueline, Directeur Scientifique,*
- *Docteur ANDRIANOELISOA Hanitra, Chef du Département de Recherche Forestière et Gestion des Ressources Naturelles.*

Mes remerciements vont également à Docteur BOUVET Jean Marc, qui m'a accueilli en stage sur l'utilisation du logiciel R au sein de son Unité au CIRAD Montpellier.

Je remercie également toute l'équipe du « programme Tsiperifery » du Dispositif de Recherche en Partenariat Forêts et Biodiversité pour les fructueux échanges au sein de l'équipe et mes collègues - aînés du Département de Recherche Forestière et Gestion des Ressources Naturelles pour leurs encouragements et conseils.

Mes profonds remerciements vont également aux responsables des institutions qui ont apporté leurs appuis financiers dans la réalisation de ce travail :

- *Le Directeur Général du FOFIFA,*
- *Le Directeur Général du CIRAD,*
- *Le responsable du SCACC à Madagascar*
- *Le responsable de la Fondation Internationale pour la Science*

J'adresse également mes remerciements à tous ceux qui ont participé et facilité les travaux de collectes de données :

- *Les techniciens et chauffeurs du FOFIFA-DRFGRN et du CIRAD*
- *Les agents de suivi phénologique*
- *Les guides locaux*
- *Les familles qui nous ont accueillies dans les sites*

Je remercie tout particulièrement ma famille qui m'a montré leur soutien et leur encouragement et j'adresse mes tendres remerciements à mon mari et mes enfants : Patrick, Diary et Ndimby pour leur soutien, encouragement et surtout leur compréhension qui nous ont permis d'organiser ma vie de mère de famille, de chercheur et de thésarde.

Que tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail soient rassurés de mes sincères reconnaissances.

Harizoly/Zoly

RESUME

Le *Tsiperifery* ou poivre sauvage de Madagascar a une réputation bien établie sur le marché international des épices. Son exploitation commerciale et traditionnelle lui confère un intérêt économique et social. Pourtant la durabilité de la filière est menacée par des pratiques de collecte très destructives, la dégradation de son habitat potentiel et des fluctuations de la quantité et de la qualité des produits exportés. Ces menaces sont accentuées par l'insuffisance des connaissances scientifiques qui permettraient de poser les bases de sa gestion et valorisation durable. La présente étude a été menée dans le but de palier ce manque d'informations scientifiques. Elle a été focalisée sur la caractérisation de *Tsiperifery* qui intègre différents aspects de la diversité : morphologique, génétique, biologique et écologique.

L'étude a mobilisé différentes méthodes complémentaires. La caractérisation de la diversité morphologique et génétique a été focalisée sur la morphométrie des individus adultes et l'analyse des ADN nucléaires et chloroplastiques. La caractérisation de la diversité biologique a été axée sur l'analyse de la variation du cycle phénologique reproductrice. La caractérisation de la diversité écologique a considéré la diversité des espèces associées et de la structure démographique. Les échantillons utilisés pour ces analyses ont été collectés sur 179 pieds adultes de *Tsiperifery* répartis dans 5 sites se trouvant dans l'aire naturelle de distribution de la ressource.

Les résultats obtenus ont montré que la diversité naturelle observée au sein de *Tsiperifery* se traduit par une variation des principaux traits morphologiques, génétiques, phénologiques et écologiques. Ils constituent des bases scientifiques intéressantes pour la gestion durable de *Tsiperifery*. Ils ont permis d'identifier des axes d'orientations plus précis pour la recherche et de tirer des recommandations opérationnelles en vue de la gestion et de la valorisation durable de cette ressource phytogénétique d'importance économique, sociale et environnementale.

Mots clés : *Tsiperifery*, poivre sauvage de Madagascar, *Piper*, diversité, gestion durable.

SUMMARY

Tsiperifery or Madagascar wild pepper has a well established reputation in the international spice market. Its commercial and traditional exploitations make it of economic and social interest. However, the sustainability of *Tsiperifery*'s sector is threatened by a destructive gathering method, potential habitat degradation and instability of the quantity and quality of exported products. These threats are accentuated by a lack of scientific knowledge for its sustainable management and valorisation. This study was carried out with the aim of addressing this latter problem. It focuses on the characterization of *Tsiperifery* which includes different aspects of diversity pertaining to morphology, genetics, biology and ecology.

This study involves various complementary methods. The characterization of morphological and genetic diversity uses morphometry of matures samples and analyzes of chloroplast and nuclear DNA. Characterization of biological diversity analyses the variation of the reproductive phenological cycle. Characterization of ecological diversity focuses on the diversity of associated species and the demographic structure. Samples used for these analyzes were collected on 179 adult *Tsiperifery* vines which are distributed in 5 sites scattered among *Tsiperifery* natural distriburion areas.

The results show that the natural diversity of *Tsiperifery* corresponds to variations in the main morphological, genetic, phenological and ecological traits. These results provide interesting scientific basis for the sustainable management of *Tsiperifery*. They outline specific orientations for research and operational recommendations for sustainable management and exploitation of this phytogetic resource of high economic, social and environmental importance.

Key words: *Tsiperifery*, Wild pepper of Madagascar, *Piper*, diversity, sustainable management.

FAMINTINANA

Manana ny anjara toerany eo amin'ny tsena iraisam-pirenenan'ny « fanomezantsiro sakafo » ny Tsiperifery na dipoivatra dia an'ny Madagasikara. Manan-daja ara-toekarena sy ara-tsosialy satria trandrahana hamidy sy ampiasain'ny mponina. Marefo anefa ny lalam-barotry ny Tsiperifery noho ny fitrandrahana tsy ara-drariny manimba azy, fahapotehin'ny ala misy azy ary ny fiovaovan'ny habetsaka sy kalitaon'ireo vokatra aondrana. Tsy ampy anefa ireo fahalalana ara-tsiantifika ahafahana mandrindra sy mampaharitra ny fitrandrahana. Hamahana izany olana izany indrindra no antony nitarika ity asa fikarohana ity izay naompana amin'ny famantarana ireo karazana Tsiperifery avy amin'ny fahasamihafana eo amin'ny endriny ivelany, ireo fototarazo ao aminy, toe-piainany, ary ny toetry ny tontolo manodidina ny toerana aniriny.

Tetika maromaro mifameno no nampiasaina nahafanana nanao ity fikarohana ity. Ny famaritana ireo toetra manavaka ireo fahasamihafana arak'endrika azo avy amin'ny fandinihana sy fandrefesana ireo endrika ivelany ; ny ara-fototarazo dia avy amin'ny fandinihana ireo karazana razo ao aminy. Ny famaritana ny fahasamihafana eo amin'ny toe-piainany dia naompana tamin'ny fampitahana ny fomba sy fotoana famelalany sy famoazany. Ny famaritan ireo fahasamihafana ara-haivoary kosa dia mahakasika ireo zavamaniry manodidina azy sy miara-miaina aminy sy ny fitsinjran'ny fototra lahy sy ny vavy misy eo amin'ny vondrona Tsiperifery amin'ny toerana iray. Santionany avy tamin'ny fototra Tsiperifery matoy miisa 179 no nampiasaina, avy amin'ny toerana 5 samy hafa, izay nohezahina hanerana ny faritra ahitana Tsiperifery eto Madagasikara.

Araky ny valim-pikarohana dia azo atao ny mamaritra ireo fahasamihafana misy eo amin'ny vondrona Tsiperifery avy amin'ny fiovaovana eo amin'ny endrika ivelany, fototarazo, fotoana famelanana sy famoazana ary haivoary. Ireo fahalalana ireo dia fototra siantifika mitombona azo ampiasaina ho fitantanana amin'ny fomba maharitra ny Tsiperifery. Izany dia nahafahana nanome toro-lalana sy sori-dalana mazava kokoa ho amin'ny fanohizana ny fikarohana sy toro-lalana azo ampiharina avy hatrany ho fitantanana maharitra ity harena ara-voajanahary manan-danja ara-toekarena, ara-piarahamonina ary ara-tontolo iaianana ity.

Teny fototra: Tsiperifery, dipoavatra dia an'i Madagasikara, *Piper*, fahasamihafana, fitantanana maharitra.

TABLE DES MATIERES

Remerciements	I
Resume	III
Summary	IV
Famintinana	V
Table des matieres	VI
Liste des annexes	X
Listes des cartes	XII
Liste des figures	XIII
Listes des photos	XIV
Listes des tableaux	XV
Liste des acronymes	XVIII
I. INTRODUCTION GENERALE	1
II. ETAT DE CONNAISSANCES ET DEMARCHE METHODOLOGIQUE GLOBALE	5
1. ETAT DE CONNAISSANCES	6
1.1. <i>Tsiperifery</i> : une entité taxonomique à diversité morphologique.....	6
1.2. <i>Tsiperifery</i> : une liane sauvage des forêts humides de Madagascar.....	7
1.3. <i>Tsiperifery</i> : une plante à usages multiples.....	10
1.3.1. Filière <i>Tsiperifery</i> en vogue sur le marché international.....	10
1.3.2. Utilisations et savoirs traditionnels	12
1.4. <i>Tsiperifery</i> : une ressource menacée par une exploitation abusive	13
2. DEMARCHE METHODOLOGIQUE.....	15
2.1. <i>Problématiques</i>	15
2.2. <i>Hypothèses de recherche</i>	19
2.3. <i>Objectifs</i>	20
2.4. <i>Matériels et méthodes</i>	21
2.4.1. Matériels d'étude.....	21
2.4.1.1. <i>Tsiperifery</i> ou poivre sauvage de Madagascar	21
2.4.1.2. Sites d'études	23
2.4.2. Méthodes	25
2.4.2.1. Caractérisation de la diversité morphologique et génétique.....	25
a- Classification morphologique.....	25
b- Classification génétique	26
2.4.2.2. Caractérisation de la diversité du cycle phénologique.....	28
2.4.2.3. Caractérisation de la diversité écologique	29

III. RESULTATS	33
CHAPITRE I : CARACTERISATION DE LA DIVERISTE MORPHOLOGIQUE ET GENETIQUE DE <i>TSIPERIFERY</i>	34
1. INTRODUCTION	34
2. MATERIELS ET METHODES	35
2.1. <i>Caractérisation de la diversité morphologique.....</i>	36
2.1.1. Collecte de données	36
2.1.1.1. Système et dispositif d'échantillonnage	36
2.1.1.2. Morphométrie	37
2.1.2. Traitements et analyses des données.....	39
2.2. <i>Caractérisation de la diversité génétique.....</i>	41
2.2.1. Collectes de données.....	42
2.2.1.1. Collecte de matériel végétal.....	42
2.2.1.2. Extraction d'ADN.....	42
2.2.1.3. Amplification par PCR	42
2.2.1.4. Séquençage d'ADN	43
2.2.2. Caractérisation de la diversité génétique « intra- <i>Tsiperifery</i> »	44
2.2.2.1. Description des séquences	44
2.2.2.2. Construction d'arbres phylogénétiques	45
2.3. <i>Analyses des liens entre les groupes morphologiques et les groupes génétiques</i>	46
3. RESULTATS ET INTERPRETATIONS	46
3.1. <i>Caractéristiques de la diversité morphologique au sein de <i>Tsiperifery</i>.....</i>	46
3.1.1. Tendances générales de la diversité des descripteurs quantitatifs et de leur corrélation	46
3.1.2. Classes issues de la diversité morphologique ou morphotypes.....	51
3.1.2.1. Classes issues de la diversité morphologique de la feuille	51
3.1.2.2. Classes issues de la diversité morphologiques des organes reproducteurs	54
3.1.2.3. Caractères morphologiques des morphotypes	60
3.2. <i>Caractéristiques de la diversité génétique au sein de <i>Tsiperifery</i>.....</i>	65
3.2.1. Diversité génétique de <i>Tsiperifery</i> basée sur le génome nucléaire ITS	65
3.2.2. Diversité génétique chez le <i>Tsiperifery</i> basée sur le génome chloroplastique <i>psbJ-</i> <i>petA</i>	66
3.2.3. Position des morphotypes de <i>Tsiperifery</i> dans l'arbre phylogénétique des <i>Piper</i> des régions tropicales.....	68
3.3. <i>Liens entre diversité morphologique et diversité génétique.....</i>	71
4. DISCUSSION	73
4.1. <i>Descripteurs morphologiques distinctifs des <i>Piper</i>.....</i>	73

4.2. Comparaison des traits morphologiques des quatre morphotypes avec d'autres descriptions de <i>Tsiperifery</i>	74
4.3. Facteurs déterminant de la diversité morphologique de <i>Tsiperifery</i>	77
5. CONCLUSION.....	78
CHAPITRE II : ETUDE DE LA VARIATION DU CYCLE PHENOLOGIQUE DE TSIPERIFERY (PIPER SPP.) DANS SON AIRE NATURELLE DE DISTRIBUTION.	80
1. INTRODUCTION	80
2. MATERIELS ET METHODES	81
2.1. Collectes de données	82
2.1.1. Identification des phénophases	82
2.1.2. Suivi phénologique	82
2.1.3. Identification et relevé des paramètres écologiques.....	84
2.2. Traitement et analyse de données.....	85
2.2.1. Méthode de description de la phénologie reproductrice générale de <i>Tsiperifery</i>	85
2.2.2. Etablissement du cycle phénologique reproducteur des morphotypes de <i>Tsiperifery</i>	86
2.2.3. Identification des facteurs écologiques influant le cycle phénologique.....	87
3. RESULTATS ET INTERPRETATIONS	87
3.1. Cycle phénologique de <i>Tsiperifery</i>	87
3.1.1. Caractères morphologiques des phénophases du cycle phénologique reproducteur de <i>Tsiperifery</i>	87
3.1.2. Caractéristiques du cycle phénologique de <i>Tsiperifery</i>	90
3.2. Caractéristiques des cycles phénologiques reproducteurs des morphotypes de <i>Tsiperifery</i>	91
3.2.1. Cycles phénologiques reproducteurs mâles et femelles de chaque morphotype.....	91
3.2.2. Relation entre la variation du cycle phénologique et les morphotypes.....	95
3.3. Influence des paramètres écologiques sur la phénologie.....	99
4. DISCUSSION	101
4.1. Cycle phénologique chez <i>Tsiperifery</i> comparé à d'autres espèces de la famille des <i>PIPERACEAE</i>	101
4.2. Facteurs déterminants de la phénologie de la reproduction des <i>Tsiperifery</i>	104
4.2.1. Facteurs exogènes	104
4.2.2. Facteurs endogènes	105
5. CONCLUSION.....	106
CHAPITRE III : ETUDE DE LA DIVERSITE ECOLOGIQUE DE TSIPERIFERY	108
1. INTRODUCTION	108
2. METHODES	109

2.1. Etude de la phytosociologie de <i>Tsiperifery</i>	110
2.1.1. Collecte de données	110
2.1.1.1. Inventaire des espèces tutrices	111
2.1.1.2. Inventaire des espèces compagnes	111
2.1.2. Traitement de données	113
2.1.2.1. Analyse de la diversité des espèces tutrices	113
2.1.2.2. Analyse de la diversité des espèces compagnes	113
2.2. Caractérisation de la structure démographique des morphotypes	114
2.2.1. Collectes de donnée	114
2.2.2. Traitement de données	115
3. RESULTATS	116
3.1. Caractéristiques phytosociologiques de <i>Tsiperifery</i>	116
3.1.1. Caractéristiques des tuteurs	116
3.1.1.1. Différents types de tuteurs	116
3.1.1.2. Composition floristique des espèces tutrices	118
3.1.1.3. Espèces tutrices potentielles	119
3.1.2. Caractéristiques de la diversité des espèces compagnes	121
3.1.2.1. Abondance et composition floristique des espèces compagnes	121
3.1.2.2. Diversité spécifique des espèces compagnes des morphotypes	123
3.2. Abondance et sex ratio des morphotypes	127
3.2.1. Abondance et sex ratio des morphotypes en fonction de la présence d'exploitation et de l'altitude	127
3.2.2. Abondance et sex ratio des morphotypes suivant la toposéquence	130
4. DISCUSSION	134
4.1. Tuteurs des lianes de <i>Tsiperifery</i>	134
4.1.1. Diversité des tuteurs chez les morphotypes de <i>Tsiperifery</i>	134
4.1.2. Diversité des espèces tutrices des morphotypes de <i>Tsiperifery</i>	135
4.1.3. Diversité des espèces compagnes des morphotypes de <i>Tsiperifery</i>	136
4.2. Abondance et sex ratio	138
4.2.1. Abondance et sex ratio chez les espèces dioïques	138
4.2.2. Conditions stationnelles influant sur l'abondance et le sex ratio de <i>Tsiperifery</i>	138
5. CONCLUSION	140
IV. DISCUSSIONS ET RECOMMANDATIONS GENERALES	141
1. DISCUSSIONS GENERALES	142
1.1. Vérification des hypothèses	142
1.2. Caractéristiques intégrées des morphotypes	143
1.3. Structure démographique de <i>Tsiperifery</i> et sa gestion durable	145

1.4. Limites de l'étude	146
1.4.1. Limites sur l'échantillonnage.....	146
1.4.2. Insuffisance de la littérature scientifique sur le genre <i>Piper</i>	147
1.4.3. Étude de la diversité du cycle biologique partiel	148
2. RECOMMANDATIONS	149
2.1. <i>Recommandations et perspectives de recherche</i>	149
2.1.1. Identification de critères distinctifs sur les feuilles juvéniles	149
2.1.2. Résolution du conflit concernant M4 sur le plan génétique.....	149
2.1.3. Révision taxonomique des <i>Piper</i> de Madagascar et de l'Océan Indien.....	150
2.1.4. Valorisation des connaissances sur la phénologie et poursuite des suivi- phénologiques	151
2.1.5. Etude de la distribution des morphotypes	152
2.2. <i>Recommandations et perspectives pour la gestion et la valorisation durable de Tsiperifery</i>	153
2.2.1. Utilisation de méthodes de collecte non destructrices	153
2.2.2. Restauration, enrichissement et domestication	154
2.2.3. Amélioration de la qualité de produits	155
2.2.4. Mise en place d'une marque collective pour une meilleure organisation de la filière Tsiperifery	157
2.2.5. Extension des zones d'intervention des projets oeuvrant pour la gestion durable de Tsiperifery.....	158
V. CONCLUSIONS GENERALES.....	160
BIBLIOGRAPHIE.....	163
WEBIOGRAPHIE.....	180

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Article publié dans le journal FRUITS Novembre-Décembre 2017,72(6), 331-340	I
Annexe 2 : Résumé et page de titre de la présentation orale dans « international symposium on survey of uses of plant genetic resources to the benefit of local populations » de l'ISHS du 18 au 22 septembre à Antananarivo, Madagascar.....	XI
Annexe 3 : Résumé de la présentation orale dans le symposium QUALIREG sur « La recherche et l'innovation pour la qualité et le développement du secteur agroalimentaire en Océan Indien » du 20 au 24 novembre à l' Université de Maurice , Réduit, Ile Maurice. XII	XII

Annexe 4 : Paroles de cuisiniers et d'épiciers faisant la promotion de <i>Tsiperifery</i> . (Source : Razafimandimby et al., 2017).....	XIII
Annexe 5 : Clé d'indentification des <i>Piper</i> Malagasy (Manjato et al., 2010).....	XIV
Annexe 6 : carte de la modélisation de la niche écologique de <i>Tsiperifery</i> (source : Razafimandimby, 2013).....	XV
Annexe 7 : Doyle & Doyle CTAB Procedure.....	XV
Annexe 8 : Réaction de polymérisation en chaîne ou PCR	XVII
Annexe 9 : Technique de séquençage selon la méthode de SANGER	XVII
Annexe 10 : Les espèces de référence pour l'alignement des séquences et arbres phylogénétiques des <i>Piper</i> tropicaux, information sur les spécimens et numéros d'accession dans GenBank.	XIX
Annexe 11 : Distribution des individus sur les axes pour les AFDM réalisées avec les descripteurs de la feuille de <i>Tsiperifery</i>	XX
Annexe 12 : Classification hiérarchique des individus avec les 13 descripteurs de la feuille de <i>Tsiperifery</i>	XX
Annexe 13 : Description des classes issues de l'HCPC de l'ensemble de la population de <i>Tsiperifery</i> par les descripteurs de la feuille	XXI
Annexe 14 : Distribution des individus sur les axes pour les AFDM réalisées avec les descripteurs des organes reproducteurs des individus femelles <i>Tsiperifery</i>	XXII
Annexe 15 : Classification hiérarchique des individus femelles de <i>Tsiperifery</i> dans l'AFDM avec tous les descripteurs de l'inflorescence et de l'infructescence.....	XXII
Annexe 16 : Description des classes issues de l'HCPC de la sous-population femelle de <i>Tsiperifery</i> par les descripteurs des organes reproducteurs	XXIII
Annexe 17 : Distribution des individus sur les axes pour les AFDM réalisées avec les descripteurs de l'inflorescence des individus mâles de <i>Tsiperifery</i>	XXIII
Annexe 18 : Classification hiérarchique des individus mâles de <i>Tsiperifery</i> avec tous les descripteurs de l'inflorescence.....	XXIV
Annexe 19 : Description des classes issues de l'HCPC de la sous-population mâle de <i>Tsiperifery</i> par les descripteurs de l'inflorescence	XXIV

Annexe 20 : Résultat du test de corrélation entre la classification basée sur la feuille et le sexe des individus par la méthode de l'Analyses de variance.	XXV
Annexe 21 : Spécimen d'herbier de <i>Tsiperifery</i> conservé à l'herbarium TEF (FOFIFA-DRFGRN).....	XXV
Annexe 22 : Fiche de suivi phénologique	XXVI
Annexe 23: Fiche écologique des individus de <i>Tsiperifery</i> objets de suivis phénologique	XXVII
Annexe 24 : Proportion moyenne du nombre d'individus à chaque phénophase au cours de l'année.....	XXVII
Annexe 25 : Résultats des tests de normalité de la distribution des proportions d'individus pour chaque phénophase (test de Shapiro Wilk)	XXVIII
Annexe 26 : Fiche de relevé pour l'inventaire de <i>Tsiperifery</i> et de leurs tuteurs	XXVIII
Annexe 27: Liste floristique et fréquence des espèces compagnes de M2 et M3 par morphotype par type de forêt (PA : peu abondante, MA : moyennement abondante, TA : très abondante).....	XXIX
Annexe 28 : Résultats de l'analyse de la variance des morphotypes en fonction de la diversité spécifique et fréquence des ECTA.....	XXXIII

LISTES DES CARTES

Carte1. Bassins de collecte et points de collecte de spécimens d'herbier (TEF, TAN, www.tropicos.org, www.rebioma.net) de <i>Tsiperifery</i> à Madagascar (Razafimandimby et al., 2017).	8
Carte 2. Localisation des sites d'étude et modélisation de la niche écologique de <i>Tsiperifery</i> (Razafimandimby, 2017).....	24

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Structure de la filière et échelle des prix de vente au kilogramme de <i>Tsiperifery</i> sec et frais dans le bassin de collecte de l'Angavo en 2015.	12
Figure 2. Cadre logique de recherche.	21
Figure 3. Schéma fédérateur de la démarche méthodologique.	32
Figure 4. Correspondance entre les pics du chromatogramme et base azoté sur une séquence d'ADN.	44
Figure 5. Matrice de corrélation des variables quantitatives de la sous-population femelle de <i>Tsiperifery</i> obtenue avec la fonction <i>chart.Correlation</i> dans R.	48
Figure 6. Matrice de corrélation des variables quantitatives de la sous-population mâle de <i>Tsiperifery</i> obtenu avec la fonction <i>chart.Correlation</i> dans R.	49
Figure 7. Projection des individus de <i>Tsiperifery</i> et des descripteurs de la feuille sur les 2 premiers axes de l'AFDM.	53
Figure 8. Classification des individus de <i>Tsiperifery</i> en 4 morphotypes, basée sur les descripteurs de la feuille par la méthode HCPC.	53
Figure 9. Projection des individus femelles de <i>Tsiperifery</i> et des descripteurs des organes reproducteurs sur les 2 premiers axes de l'AFDM.	56
Figure 10. Regroupement des individus femelles de <i>Tsiperifery</i> en 4 classes basé sur les descripteurs des organes reproducteurs par la méthode HCPC.	56
Figure 11. Projection des individus mâles de <i>Tsiperifery</i> et les descripteurs de l'inflorescence sur les 2 premiers axes de l'AFDM.	58
Figure 12. Regroupement des individus mâles de <i>Tsiperifery</i> en 2 classes basé sur les descripteurs de l'inflorescence par la méthode HCPC.	58
Figure 13. Onze séquences nucléaires (région ITS) de <i>Tsiperifery</i> alignées sur Clustal W.	65
Figure 14. Arbre phylogénétique de <i>Tsiperifery</i> issu des séquences nucléaires (région ITS) par la méthode de l'UPGMA.	66
Figure 15. Seize (16) séquences chloroplastiques (régions <i>psbJ-petA</i>) de <i>Tsiperifery</i> alignées sur Clustal W.	66
Figure 16. Arbre phylogénétique de <i>Tsiperifery</i> issu des séquences chloroplastiques (région <i>psbJ-petA</i>) par la méthode de l'UPGMA.	67
Figure 17. Arbres phylogénétiques des <i>Piper</i> des régions tropicales issus des séquences nucléaires (ITS).....	69

Figure 18. Arbres phylogénétiques des <i>Piper</i> des régions tropicales issus des séquences chloroplastiques (<i>psbJ-petA</i>).....	70
Figure 19. Cycle phénologique reproducteur annuel des morphotypes femelles de <i>Tsiperifery</i> par site à l'issu de suivi phénologique mensuel d'Avril 2014 à Mars 2016.	92
Figure 20. Cycle phénologique reproducteur annuel des morphotypes mâles de <i>Tsiperifery</i> par site à l'issu de suivi phénologique mensuel d'Avril 2014 à Mars 2016.....	93
Figure 21. Dispositif d'inventaire des espèces tutrices des morphotypes de <i>Tsiperifery</i> .	111
Figure 22. Dispositif d'inventaire des espèces compagnes des morphotypes de <i>Tsiperifery</i>	112
Figure 23. Abondance des pieds mâles et femelles de M2 et M3 dans les sites exploités (SE) et les sites non exploités (SNE) et par type de forêt.....	128
Figure 24. Abondance des pieds mâles et femelles de M1 suivant la toposéquence par site.	131
Figure 25. Abondance des pieds mâles et femelles de M2 suivant la toposéquence par site.	131
Figure 26. Abondance des pieds mâles et femelles de M3 suivant la toposéquence par site	132
Figure 27. Abondance des pieds mâles et femelles de M4 suivant la toposéquence par site.	132

LISTES DES PHOTOS

Photo 1. <i>Piper nigrum</i> (a) (http://www.plantes-botanique.org), <i>Tsiperifery</i> (b), <i>Piper borbonense</i> (c)	6
Photo 2. Différents stades de développement de <i>Tsiperifery</i>	9
Photo 3. Eléments de botanique	22
Photo 4. Echantillons d'herbier (b) et de fruit (c) collectés sur l'individu n° 28 (a) à Tsiazompaniry.	36
Photo 5. Feuilles de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.....	63
Photo 6. Inflorescences mâles de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.....	63
Photo 7. Inflorescences femelles de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.....	64
Photo 8. Fruits de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.....	64

Photo 9. Stades phénologiques des fleurs femelles	88
Photo 10. Stades phénologiques des fruits	88
Photo 11. Stades phénologiques des inflorescences mâles	89
Photo 13. Résidus de pollens sur les stigmates des fleurs femelles de M3.....	98
Photo 14. Grappes incomplètes observées en hiver	104
Photo 15. Individus de <i>Tsiperifery</i> sur arbre (a), sur rocher (b) et sur bois mort (c).	117
Photo 16. Espèces tutrices potentielles de <i>Tsiperifery</i>	120

LISTES DES TABLEAUX

Tableau 1. Correspondance des descriptions morphologiques et des noms vernaculaires de <i>Tsiperifery</i> par les populations riveraines des forêts dans le corridor de l'Ankay et à Fianarantsoa (Source : Touati, 2011).....	7
Tableau 2. Usages du <i>Tsiperifery</i> par les populations locales malgaches (Touati, 2012)..	13
Tableau 3. Caractéristiques des sites d'étude.	23
Tableau 4. Nombre d'échantillons par site pour la classification morphologique	36
Tableau 5. Descripteurs sélectionnés sur les organes aériens de <i>Tsiperifery</i> pour la classification morphologique.	38
Tableau 6. Nombre d'échantillons par site sélectionnés pour le séquençage.....	44
Tableau 7. Nombre de séquences (ITS et <i>psbJ-petA</i>) utilisées pour l'analyse phylogénétique par site.	45
Tableau 8. Paramètres d'analyse statistique descriptive de la distribution des descripteurs quantitatifs des sous-populations femelles et mâles et femelles de <i>Tsiperifery</i>	50
Tableau 9. Contribution des descripteurs au découpage en classe basé sur la feuille.....	52
Tableau 10. Contribution des descripteurs au découpage en classes de la sous-population femelle basé sur l'inflorescence et l'infructescence.	55
Tableau 11. Contribution des descripteurs au découpage en classes de la sous-population mâle basé sur l'inflorescence.	59

Tableau 12. Distribution des individus (en %) des classes obtenues des sous-populations mâles et femelles dans les classes obtenues de la classification basée sur la feuille.....	60
Tableau 13. Correspondance entre les classes obtenues des 3 classifications basées sur les descripteurs de la feuille, des organes reproducteurs mâles et femelles.....	60
Tableau 14. Les traits morphologiques caractéristiques des 4 morphotypes de <i>Tsiperifery</i>	61
Tableau 15. Distribution des morphotypes de <i>Tsiperifery</i> dans les clades nucléaires (Cn) et chloroplastiques (Ccp)	71
Tableau 16. Descripteurs distinctifs des morphotypes de <i>Tsiperifery</i> et de 12 espèces poivres sauvages du Nord Est de l'Inde sur les individus femelles.....	73
Tableau 17. Correspondance des morphotypes avec des appellations issues d'autres descriptions de <i>Tsiperifery</i>	75
Tableau 18. Nombre final d'individus suivis par sexe par morphotype par site faisant l'objet de suivi phénologique de juillet 2014 à juin 2016.....	83
Tableau 19. Valeur de p de l'analyse de la variance mensuelle du nombre d'individus femelles par phénophase au cours d'une année.	90
Tableau 20. Valeur de p de l'analyse de la variance mensuelle du nombre d'individus mâles par phénophase au cours d'une année.	90
Tableau 21. Valeurs de p des analyses de la variance de la répartition mensuelle de chaque phénophase des cycles reproducteurs des femelles et mâles des 4 morphotypes.....	96
Tableau 22. Valeurs de p des analyses de la variance de la répartition mensuelle de chaque phénophase des cycles reproducteurs femelles et mâles des morphotypes M2 et M3 de <i>Tsiperifery</i> (significatif pour $p < 0,05$).	97
Tableau 23. Résultats de l'analyse de la variance de la distribution mensuelle de chaque phénophase en fonction des paramètres écologiques et de l'interaction paramètres écologiques/morphotype pour les 2 pics du cycle phénologique de <i>Tsiperifery</i>	100
Tableau 24. Répartition des échantillons par site par toposéquence pour l'inventaire des espèces compagnes de <i>Tsiperifery</i>	112
Tableau 25. Abondance et fréquences des types de tuteurs de M2 et M3 par type de forêt.	117

Tableau 26. Composition floristique des tuteurs par morphotypes par type de forêts	118
Tableau 27. Espèces tutrices potentielles de M2 et M3 par type de forêt.	119
Tableau 28. Abondance des espèces compagnes de M2 et M3 par type de forêt.....	121
Tableau 29. Composition floristique des espèces compagnes de M2 et M3	122
Tableau 30. Nombres d'espèces compagnes (EC) par classe d'abondance par morphotype et par type de forêt	124
Tableau 31. Résultats du test de comparaison de M2 et M3 sur base des la diversité spécifique et fréquence des espèces compagnes (test de lambda de Wilks).....	124
Tableau 32. Espèces compagnes spécifiques à M2 et M3 par type de forêt	125
Tableau 33. Espèces compagnes les plus abondantes (ECTA) de M2 et M3.....	126
Tableau 34. Valeurs de p des analyses de la variance de l'abondance des pieds mâles et femelles de M2 et M3 en fonction de la présence de l'exploitation et de l'altitude.....	127
Tableau 35. Sex ratio des morphotypes M2 et M3 de <i>Tsiperifery</i> en fonction de la présence d'exploitation et de type de forêt.	129
Tableau 36. Sex ratio des morphotypes de <i>Tsiperifery</i> suivant la toposéquence par site.	133
Tableau 37. Comparaison entre la composition floristique des espèces compagnes (EC) de <i>Tsiperifery</i> et des habitats similaires.....	137
Tableau 38. Critères caractéristiques de la diversité naturelle au sein de <i>Tsiperifery</i>	142

LISTE DES ACRONYMES

ACP : Analyse des composantes principales

ACM : Analyses des composantes multiples

ADN : Acide DesoxyriboNucléique

AETFAT : Association pour l'Etude et Taxonomie de la Flore de l'Afrique
Tropicale

AFD : Agence Française pour le Développement

AFDM : analyse factorielle de données mixtes

AR : Ariary

BGF : Bourses du Gouvernement Français

CAPETsip : Création d'associations paysannes d'exploitation durable de
Tsiperifery

CDB : Convention sur la Diversité Biologique

CIRAD : Coopération International de Recherche pour l'Agriculture et le
Développement

CITES: Convention on International Trade in Endangered Species of wild fauna
and flora

CTAB : bromure d'hexadécyltriméthyl ammonium

DHP : diamètre à hauteur de poitrine

DomeTsip : Domestication des lianes de *Tsiperifery* en bordure des Aires Protégées
de Madagascar

DP F&B : Dispositif de recherche en Partenariat Forêts et Biodiversité

DRFGRN : Département de Recherches Forestière et Gestion des Ressources
Naturelles

ESSA-Forêts : Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Mention Foresterie et
environnement

FAO : Food and Agriculture Organisation

FOFIFA : Foibem-pirenena monba ny Fikarohana ampiarina ho Fampanandrosoana ny eny Ambanivohitra (Centre National de Recherches Appliquées au Développement Rural)

NCBI : National Center for Biotechnology Information

GPS : Global position system

HCPC : Classification hierarchique sur Composante Principale

IFS : International Foundation for Science

INNOVEPICE : Projet pour la promotion de l'innovation des épices endémiques ou introduites à Madagascar

IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

MBEV : Mention Biologie et Ecologie Végétale

NCBI : National Center for Biotechnology Information

OGM : Organisme génétiquement modifié

ONU : Organisation des Nations Unies

PARRUR : Projet de recherche en partenariat e dans le secteur rural

PCR : Polymerase Chain Reaction

PFNL : Produits Forestiers Non Ligneux

PK : Point Kilométrique

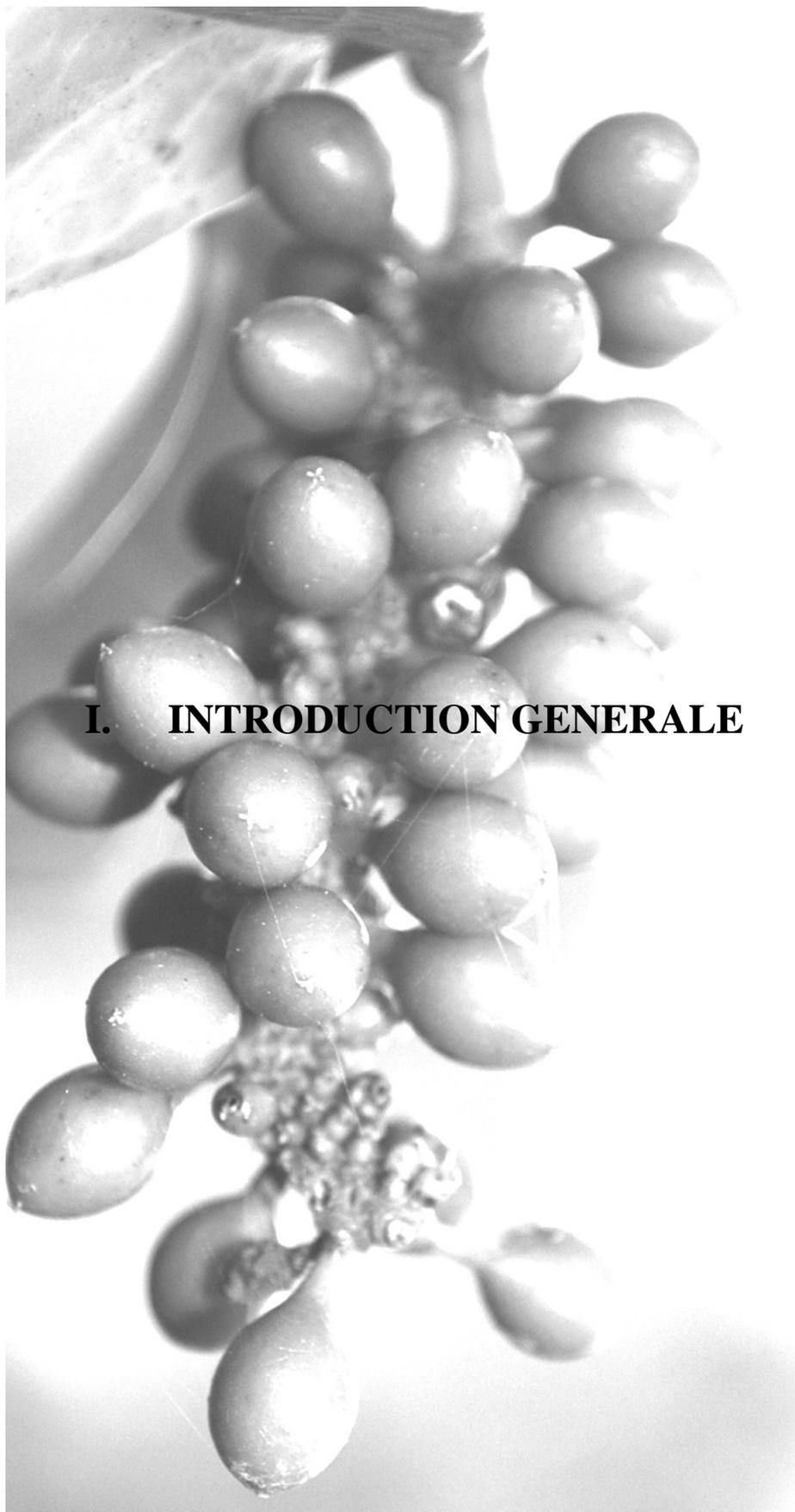
PNUE : Programme des Nations Unies pour l'Environnement

RENECOFOR : Réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers

TEF : Tana Eaux et Forêts (sigle international de l'herbier du FOFIFA –DRFGRN)

UMR AGAP : Unité de Recherche Amélioration génétique et adaptation des plantes méditerranéennes et tropicales

UPGMA: Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean



I. INTRODUCTION GENERALE

L'importance des forêts dans la réduction de la pauvreté, et de ses impacts sur les moyens d'existence et le bien-être des communautés rurales est de plus en plus reconnue dans le monde (Cavendish, 2000 ; Mayers, 2006). A Madagascar, les ressources forestières jouent un rôle important dans le quotidien de la population aussi bien en milieu urbain qu'en milieu rural. Les populations riveraines des forêts ont développé de très fortes et complexes relations avec les milieux forestiers, basées d'une part sur l'utilisation du feu, faisant partie intégrante des systèmes agraires caractérisés par l'agriculture sur défriche brûlis ; et d'autre part sur l'exploitation des ressources forestières dont de nombreuses populations tirent leurs moyens de subsistance. Le corridor forestier oriental de l'île, qui longe une grande partie de la côte Est, constitue aujourd'hui un exemple illustrant parfaitement ces relations. L'agriculture sur défriche-brûlis y est toujours prépondérante, et les populations paysannes, particulièrement vulnérables et vivant d'une économie de subsistance, y sont extrêmement dépendantes des ressources alimentaires, pharmaceutiques et matérielles offertes par la forêt (Aubert et al., 2003).

Les Produits Forestiers Non Ligneux ou PFNL que De Beer et Mc Dermott (1989) qualifie de « tous les matériaux biologiques autres que le bois qui sont prélevés dans les forêts à des fins d'utilisation humaine », présentent pour les populations rurales riveraines des forêts une solution aux stratégies de subsistance. D'une part, ces produits fournissent une assurance vitale contre la malnutrition dans les périodes de soudure (Marshall et al., 2005) et peuvent contribuer significativement par leur commercialisation à l'augmentation des revenus des ménages, et jouent alors le rôle de « filet de sécurité » ou de « recettes d'appoint » (Belcher et al., 2005 ; Marshall, 2005). D'autre part, l'exploitation et la collecte des PFNL offrent des opportunités d'emploi pour les populations rurales, en particulier lors des périodes de soudure (Nguyen, 2006). De même, les PFNL ont une importance économique considérable. Dans les pays en voie de développement, jusqu'à 80 pour-cent (%) des populations dépendent des PFNL pour vivre (Adepoju et Salau, 2007). En 2000 à Madagascar, les PFNL représentaient plus de 40 % en valeur des produits forestiers à l'exportation (Abraham et al., 2003).

Au de là de leur importance socio-économique, le concept des PFNL est surtout né dans les années 1990 en prenant une dimension écologique. L'exploitation des PFNL est vue comme une option écologique de développement économiquement acceptable. Elle permettrait une meilleure prise en considération de la biodiversité et de sa conservation

(Arnold et Pérez, 2001), et ces produits peuvent être récoltés sans provoquer de perturbation de l'environnement forestier (Lebel, 2008). De nombreuses études scientifiques ont ainsi soutenu que les PFNL peuvent être récoltés sans provoquer de détérioration des fonctions environnementales essentielles et en préservant la diversité biologique (Anderson et Pérez, 2001 ; Plotkin et Famolare, 1992 ; Peters, 1999). L'exploitation des PFNL pourrait bien ainsi répondre à l'objectif des dispositions institutionnelles nationales et internationales qui visent à marier la conservation de la biodiversité et le développement économique telles que la Stratégie Nationale de Gestion Durable de la Biodiversité, le Plan National Stratégique de Gestion des Ressources Phylogénétiques et le Traité International pour les Ressources Phytogénétiques utiles à l'Alimentation et l'Agriculture.

Le *Tsiperifery* ou poivre sauvage de Madagascar est une liane appartenant au genre *Piper* (PIPEARACEAE). C'est aujourd'hui un PFNL de luxe proposé dans les épicerie fines ou associé aux mets les plus fins servis par la grande restauration des pays du Nord (Razafimandimby et al., 2017). Cette épice fait l'objet d'une attention particulière et d'une demande croissante sur le marché international depuis 2010 (Touati, 2012). L'exploitation de *Tsiperifery* offre des opportunités d'emploi pour les différents acteurs de la filière. Elle constitue une source de revenu complémentaire pour les récolteurs qui sont des paysans pauvres à faible revenus vivant dans et en lisière de forêt (Razafimandimby et al., 2017).

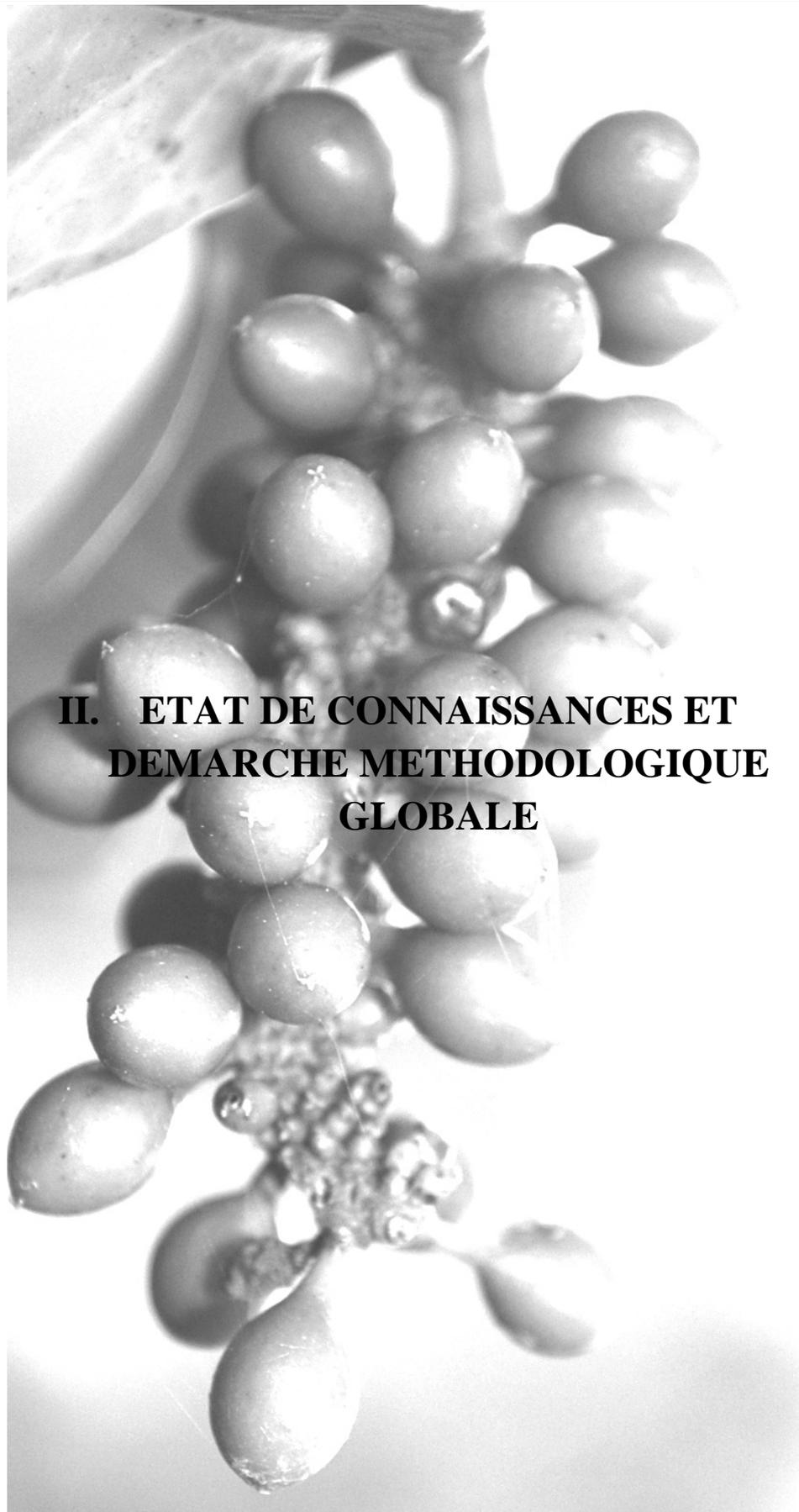
Pourtant, plusieurs indices concordants amènent à conclure que la filière *Tsiperifery* est menacée. Cette ressource fait l'objet d'une méthode de cueillette destructrice. Son habitat est menacé par l'agriculture sur brûlis et le prélèvement illicite de bois d'œuvre (Razafimandimby, 2011 ; Touati, 2012 ; Levesque, 2012). En ajoutant à ces constats les exemples de surexploitation de PFNL qui sont survenus à Madagascar (cas de *Prunus africana*, *Euphorbia intisy*, *Cedrelopsis grevei*), le contexte actuel d'exploitation de *Tsiperifery* va dans le sens contraire « d'une option écologique de développement économiquement acceptable ». De plus, la conception d'approches pratiques interdisciplinaires pour préserver et restaurer cette ressource se heurte à un manque de connaissances scientifiques. En effet, les différents acteurs de la filière opèrent sans connaissances fiables quant à la diversité et l'écologie de la plante, aux stocks réels, aux niveaux de prélèvement acceptables, aux effets des différentes pratiques de cueillette et de traitement sur la qualité du produit et la durabilité de la filière (Razafimandimby et al., 2017). Pourtant ces informations sont primordiales pour la gestion durable de cette ressource.

Le but de ce travail est de contribuer à faire de l'exploitation de *Tsiperifery* une option écologique de développement économiquement acceptable en apportant des connaissances scientifiques relatives à la diversité au sein de *Tsiperifery*. Elle a pour objectif de caractériser la diversité du *Tsiperifery* en vue de sa gestion durable à Madagascar. La caractérisation effectuée prend en considération les différents niveaux de la définition de la diversité biologique selon l'article 2 de la Convention sur la Diversité Biologique ou CDB (ONU, 2012) : diversité morphologique, diversité génétique, diversité biologique (phénologique) et diversité écologique. Pour atteindre cet objectif, cette étude s'articule comme suit :

- une première partie expose l'état de connaissances sur le *Tsiperifery*, la problématique prise en charge et la démarche méthodologique globale adoptée pour conduire cette recherche ;

- les résultats sont ensuite présentés en trois chapitres sous forme d'articles. Le premier chapitre est axé sur la caractérisation de la diversité morphologique et génétique du *Tsiperifery*. Le deuxième est focalisé sur la caractérisation de la diversité du cycle phénologique du *Tsiperifery*. Le troisième présente les résultats de la caractérisation de la diversité écologique du *Tsiperifery* ;

- une discussion générale met en commun les résultats et fait la corrélation entre les différentes caractéristiques de la diversité du *Tsiperifery* pour en déduire des recommandations pratiques pour sa gestion durable.



**II. ETAT DE CONNAISSANCES ET
DEMARCHE METHODOLOGIQUE
GLOBALE**

1. ETAT DE CONNAISSANCES

1.1. *Tsiperifery* : une entité taxonomique à diversité morphologique

Au même titre que le poivre noir, le *Tsiperifery* ou poivre sauvage de Madagascar appartient au genre *Piper* de la famille des Piperaceae qui est une famille pantropicale (Quijano-Abril et al., 2006 ; Wanke et al., 2007 ; Samain et al., 2008 ; Samain et al., 2009 ; Samain et al., 2010). Dans le monde, le genre *Piper* regrouperait 2000 espèces dont 545 espèces seulement sont décrites (Jaramillo et Manos, 2001).

Si l'on se réfère à la classification botanique la plus récente en ce qui concerne le genre *Piper* à Madagascar (De Candolle, 1923 ; Decary, 1946), trois espèces de *Piper* correspondent à la dénomination de *Tsiperifery* : *Piper borbonense* C.DC, *Piper pyriformium* Vahl et *Piper pachyphyllum* Baker. Une nouvelle classification provisoire et non publiée de Manjato et al. (2010) recense 13 espèces de *Piper* à Madagascar dont *P. pachyphyllum*, *P. borbonense*, *P. heimii* et quatre nouvelles espèces endémiques pourraient être rapportés au *Tsiperifery*.

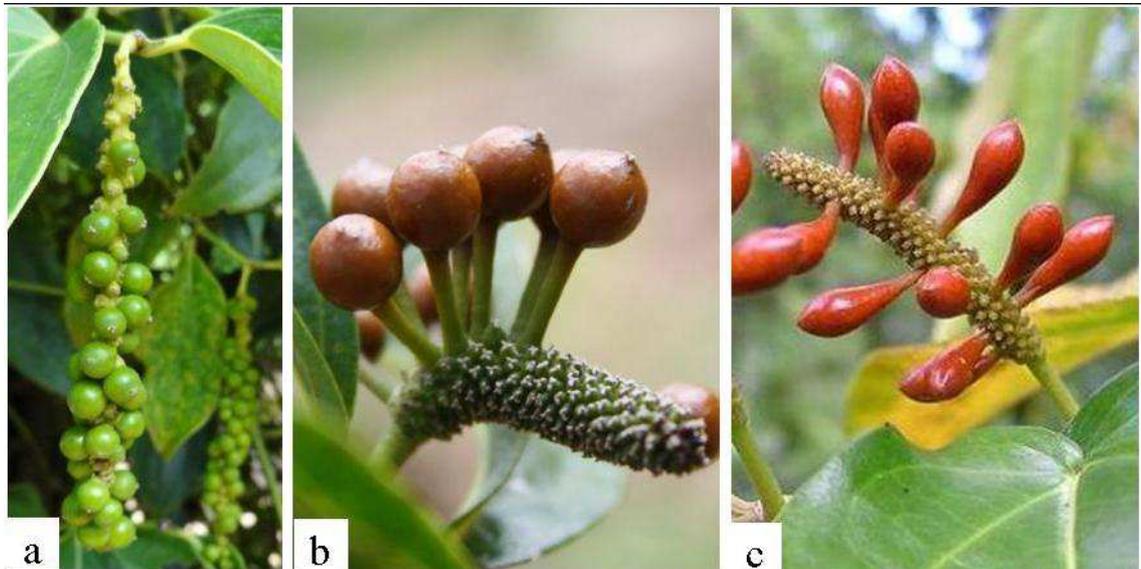


Photo 1. *Piper nigrum* (a) (<http://www.plantes-botanique.org>), *Tsiperifery* (b), *Piper borbonense* (c) (www.arbres-reunion.cirad.fr)

La présence de pédicelles différencie le *Tsiperifery* des poivres noirs (*P. nigrum*) mais le rapproche, avec beaucoup de similarités au niveau des feuilles, des poivres à queue de la Réunion (*P. borbonense*). C'est pourquoi il a toujours été appelé *P. borbonense* dans les étiquettes commerciales. Ainsi, Neuwinger (2000) a émis l'hypothèse qu'il est fort probable que l'appellation *Tsiperifery* regroupe plusieurs espèces ou, s'il ne s'agit que

d'une seule espèce, qu'elle présente une variabilité intraspécifique. Toutefois, il est à noter que *Piper pyrifolium* est parfois considéré comme un synonyme de *P. borbonense* et *Piper pachyphyllum* est une espèce endémique de Madagascar (www.tropicos.org).

A Madagascar, le *Tsiperifery* est connu sous différents noms vernaculaires qui illustrent surtout ses utilisations traditionnelles. L'usage culinaire met essentiellement en avant la valeur d'épice, en remplacement du traditionnel *sakay* (piment, en malgache) : *sakaiala* (piment de la forêt), *sakarivonala* (gingembre de la forêt), *sakarivondambo* (gingembre des potamochères), *sakarivovahy* (liane gingembre). La morphologie de la plante et d'autres usages culturels sont aussi traduits dans les dénominations traditionnelles : *vahibe* (grande liane), *tsivirombato* (qui grimpe aux rochers), *tsimahalatsaka* (qui empêche la pluie ou la foudre de tomber). Cependant, et paradoxalement par rapport à son usage principal le nom vernaculaire le plus communément accepté pour cette épice et qui lui donne son nom commercial est lié à son action cicatrisante : *Tsiperifery*, qui signifie littéralement « qui fait que les plaies n'existent pas ».

Il est intéressant de noter que les populations locales font une différenciation morphologique des pieds de *Tsiperifery*. Parfois, un nom vernaculaire correspond à une description basée sur la forme des baies et des feuilles (Tableau 1).

Tableau 1. Correspondance des descriptions morphologiques et des noms vernaculaires de *Tsiperifery* par les populations riveraines des forêts dans le corridor de l'Ankai et à Fianarantsoa (Source : Touati, 2011).

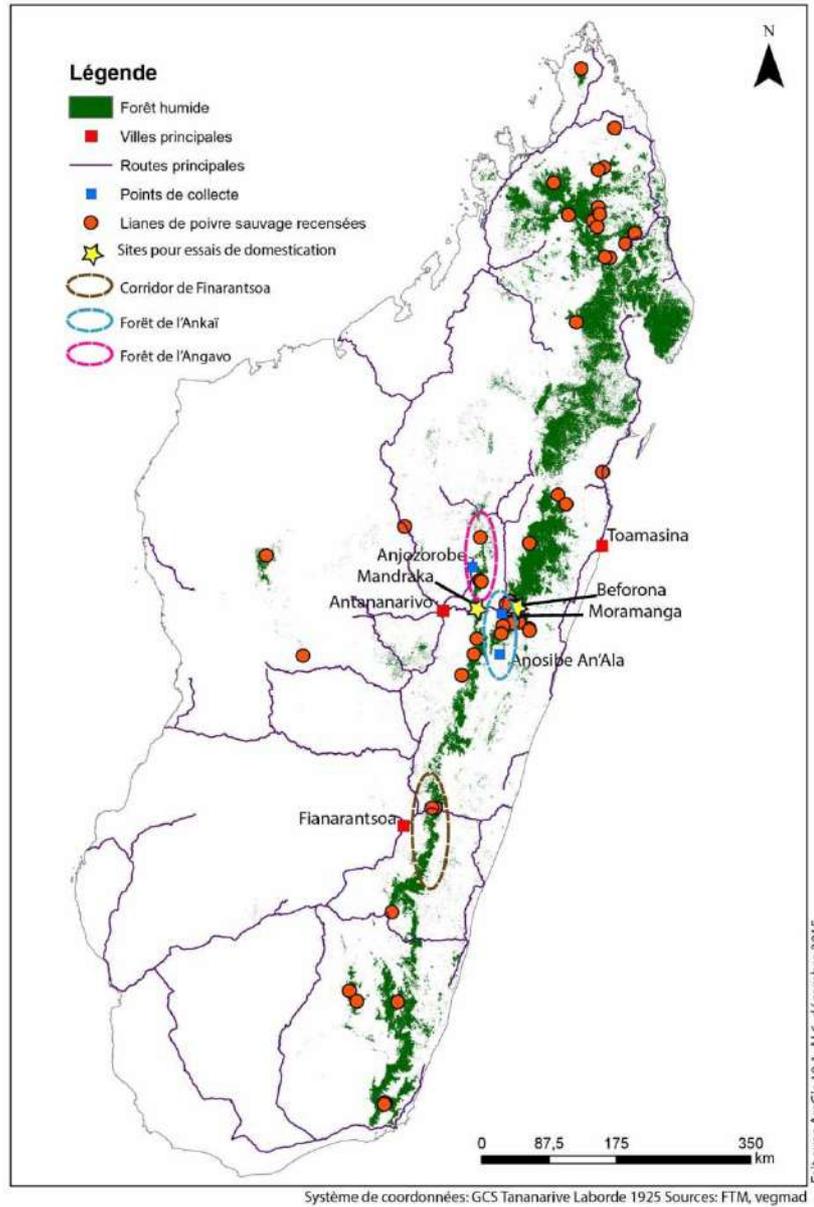
Critères de différenciation	Nom vernaculaire	Site
Baies ovoïdes, petites feuilles	<i>Tsiperifery lahy</i> (<i>tsiperifery</i> male)	Corridor de l'Ankai
Baies globuleuses, grandes feuilles	<i>Tsiperifery vavy</i> (<i>tsiperifery</i> femelle)	Corridor de l'Ankai
Grosses baies de couleur orangée	<i>Tsivirombato</i>	Fianarantsoa

Les noms vernaculaires qui font référence au sexe (*Tsiperifery lahy*, *Tsiperifery vavy*) n'ont aucun lien avec la dioicité de la plante vu qu'ils se rapportent à des pieds fructifères.

1.2. *Tsiperifery* : une liane sauvage des forêts humides de Madagascar

Comme *Peperomia*, le principal autre genre de la famille des PIPERACEAE, le genre *Piper* a une distribution pantropicale. Au niveau mondial, la plupart des espèces du

genre sont distribuées entre des altitudes comprises entre 0 et 2500 mètres (m), mais on peut en trouver jusqu'à une altitude de 3000 m (Gentry et Dondson, 1987).



Cartel. Bassins de collecte et points de collecte de spécimens d’herbier (TEF, TAN, www.tropicos.org, www.rebioma.net) de *Tsiperifery* à Madagascar (Razafimandimby et al., 2017).

Le *Tsiperifery* a pour habitat les forêts denses humides sempervirentes de l’Est de Madagascar. Il se rencontre du Nord au Sud depuis Antsiranana jusqu’à Taolagnaro ; du littoral jusqu’à plus de 1200m d’altitude (carte 1). Ces forêts sont conditionnées par un climat de type équatorial avec saison sèche inexistante ou de faible intensité. Ce type de climat convient au développement de *Tsiperifery* sachant que la précipitation minimale, la

température minimale et la présence de la couverture forestière sont les principaux facteurs écologiques les plus influant sur sa distribution (Razafimandimby, 2011).



Photo 2. Différents stades de développement de *Tsiperifery* : plantule (a), individu juvénile rampant au sol (b), individu juvénile rampant sur un tuteur (c), individu adulte stérile (d), individu florifère (e), individu fructifère (f)

Les plantules de *Tsiperifery* portent uniquement des feuilles cordiformes. La croissance se fait par l'émission de nouveaux nœuds et entre-nœuds et qui donne lieu à un jeune plant à tige lianescente. Avec son tempérament sciaphile édifiatrice (Razafimandimby, 2011), les jeunes plantes rampent au sol à l'ombre de la canopée forestière jusqu'à la recherche d'un tuteur et s'y accrochent grâce aux racines-crampons qui apparaissent au niveau des nœuds. A 2 à 3 ans d'âge, la plante émet les premières branches ou rameaux plagiotropes qui portent des feuilles oblongues (Ramahavalisoa, 2016). Ce sont ces rameaux qui porteront les fleurs et les fruits et qui se développeront pour former le houppier de la liane adulte. Ils colonisent le houppier du tuteur à la recherche de lumière dans la canopée.

Des essais de multiplication par bouturage en pépinière ont été effectués par l'équipe du programme *Tsiperifery* du DP Forêts et Biodiversité dans la station de recherche du DRFRGN à Marolafa Beforona. Les boutures issues de jeunes tiges provenant des drageons à feuilles cordiformes donnent un taux de reprise moyenne de 43%, supérieur par rapport aux boutures collectées sur les rameaux qui n'ont qu'un taux de reprise de l'ordre de 5% (Rafitoharison, 2016 ; Razafimandimby et al., 2016)

En termes de phénologie, aucune étude précise n'a encore été effectuée sur le *Tsiperifery*. Des résultats à partir des informations portées par les spécimens d'herbier et par le biais d'enquêtes auprès des populations ceuilleuses et riveraines des forêts ont révélé que la floraison est annuelle et que la maturité des fruits est optimale d'octobre à décembre (Manjato et al., 2010 ; Touati, 2012).

1.3. *Tsiperifery* : une plante à usages multiples

1.3.1. Filière *Tsiperifery* en vogue sur le marché international

Depuis l'antiquité, les épices et les herbes ont été utilisées dans le monde entier pour rehausser la saveur et la conservation des aliments, ainsi qu'à des fins médicinales et cosmétiques (Mamatha et al., 2008). Elles ont été très recherchées, tout comme l'or. Aujourd'hui, les épices ne sont plus des produits aussi luxueux, mais avec leur démocratisation, ils font l'objet d'une forte demande et leur importance est encore croissante (Schweiggert et al., 2007).

Bien connu des malgaches depuis fort longtemps mais découvert en 2004 par les grands cuisiniers européens et en particulier, Olivier Roellinger, un passionné d'épices et le restaurateur Gérard Vives (Couplan, 2009), le poivre sauvage de Madagascar *ou Tsiperifery* (ou encore *voatsiperifery* qui signifie en malgache « *fruit du tsiperifery* ») a aujourd'hui une réputation bien établie dans le monde des restaurateurs, des grand cuisiniers et des épiciers de luxe d'Europe. Ceux-ci l'ont rapidement adopté et en assurent une promotion dithyrambique, jouant à la fois sur les qualités gustatives du produit et sur son caractère rare, original, exotique et mystérieux associé à son endémisme malgache et à la difficulté de sa collecte (cf Annexe 4).

Cette épice fait l'objet d'une attention particulière et d'une demande croissante sur le marché international depuis 2010 (Touati, 2012). En conséquence, entreprises locales et exportateurs ont rapidement identifié le potentiel économique du *Tsiperifery* et s'en sont emparé (Razafimandimby et al., 2017). Touati (2012), a estimé le total des exportations de

Tsiperifery (grains secs) à environ 50 tonnes pour l'année 2011. D'après les dernières enquêtes, 25 tonnes auraient été exportées en 2014 (Razafimandimby et al., 2017). Ces chiffres sont cependant à prendre avec précaution. Il s'agit d'estimations basées sur des dires d'acteurs, dans la mesure où le poivre sauvage, sujet pour l'instant à aucune réglementation, n'est pas référencé dans les exportations malgaches. Il y est à ce jour assimilé au poivre noir (Raharijaona, 2015).

Pour pouvoir répondre à la demande les collecteurs ont étendu les bassins d'approvisionnement. Les baies exportées sont issues principalement de deux bassins : les forêts naturelles de l'Angavo (exploité depuis 2006) et de l'Ankay (exploité depuis 2009) (Carte 1). Une exploitation avait commencé en 2009 dans le corridor de Fianarantsoa (Carte 1) mais qu'elle a semble-t-il été abandonné à partir de 2012 (Touati, 2012).

Au sein de ces bassins de collecte, l'exploitation du *Tsiperifery* est organisée selon un modèle économique mettant en relation un faible nombre d'acteurs structurés en trois niveaux (Figure 1). Les modes de coordination semblent essentiellement basés sur la recherche d'un profit à court terme et une logique de rentabilité maximale. L'exploitation du poivre sauvage apporte des revenus faibles aux acteurs les plus vulnérables situés à l'amont de la filière et génère davantage de profit pour les acteurs de l'aval (Razafimandimby et al., 2017).

En amont se trouvent les récolteurs qui appartiennent aux populations locales : ce sont en général des paysans pauvres à faible revenus habitant dans et en lisière de la forêt. Leur économie est avant tout basée sur l'autosubsistance assurée par les cultures vivrières, mais aussi sur un revenu complémentaire lié au prélèvement de PFNL notamment le miel, le poivre et l'écrevisse. Au début de la période de cueillette, les récolteurs sont approchés par des collecteurs, deuxième maillon de la chaîne.

Ces collecteurs ne sont pas spécialisés, ils agissent comme intermédiaires et s'intéressent à une gamme variée de produits locaux (piment, goyave, gingembre...) afin de les revendre à des exportateurs ou des distributeurs nationaux, implantés dans les centres urbains (Antananarivo, Tamatave, principalement) qui forment le troisième et dernier niveau de cette filière.

Les caractéristiques organoleptiques spéciales et uniques associées au *Tsiperifery*, alliées à son origine endémique malgache lui ont conféré une notoriété exotique, un renom sur le marché international des épices mais aussi une haute valeur ajoutée qui a incité de plus en plus d'acteurs (cueilleurs, collecteurs, sociétés...) à investir dans sa récolte et son

commerce. Pourtant, la distribution de la valeur ajoutée entre les acteurs de la filière est très inégale. Le kilo de *Tsiperifery* sec est acheté aux cueilleurs aux environs de 4 euros alors qu'il atteindra 180 euros sur le marché international. A chaque étape de la filière, le prix de vente semble augmenter d'un facteur cinq.

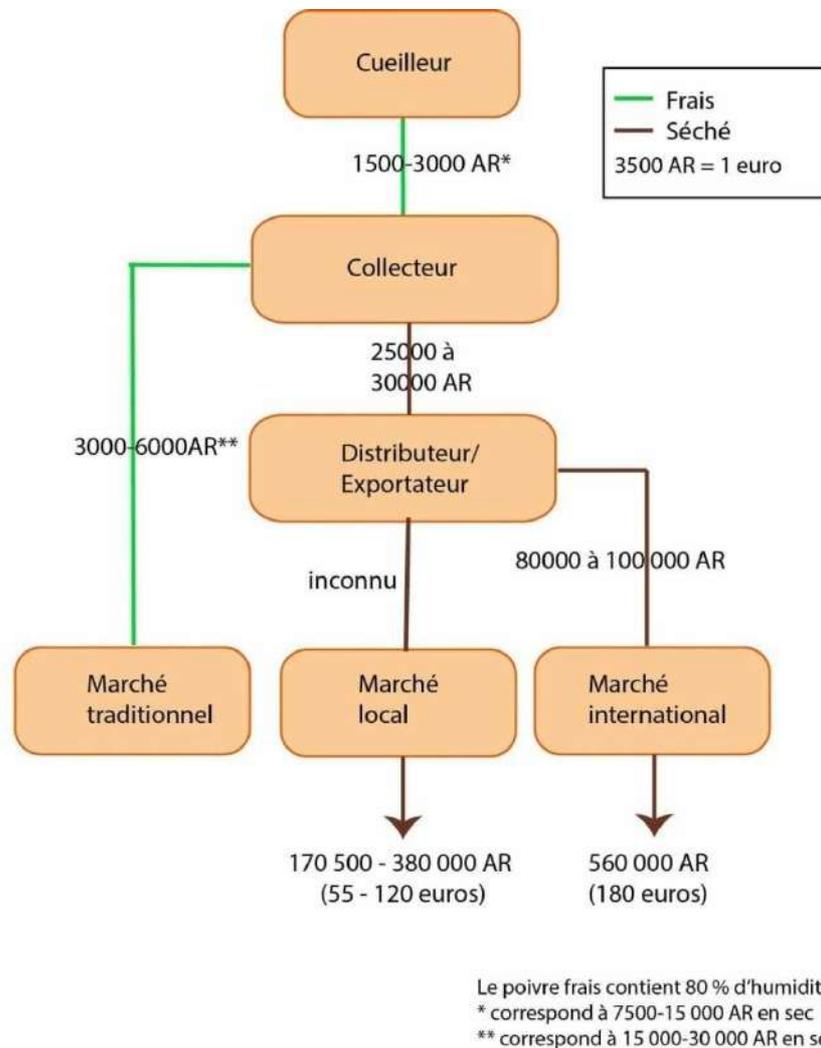


Figure 1. Structure de la filière et échelle des prix de vente au kilogramme de *Tsiperifery* sec et frais dans le bassin de collecte de l'Angavo en 2015 (Razafimandimby et al., 2017).

1.3.2. Utilisations et savoirs traditionnels

Si la cuisine occidentale vient de découvrir les qualités organoleptiques du *Tsiperifery*, il n'en est pas de même pour les populations malgaches. Les populations riveraines des forêts exploitent et utilisent de façon traditionnelle le *Tsiperifery* pour ses valeurs culinaires, médicinales mais aussi pour ses pouvoirs magiques, connues depuis fort longtemps (Tableau 2).

Tableau 2. Usages du *Tsiperifery* par les populations locales malgaches (Touati, 2012).

Domaine d'usage	Organe utilisé	Mode de préparation	Utilisation
Alimentaire	Fruits	Pâte de fruits frais pilés, liée avec de l'huile	-Ingrédient du sakay (piment) -Epice du <i>ravitoto</i> (plat traditionnel à base de feuilles de manioc pilé) -Substitut du carry
		Fruits secs entiers ou concassés	-Epice pour relever les viandes, les saucisses et le poisson
Pharmacopée	Feuilles	Broyées	Cataplasme pour la cicatrisation des plaies
	Fruits	Entiers ou pilés	Béchique, les infections bronchiques
		Pilés uniquement	Régulation des troubles sexuels masculins (utilisation générique du sakay)
	Tiges	Infusion des tiges	-Usage externe contre la gangrène, la gale et les lésions dermatologiques -Contre les infections <i>post partum</i>
Tisane		-Soins des piqures ou morsures d'animaux venimeux -Rétablissement des fonctions hépatiques	
Croyance et sorcellerie	Feuilles	Feuilles broyées	Empêche les attaques de foudre provoqué par un <i>ombiasy</i> (sorcier)
	Tiges et racines	Tisane	Ingrédients de potions et onguents contre des sorts
	Feuilles	Feuille jetée en l'air	Empêche la pluie de tomber

Une enquête réalisée auprès des populations riveraines de la forêt de Tsiazompaniry - un site difficile d'accès à environ 100 km de la capitale - a donné un indice d'utilisation selon la formule de Phillips et Gentry (1993) égale à 100% qui traduit que toutes les personnes enquêtées disent avoir déjà utilisé au moins une partie de la plantes dans l'un de ses différents usages (Razafimandimby, 2011). Ce résultat indique une très bonne connaissance empirique de cette ressource et une large gamme d'utilisations par les populations locales. De plus, l'abondance de lianes de *Tsiperifery* est considérée par les populations riveraines des forêts de l'aire protégée Anjozorobe-Angavo comme un indicateur de fertilité du sol (Levesque, 2012).

1.4. *Tsiperifery* : une ressource menacée par une exploitation abusive

Plusieurs indices concordants amènent à conclure que le *Tsiperifery* est menacé. Les études de Razafimandimby (2011) et de Touati (2012) ont montrées que l'exploitation de cette ressource dans son état actuel n'est pas conforme à la notion de durabilité. En

effet, les habitats naturels du *Tsiperifery* sont menacés par la pratique du *tavyou* agriculture itinérante sur brûlis. L'agriculture sur défriche-brûlis est toujours prépondérante dans le corridor forestier oriental de l'île, qui longe une grande partie de la côte Est, et les populations paysannes, particulièrement vulnérables et vivant d'une économie de subsistance, y sont extrêmement dépendantes des ressources alimentaires, pharmaceutiques et matérielles offertes par la forêt (Aubert et al., 2003). Certains agriculteurs utilisent l'abondance des lianes comme indicateur de fertilité de la terre et par conséquent de terrains propices à l'agriculture sur brûlis ; il n'est donc pas rare qu'une zone riche en *Tsiperifery* se transforme en parcelle de riz pluvial (Levesque, 2012). L'extraction illégale des bois d'œuvre favorise la création de trouées dans la canopée et élimine les tuteurs potentiels des lianes du poivre sauvage, menaçant également l'habitat (Razafimandimby, 2011 ; Touati, 2012). Or, les plantules de *Tsiperifery* ont un tempérament sciaphile et sont très sensibles à la dégradation de leur habitat (Razafimandimby, 2011).

Etant donné que les lianes adultes (fructifères) montent jusqu'à plus de 10m sur les tuteurs, l'accès aux fruits s'avère difficile pour les paysans cueilleurs qui n'ont comme matériels de cueillette que leurs *antsy* (coupe coupe) ou *famaky* (hache) et des sacs. Aussi pour atteindre les stipes (grappes), ils utilisent surtout une méthode de cueillette destructrice qui consiste à arracher la liane de son tuteur et la tirer au sol ou le plus souvent, à couper le tuteur avec la liane (Razafimandimby, 2011 ; Touati, 2012). Les méthodes de récolte sont exactement les mêmes dans tous les bassins de collecte. Dans 95% des cas les tuteurs sont abattus, dans 4% des cas les lianes sont arrachées, et dans un 1% des cas les grappes sont récoltées directement sur la liane, soit parce qu'elles sont accessibles au niveau du sol, soit en grim pant au tuteur (Touati, 2012).

Grimper sur les arbres pour récolter les fruits ne semble donc pas être une méthode traditionnelle de cueillette. D'une part, la structure des tuteurs ne le permettent pas (trunks droits, sans branches latérales). D'autre part, même dans le cas où l'escalade du tuteur s'avère envisageable, en s'aidant de la tige de la liane pour se hisser sur le tuteur, les risques de chute s'avèrent élevés. Seuls les enfants, lorsqu'ils rencontrent des pieds fructifères accessibles (soit des tuteurs avec de petits troncs souples, soit des lianes de petit diamètre –moins de 1cm- facile à arracher) récoltent parfois quelques grappes. Il s'agit souvent de plants jeunes et peu productifs, et la récolte est dans ce cas destinée à l'autoconsommation familiale (Touati, 2012).

Seules les lianes ayant des rameaux qui ont faiblement colonisé leurs tuteurs ou s'étant développées sur des rochers peuvent être arrachées. Mais ces lianes sont relativement peu productives. Le rendement moyen de ce type de lianes est estimé entre 0,2 et 1,5 kg contre 3 à 8 kg sur les grandes (diamètre supérieur à 1cm) (Touati, 2012), ce qui explique que l'abattage du tuteur soit la méthode la plus utilisée.

Pourtant ce mode d'exploitation s'avère triplement destructif :

- Il entraîne la disparition des pieds fructifères (femelles) dans les bassins de collecte car pour optimiser le rendement de leur mission d'expédition, les cueilleurs exploitent tous les pieds fructifères qu'ils rencontrent en forêts
- Il provoque la mort des tuteurs, de vieux arbres de gros diamètre dont le développement a demandé de nombreuses années ;
- La création de trouées dans la forêt limite le développement des espèces sciaphiles, entre autre les jeunes plants de *Tsiperifery* et menace la stabilité de la structure de la forêt (Razafimandimby, 2011). En effet dans un milieu forestier très dense, l'abattage ne se limite pas à la coupe du tuteur. Il est également nécessaire d'abattre les perches et les autres troncs qui pourraient gêner la chute et le retenir (Touati, 2012). Il arrive aussi que la chute du tuteur endommage d'autres arbres.

En conséquence, cette pratique contribue aux pressions sur la biodiversité (génétique, spécifique et écosystémique), menace la durabilité de l'exploitation et la filière *Tsiperifery*, et donc la source de revenu, moyen de subsistance des populations vulnérables des corridors forestiers de Madagascar (Razafimandimby et al., 2017).

2. DEMARCHE METHODOLOGIQUE

2.1. Problématiques

La dégradation des écosystèmes forestiers et l'appauvrissement de la biodiversité sont des problèmes mondiaux qui affectent le développement et la sécurité alimentaire. Pratiquement tous les écosystèmes de la planète ont été profondément transformés par les activités humaines. Par exemple, 35 % des mangroves et 20 % des récifs coralliens ont disparu (PNUE, 2010), quelque 129 millions d'hectares de forêts - une superficie presque équivalente en taille à l'Afrique du Sud - ont été perdus depuis 1990. C'est en Afrique et en Amérique du Sud que l'on a enregistré la perte annuelle nette la plus élevée au cours de la période 2010-2015 avec 2,8 millions et 2 millions d'hectares respectivement (FAO, 2016).

La principale cause de la perte de biodiversité est l'accroissement de l'utilisation de ressources naturelles à l'échelle planétaire, ce qui entraîne la perte des sols, la fragmentation des écosystèmes et la mise en péril de la qualité des habitats.

En effet, la destruction des forêts est à l'origine de la disparition d'habitats naturels pour la faune et la flore. Les espèces animales et végétales concernées sont fragilisées, voire disparaître si la tendance actuelle persiste. Sur les 82.954 espèces étudiées dans la Liste rouge de l'IUCN (version 2016.2), 23.928 sont classées menacées. Parmi ces espèces, 42% des amphibiens, 13% des oiseaux et 26% des mammifères, 30% des requins et raies, 33% des coraux constructeurs de récifs et 34% des conifères sont menacés d'extinction au niveau mondial (IUCN, 2016).

A Madagascar, la déforestation, engagée depuis longtemps, atteint des proportions alarmantes. Environ 36 000 hectares de forêts naturelles sont perdus chaque année entre 2005 et 2010 (Rakotomala et al., 2015). Les causes de cette régression sont surtout attribuées aux activités anthropiques dont l'exploitation irrationnelle des produits forestiers, le défrichement, les feux de forêt et la conversion en terrains agricoles ou minier ou en pâturage (PNUE, 2012). Le défrichement est la pratique la plus dévastatrice étant donné que c'est une pratique traditionnelle. En effet, l'utilisation du feu fait partie intégrante des systèmes agraires dans les forêts orientales de Madagascar (Aubert et al., 2003). En conséquence, un taux de déforestation important de 0,5 % par an entre 2005 et 2010 et de 0,9% par an entre 2010 et 2013 a été estimé par Rakotomalala et al. (2015) pour les forêts humides de l'Est de Madagascar.

La perte du couvert forestier naturel constitue une réelle menace pour la biodiversité et limite son potentiel de valorisation. En terme de menace, une estimation réalisée dans la forêt des Mikea a montré que la déforestation s'accompagne de la disparition de 75% des espèces végétales originelles, parmi lesquelles des espèces de grande valeur économique, exploitées comme bois d'œuvre ou utilisées comme plantes médicinales. Un fait d'autant plus alarmant que les forêts malgaches abritent la quasi totalité des espèces endémiques de l'île (Grouzis et al., 2000). En 2016, 83% des palmiers et 94% des lémuriens de Madagascar figurent dans la liste rouge des espèces menacées d'extinction (IUCN, 2016). En termes de réduction du potentiel d'exploitation, la raréfaction des produits forestiers ligneux et non ligneux est une des causes les plus documentées. C'est le cas des bois précieux qui ont été inscrits dans l'Annexe II de la

CITES (CITES, 2016) suite à un constat de raréfaction causée par d'exploitation illégale pour alimenter le marché national et international.

En ce qui concerne les produits forestiers non ligneux (PFNL), malgré que leur exploitation ait été promue comme une option écologique de développement acceptable (Arnold et Pérez, 2001 ; Anderson, 2001 ; Plotkin et Famolare, 1992 ; Peters, 1999) les constats des cycles d'expansion et de crise qu'ont connu les filières de PFNL tant au niveau national qu'international remettent en question cette vision. En effet, l'exploitation non contrôlée de PFNL, souvent liée à l'augmentation de la population, à l'augmentation de la demande, et à des prix faibles, a provoqué l'extinction d'espèces et a fortement dégradé l'espace forestier (Ahenkan et Boon, 2011). Par exemple, l'abattage incontrôlé du palmier *Mauritia flexuosa* pour la cueillette de ses fruits a quasiment entraîné la disparition de cet arbre de valeur dans une grande partie des plaines péruviennes (Vasquez et Gentry, 1989). A Madagascar, l'exploitation des lianes à caoutchouc a provoqué une réduction drastique de la population au début du 20^è siècle (Danthu et al., 2016). La récolte abusive de *Prunus africana* a irréversiblement ravagé des peuplements (BIODEV, 1999) et a conduit à l'inscription de cette espèce dans l'Annexe II de la CITES rendant son exploitation interdite. Les fruits de *Tsiperifery* font également partie des PFNL exploités de façon abusive et destructive, ce qui limiterait la résilience de l'espèce, la durabilité de la filière et donc les ressources que les populations locales peuvent tirer de cette cueillette (Razafimandimby et al., 2017).

En fait, le contexte actuel de l'exploitation du *Tsiperifery* à Madagascar est une combinaison de fortes incertitudes et d'une situation d'urgence. En effet, les différents acteurs de la filière, cueilleurs, collecteurs, opérateurs économiques, pouvoirs publics opèrent sans connaissances fiables quant à la diversité et l'écologie de la plante, aux stocks réels, aux niveaux de prélèvement acceptables, aux effets des différentes pratiques de cueillette et de traitement sur la qualité du produit et la durabilité de la filière (Razafimandimby et al., 2017). Par ailleurs, la plupart des recherches axées sur cette ressource sont en cours à l'exception des travaux très préliminaires ou partiels de Razafimandimby (2011), Touati (2012), Ratsaraefatrarivo (2012), Levesque (2012) ou Weil *et al.* (2014). Aussi, les connaissances scientifiques disponibles sur cette ressource sont encore insuffisantes alors que ce sont des informations incontournables pour concevoir des approches pratiques en vue de la gestion durable d'une ressource naturelle (Holling, 1986 ; Tilman 1996 ; Petchey et Gaston, 2006 et Primack et Ratsirarson, 2005).

En matière de taxonomie, les premiers travaux de classification du genre *Piper* par De Candolle (1923) restent les seules références pour les *Piper* de Madagascar. Dans d'autres régions du monde, cette classification a été améliorée par les systématiciens qui ont travaillé depuis sur les Piperaceae, entre autres Trelease (1950), Yuncker (1950,1953) et Tucker (1982). Trelease souligne que la classification de De Candolle contient un genre *Piper* très large et non structurée avec un grand nombre de petites ségrégations (Jaramillo et al., 2008). Manjato et al. (2010) ont entamé une révision taxonomique du genre *Piper* à Madagascar, la classification de De Candolle (1923) étant un traitement global du genre *Piper* du monde qui put prétendre entrer dans le détail de la diversité des *Piper* de Madagascar. Des résultats provisoires de ces travaux ont été publiés sur un poster (Annexe 5) au XIX^e congrès de l'AETFAT en 2010 mais n'ont à ce jour pas été publiés. En effet, rapporter à *Tsiperifery* un nom scientifique devient ambigu. En conséquence, associer le *Tsiperifery* à un (ou plusieurs) nom(s) scientifique(s) devient ambigu. Le traitement de De Candolle (1923), effectué à une époque où les échantillons de *Piper* fertiles récoltés se comptaient sur les doigts de la main « ne reflète pas la diversité des *Piper* de Madagascar » et sous-estime certainement la diversité spécifique du genre dans son ensemble et des espèces qui se cachent derrière l'appellation *Tsiperifery*. Par ailleurs, les résultats de Manjato et al. (2010) bien que récents et focalisés sur les *Piper* de Madagascar sont encore provisoires, donc non valides. Il faut de toute façons signaler que ce problème de la taxonomie lacunaire du genre *Piper* se rencontre au niveau mondial : seuls 545 espèces sur les 2000 espèces de *Piper* connues sont scientifiquement décrites (Jaramillo et al., 2001).

En ce qui concerne la biologie de *Tsiperifery*, les connaissances scientifiques relatives à son cycle biologique sont quasiment inexistantes. Jusqu'à présent, aucune recherche ne s'est penchée sur cette question. Seule l'évolution du port des lianes de la plantule à la maturation (Figure 2) est connue à travers des observations de terrain. Le mode de reproduction et de dispersion et l'âge correspondant aux différents stades de croissance ne sont pas connus. Pour la phénologie, Manjato et al. (2010) et Touati (2012) ont mentionné que la période de fructification de *Tsiperifery* s'étale sur toute l'année avec deux pics se situant entre Juin-Juillet et mi-Septembre à Novembre. Ces résultats sont issus des fiches botaniques des spécimens d'herbier et de connaissances des populations riveraines des habitats de *Tsiperifery* mais ne tiennent pas compte de la diversité phénotypique. Pourtant ce sont des outils de décision très importants, ne serait-ce que pour l'élaboration d'un plan d'exploitation durable. Dans ce sens, les études menées par Touati

(2012) et Levesque (2012) ont montré qu'en plus de la raréfaction de la ressource, les collecteurs ont un problème dans la conservation des fruits qui porte atteinte sur la qualité des produits exportés.

De même, les études antérieures sur la distribution et l'écologie (cartographie de la niche écologique par Razafimandimby (2011) (Annexe 6) et aire de distribution par Razafimandimby et al. (2017)) sont basées sur des spécimens d'herbiers et ne tenaient pas compte de la diversité phénotypique. Ce sont des études écologiques et ethnobotaniques menées dans la forêt de Tsiazompaniry (Razafimandimby, 2011) et dans le corridor de l'Angavo et l'Ankay (Touati, 2012). Il s'agit d'ailleurs de travaux d'étudiants très préliminaires ou partiels (Razafimandimby et al., 2017) effectuées dans des sites très localisés. Néanmoins, ils s'accordent à conclure que malgré une abondance considérable dans son aire de répartition, les populations de *Tsiperifery* sont vulnérables. Elles sont sujettes à des méthodes de collecte anarchiques qui se traduisent par l'abattage de la liane et parfois même du tuteur (Razafimandimby, 2011). Par contre, leurs résultats ne permettent pas de définir si les différents types morphologiques évoluent dans les mêmes conditions écologiques ou non.

Aussi, dans le but de faire de l'exploitation de *Tsiperifery* une option écologique de développement économiquement acceptable, cette étude a pour objectif de caractériser la diversité au sein de *Tsiperifery*, ce qui permettra d'améliorer la connaissance scientifique sur cette ressource et de fournir ainsi des bases scientifiques en vue de sa valorisation durable. Pour atteindre cet objectif, cette étude doit répondre à la question : **Quels sont les critères qui permettent de caractériser la diversité naturelle au sein de *Tsiperifery*?**

2.2. Hypothèses de recherche

En se basant sur les définitions de la diversité biologique de la CDB dans son article 2, et de la diversité fonctionnelle, on peut émettre l'hypothèse globale : « **La diversité au sein de *Tsiperifery* peut être caractérisée par des critères morphologique, génétique, phénologique et écologique distinctifs** ». De cette hypothèse globale découle 3 hypothèses spécifiques :

L'Hypothèse spécifique 1 : « **la variabilité au sein de *Tsiperifery* peut être caractérisée par des classes morphologiques et génétiques** ».

L'Hypothèse spécifique 2 : « **le cycle phénologique de *Tsiperifery* varie d'un morphotype à un autre.** ».

L'Hypothèse spécifique 3 : « **les morphotypes sont caractérisés par des conditions écologiques différentes** »

2.3. Objectifs

Rappelons que l'objectif global de cette étude est de caractériser la diversité au sein de *Tsiperifery*. Aussi, Pour atteindre cet objectif global et vérifier les hypothèses spécifiques, les travaux effectués visent à :

- Déterminer si tous les individus dénommés *Tsiperifery* peuvent être repartis dans des classes morphologiques et génétiques. L'hypothèse spécifique 1 sera vérifiée dans le cas où chaque individu appartient à une classe morphologique et une classe génétique données. Cette démarche permettra entre autre d'élucider le problème de l'éventuel endémisme de *Tsiperifery* en positionnant les morphotypes dans l'arbre phylogénique du genre *Piper*.

- Comparer les cycles phénologiques des morphotypes. Si les morphotypes ont des cycles phénologiques différents, alors l'hypothèse spécifique 2 est vérifiée.

- Comparer les conditions écologiques dans lesquelles chaque morphotypes évolue. Si les morphotypes se développent dans des conditions écologiques différentes, alors l'hypothèse spécifique 3 est vraie.

La figure 2 met en exergue les liens entre les hypothèses et les objectifs identifiés pour cette recherche.

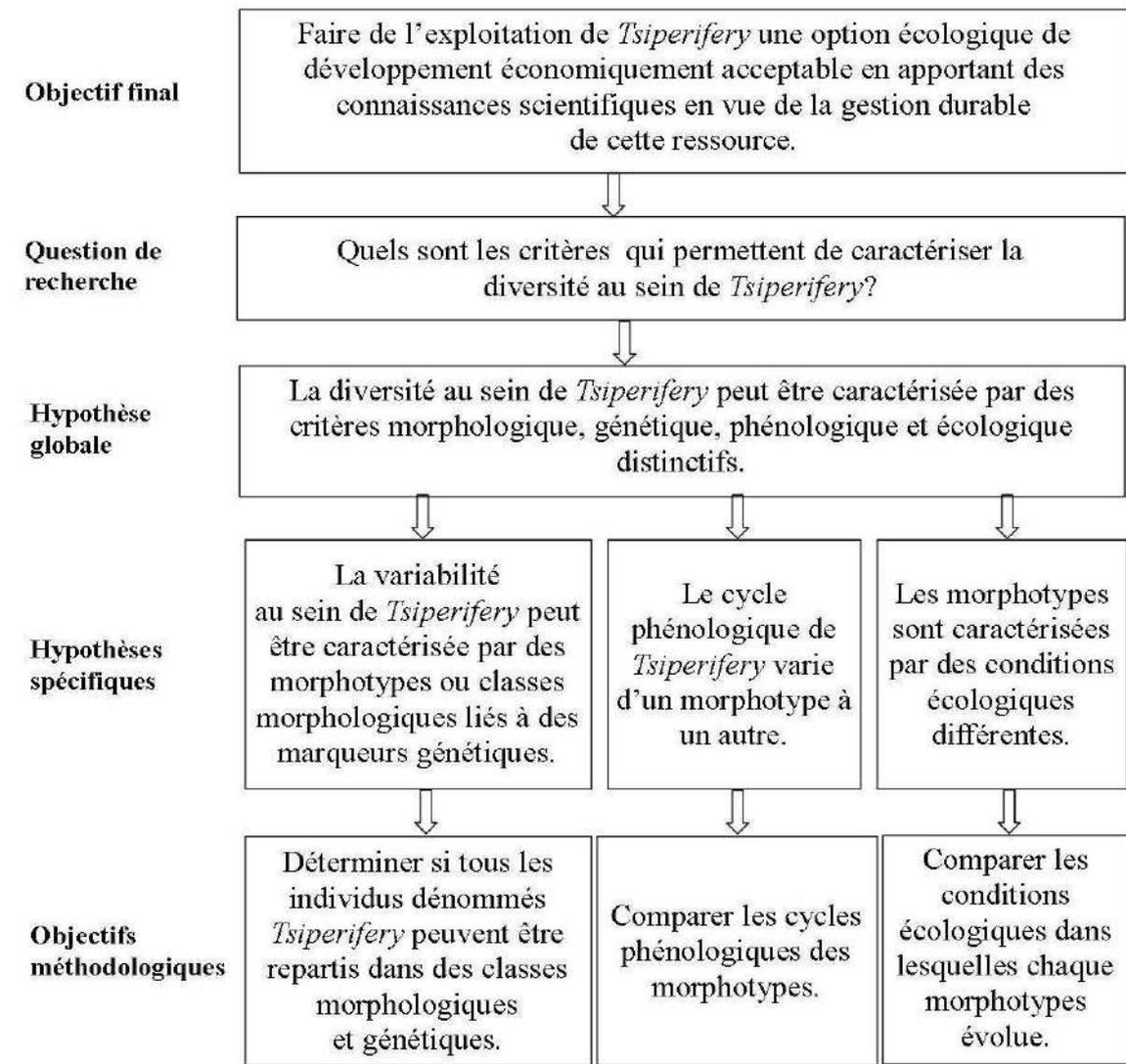


Figure 2. Cadre logique de recherche.

2.4. Matériels et méthodes

2.4.1. Matériels d'étude

2.4.1.1. *Tsiperifery* ou poivre sauvage de Madagascar

Tsiperifery ou poivre sauvage de Madagascar appartient au genre *Piper* de la famille des Piperaceae. C'est une liane de grande taille grimpant jusqu'à 10-12 mètres sur un tuteur (Photo 3a). La fixation sur le tuteur se fait grâce à des racines-crampons apparaissant au niveau supérieur des entre-nœuds (Photo 3b). Sur une même plante on constate un dimorphisme foliaire. Les tiges orthotropes portent des feuilles cordiformes (Photo 3c) alors que les rameaux plagiotropes ont des feuilles de forme elliptique à oblongue (Photo 3d). La plante est dioïque. Ce phénomène est d'ailleurs fréquent chez les espèces lianescentes de *Piper* africains et asiatiques (Blanc, 1996 ; Cheng, 1999). Les

inflorescences mâle et femelle sont constituées d'épis solitaires opposés à la feuille (Photos 3e et 3f). Les fruits sont des baies de petite taille rouges orangés à maturité (Photo 3g) qui conservent leurs pédicelles en séchant (comme le cubèbe) d'où le fait qu'il soit parfois dénommé « poivre à queue de Madagascar ».

REGNE	: VEGETAL
EMBRANCHEMENT	: SPERMAPHYTES
SOUS-EMBRANCHEMENT	: ANGIOSPERMES
CLASSE	: DICOTYLEDONE
SOUS-CLASSE	: MAGNOLIDES
ORDRE	: PIPERALES
FAMILLE	: PIPERACEAE
Genre	: <i>Piper</i>
Espèce	: <i>Piper spp.</i>
Noms vernaculaires	: <i>Tsiperifery, Sakaiala, Tsimahalatsaka, Sakarivovahy, Sakarivonala, Sakarivondambo</i>
Nom commun	: Poivre sauvage de Madagascar
Nom commercial	: <i>Tsiperifery, Poivre sauvage de Madagascar</i>

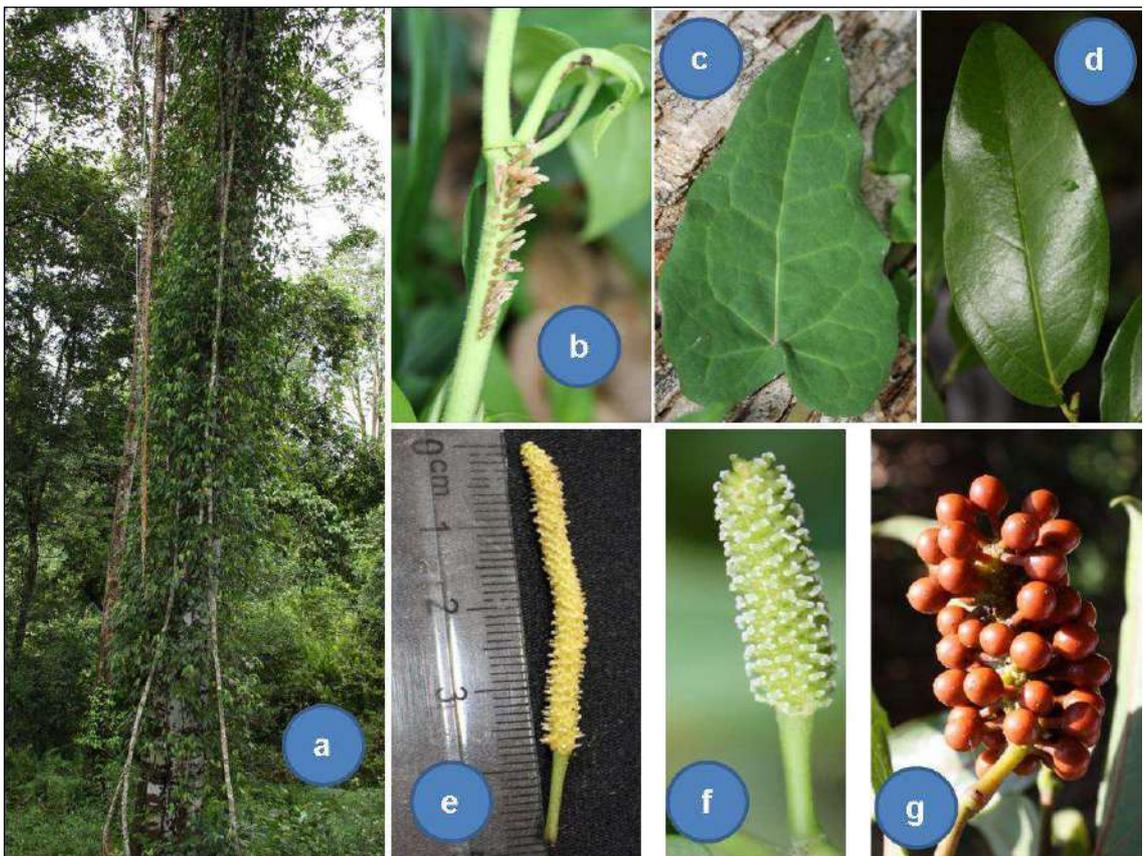


Photo 3. Eléments de botanique : a : *Tsiperifery* sur son tuteur ; b : racines crampons ; c : feuille cordiforme ; d : feuille elliptique ; e : inflorescence mâle ; f : inflorescence femelle ; g : grappe mature (source : Razafimandimby et al., 2017).

2.4.1.2. Sites d'études

Pour atteindre les objectifs spécifiques de recherche, le choix des sites d'étude a tenu compte des critères suivants :

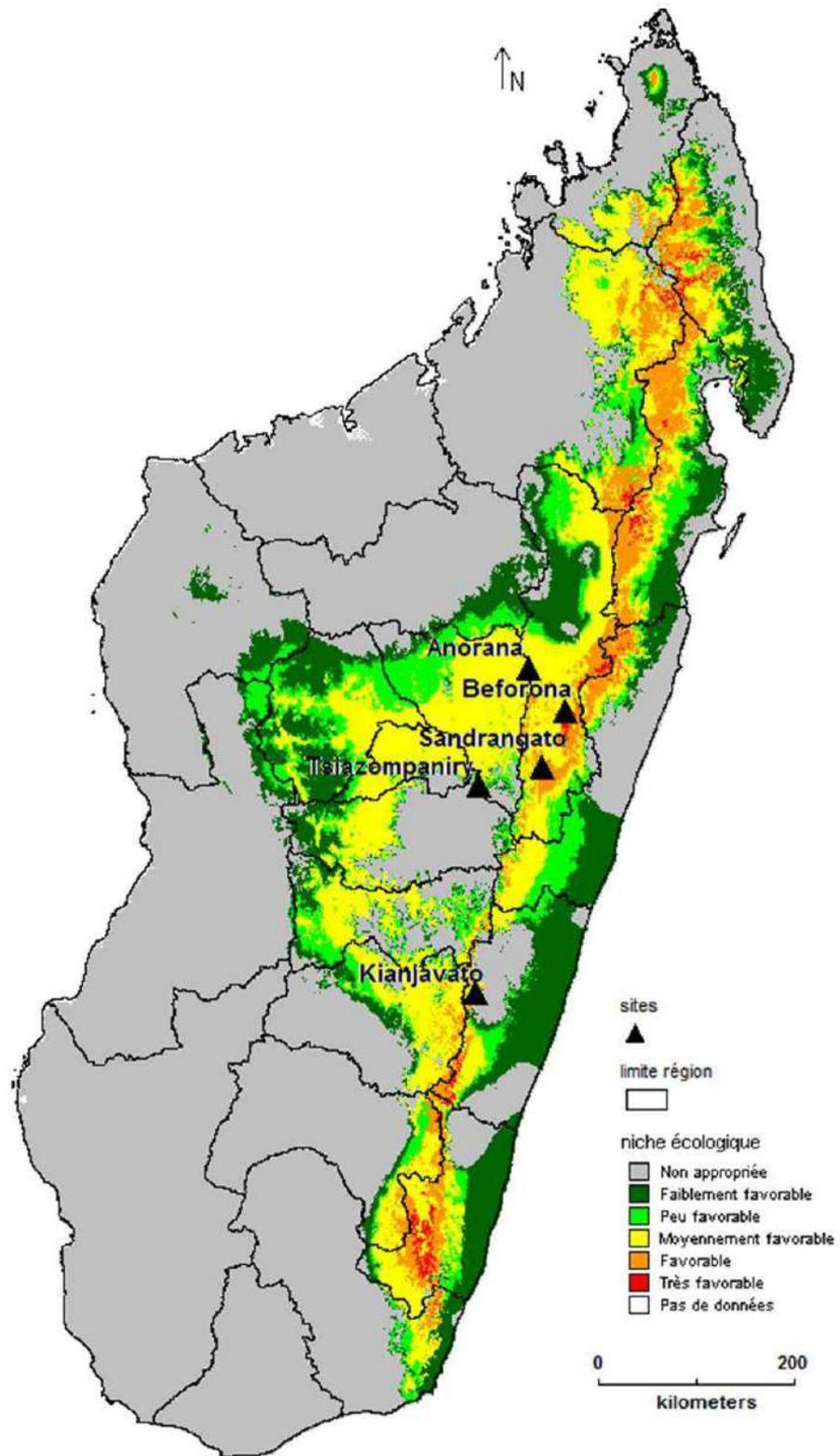
- Répartition du Nord au Sud
- Variation de l'altitude
- Présence ou absence de l'activité d'exploitation

Suivant ces critères, 5 sites ont été choisis pour mener l'étude. Les sites et leurs caractéristiques administratives et écologiques sont présentés dans le Tableau 3.

Tableau 3. Caractéristiques des sites d'étude.

Nom du site	Code	Localisation administrative	Type de forêt	Zone d'exploitation <i>Tsiperifery</i>
Anorana	ANR	CR Ambongamarina, District Anjozorobe, Région Analamanga	Forêt dense humide d'altitude (1150 à 1300m)	Oui
Tsiazompaniry	TZP	CR Tankafatra, District Andramasina, Région Analamanga	Forêt dense humide d'altitude (1400 à 1550m)	Non
Station de recherche DRFGRN Marolafa	BFN	CR Beforona, District Moramanga, Région Alaotra Mangoro	Forêt artificielle de <i>Pinus</i> , en moyenne altitude (550 à 650m)	Non
Station forestière de Sandrangato (PK 33)	SDG	CR Ambohibary, District Moramanga, Région Alaotra Mangoro	Forêt dense humide de moyenne altitude (1000 à 1020m), avec quelques pieds d' <i>Eucalyptus</i>	Oui
Station de recherche FOFIFA Kianjavato	KJT	CR Kianjavato, District Ifandiana, Région Vatovavy Fitovinany	Forêt dense humide de basse altitude (60 à 150m) enrichie avec une collection de caféiers sauvages	Non

L'étude a été menée à Anorana, de Tsiazompaniry, de Beforona, de Sandrangato et de Kianjavato. Ces sites se répartissent dans 3 régions administratives (Analamanga, Alaotra Mangoro et Vavovavy Fitovinany). Ils se trouvent dans les forêts humides orientales de basse, de moyenne et de haute altitude de Madagascar. Ils font partie des niches écologiques comme moyennement favorable, favorable ou très favorable au développement *Tsiperifery* trouvées par Razafimandimby (2011) par la modélisation de la niche écologique de cette ressource.



Carte 2. Localisation des sites d'étude et modélisation de la niche écologique de *Tsiperifery* (Razafimandimby, 2017).

2.4.2. Méthodes

Pour atteindre les objectifs spécifiques assignés à cette recherche, 3 protocoles ont été mis en œuvre: caractérisation de la diversité morphologique et génétique, caractérisation de la diversité du cycle phénologique et caractérisation de la diversité écologique.

2.4.2.1. *Caractérisation de la diversité morphologique et génétique.*

La caractérisation de la diversité morphologique et génétique a été établie de façon à mettre en évidence des classes morphologiques et génétiques et d'identifier des critères qui caractérisent les classes.

a- Classification morphologique

La classification morphologique a été basée sur une étude morphométrique. Des observations ont été d'abord réalisées afin de pré-identifier des critères morphologiques distinctifs sur la feuille, l'inflorescence et l'infructescence de *Tsiperifery*. Ces observations se sont également appuyées sur les critères distinctifs des espèces de *Piper* déjà décrites. Cela a permis d'identifier avec des descripteurs quantitatifs et qualitatifs au nombre de 13 sur la feuille, 6 sur l'inflorescence mâle, 5 sur l'inflorescence femelle et 7 sur l'infructescence. Ces observations ont pu être effectuées au cours de l'année 2013 et 2014 dans le cadre du projet PARRUR-INNOVEPICES.

Pour la collecte de données proprement dite, les valeurs de ces descripteurs ont été obtenues par morphométrie. La morphométrie végétale est la partie de la botanique qui consiste à décrire les formes extrêmes et la structure interne des plantes et de leur organisme (Abdelhamid et Chabane, 2012). Elle se consacre aux variations de taille et de forme entre êtres vivants (Chessel et al., 2004) et est donc une méthode appropriée pour la caractérisation de la diversité morphologique. Elle a été faite sur le terrain, sur des échantillons frais de même âge, de juin 2015 à septembre 2016. Au total., la morphométrie a été réalisée sur 179 individus repartis dans les 5 sites d'étude à raison de 34 à 41 pieds par site. Afin de considérer les variations intra-individus, chaque observation a été faite en 3 répétitions sur chaque individu, ce qui a permis d'obtenir 537 enregistrements.

Les données obtenues ont ensuite été traitées avec le logiciel R. Ce logiciel est un logiciel libre de traitement des données et d'analyse statistiques créé par Ihaka et Gentleman (1993). R dispose dans sa version de base de la plupart des fonctionnalités utiles pour la statistique courante, ses possibilités s'élargissent dès que l'on utilise les

packages, souvent écrits en R et mis librement à disposition. Ces packages couvrent un très large champ et vont de la statistique multivariée aux méthodes de ré-échantillonnage, de l'économétrie à la biométrie, de l'analyse des graphes au traitement des images, des modèles de régression sur séries chronologiques ou les modèles à équations simultanées, en passant par l'analyse de données écologiques, sans oublier l'approche bayésienne. Pour cette étude, les packages utilisés ont été :

- missDMA pour l'estimation des données valeurs manquantes
- PerformanceAnalytics pour une description statistique de la population de *Tsiperifery*.
- FactomineR pour la classification et la détermination des critères caractéristiques de chaque classe ou morphotype.

b- Classification génétique

La caractérisation de la diversité génétique au sein de *Tsiperifery* a été réalisée à travers la description de la diversité génétique intra-*Tsiperifery* et la position de *Tsiperifery* par rapport à la diversité génétique des *Piper* des régions tropicales.

Les caractères moléculaires sont maintenant utilisés en routine pour aborder l'étude de la systématique et de l'histoire évolutive des taxons végétaux, par le biais des phylogénies (Souza-Chies et al., 2005). Le génome chloroplastique est le plus largement utilisé pour l'établissement des relations de parenté entre les taxons. Il est très utilisé en phylogénie et en phylogéographie sur les plantes (Shaw et al., 2005). Ce génome présente en effet l'avantage de posséder des gènes dont la séquence est relativement conservée à l'échelle des angiospermes (Clegg et al., 1994).

Depuis quelques années cependant, des études systématiques sont menées sur la base de gènes nucléaires codant pour des enzymes (Sang, 2002). Par rapport aux gènes chloroplastiques, les gènes nucléaires ont l'avantage d'avoir un taux d'évolution généralement plus élevé au niveau des introns et des exons, et sont appréciés pour l'étude de niveaux taxonomiques tels que la famille ou le genre.

La tendance actuelle est à la combinaison de caractères moléculaires provenant des génomes nucléaires et chloroplastiques (Cronn et al., 2002). Il est en effet de plus en plus évident que la résolution des phylogénies est fortement dépendante de la quantité et de la diversité des caractères mis en jeu (Souza-Chies, 2005). Aussi, l'étude de la diversité génétique au sein de *Tsiperifery* a été axée sur l'analyse comparative de séquences issus du gène nucléaire ITS (nADN) et du gène chloroplastique *petA-psbJ* (cpDNA). D'ailleurs, La

phylogénie moléculaire a été très utile dans l'identification de groupes monophylétiques de *Piper* (Jaramillo, et al., 2001 ; Tepe et al., 2004). En effet, l'étude de la diversité génétique chez *Tsiperifery* a été effectuée à partir de l'analyse du génome chloroplastique (cpDNA) et du génome nucléaire (nADN).

L'obtention des séquences d'ADN utilisées pour les analyses génétiques ont passé par l'extraction, l'amplification et le séquençage d'ADN. L'extraction d'ADN et l'amplification par PCR ont été faites au Laboratoire de Biomoléculaire du DP F&B. Le séquençage a été fait par la société GENOSCREEN (Rue du Professeur Calmette, Lille, France). C'est une société de services scientifiques en génomique, microbiologie moléculaire et bio informatique.

L'extraction d'ADN a été basée sur le protocole de Doyle et Doyle (1987) à base de détergent cationique CTAB (bromure d'hexadécyltriméthyl ammonium). Ce protocole comprend des phases de broyage, d'incubation, d'extraction, de précipitation, de lavage et de vérification des bandes sur gel d'agarose. Elle a été réalisée sur des échantillons de feuilles fraîches. Ces échantillons ont été prélevés sur 43 individus sur les 179 individus qui ont fait l'objet de la morphométrie. Les échantillons ont été sélectionnés de manière à ce qu'un morphotype par site soit représenté par au moins deux individus. Les feuilles ont été collectées au cours de l'année 2013 et 2014.

L'amplification a utilisée la réaction de polymérisation en chaîne ou Polymerase Chain Reaction (PCR). C'est une méthode basée sur la multiplication sélective de séquences d'ADN cibles ; un procédé d'amplification moléculaire qui mime le processus naturel de synthèse de l'ADN. Cette technique analytique permet de détecter des séquences d'ADN spécifiques présentes dans un produit. C'est une technique appliquée pour la détection d'OGM, mais aussi pour la détection d'allergènes ou l'identification d'espèces. Elle consiste à la réplique « *in vitro* » d'un fragment d'ADN cible qui est délimitée par deux amorces « sens et anti-sens ». Elle permet d'avoir une bonne quantité d'ADN. Elle s'agit d'une répétition de cycles dont le nombre de cycle varie selon le protocole, l'espèce et les amorces utilisés (Weising et al., 2005). Chaque séquence néosynthétisée sert de matrice au cycle suivant. Le nombre de séquence cible double ainsi à chaque cycle, en tout, il y a 2^n nombre d'ADN après « n » cycles.

Le séquençage a été basé sur l'étude effectué par Smith et al. (2008). Il a été effectué sur le génome nucléaire (région ITS), et le génome chloroplastique (*petA-psbJ*). Il a été fait selon la méthode de SANGER dans les 2 sens, « forward » (sens) et « reverse »

(anti-sens). Une plaque « mirror » contenant les amorces leur a été envoyée avec la plaque de séquençage. Les données de séquence ont été obtenues sous forme de chromatogramme (.AB1) et de séquence (.SEQ) dans lesquels chaque base nucléique ou nucléotide de l'ADN correspond à un pic de couleur spécifique et universelle.

L'analyse génétique proprement dite a consisté à l'alignement, la vérification et à la construction des arbres phylogénétiques.

Les séquences ont été d'abord vérifiées manuellement avec le logiciel Bioedit (<http://www.mbio.ncsu.edu>). Elles ont été ensuite alignées avec le logiciel ClustalW (<http://www.ebi.ac.uk>). Cela consistait à aligner les séquences sélectionnées les unes sous les autres de manière à maximiser le nombre de coïncidences entre les nucléotides. Des séquences d'autres espèces de *Piper* ont été utilisées comme référence pour l'alignement. Elles ont été récupérées sur la base de données publique Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>) du National Center for Biotechnology Information (NCBI). La vérification des séquences a été effectuée en se référant à des séquences déjà disponibles (publiées) et s'arrête lorsque le chromatogramme ne donne plus de pics stables et constants. Après la vérification des séquences, 16 et 11 séquences ont été utilisables respectivement pour l'analyse des séquences chloroplastiques et pour l'analyse des séquences nucléaires.

Les arbres phylogénétiques ont été construits avec le logiciel Darwin 7 (<http://darwin.cirad.fr>) selon la méthode des *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean* (UPGMA). Elle a été effectuée avec 500 répétitions. Ce logiciel considère les zones de délétions en tant que des sites variants après alignement des séquences (Perrier et al., 2003).

Ces travaux ont pu être réalisés avec l'appui technique et matériel du Laboratoire de Biomoléculaire du dispositif de recherches en partenariat forêts et biodiversité (DP F&B)

2.4.2.2. Caractérisation de la diversité du cycle phénologique

La phénologie est l'étude de l'apparition d'événements périodiques dans le monde vivant, déterminée par les variations saisonnières du climat. Chez les végétaux, les différentes étapes constituant ces événements correspondent à toute modification qualitative des caractères morphologiques externes entre autres le développement foliaire, la floraison et la fructification, ou encore la maturation des fruits (Lebourgeois, 2006).

La caractérisation de la diversité du cycle phénologique de *Tsiperifery* a été concentrée sur la diversité de la phénologie de la reproduction. Elle a été réalisée par le biais de :

- D'abord, une description générale de la phénologie reproductrice de *Tsiperifery* à travers l'identification des phénophases et la description générale du cycle reproducteur. L'identification des phénophases ou stades phénologiques consiste à déterminer et à décrire les différentes phases marquant du cycle. Les phénophases du cycle phénologique reproducteur désignent les différents états de maturation des fleurs et des fruits (Akpo, 1997),

- Ensuite, l'établissement et la comparaison des cycles phénologiques des 4 morphotypes de *Tsiperifery* identifiés dans l'étude morphométrique (Chapitre I) et étude de la relation entre la diversité morphologique et la diversité des cycles phénologiques.

- Enfin, l'identification des facteurs écologiques influant le cycle phénologique.

L'identification des phénophases a été effectuée à travers des observations sur des individus adultes de *Tsiperifery*. Elles ont été faites au cours de 5 missions de prospection du programme de recherche « *Tsiperifery* » du DP F&B et du projet Innovépices en 2013 et 2014. Ensuite, des suivis mensuels ont été effectués dans les cinq sites d'étude durant 24 mois (de juillet 2014 à juin 2016). Ils ont eu pour objectifs de déterminer à quelles phénophases sont les appareils reproducteurs de *Tsiperifery* à chaque période de suivi.

Les suivis ont été réalisés sur cinquante-sept (57) individus dont 28 mâles et 29 femelles à raison de 2 à 3 individus par morphotype par site. Les suivis mensuels dans chaque site ont été assurés par des agents locaux préalablement formés sur la description de chaque stade du cycle phénologique et le remplissage de la fiche de suivi.

Les traitements et analyses des données ont été également effectués avec le logiciel R, « stats ». Le package « stats » est un package dédié aux calculs statistiques.

2.4.2.3. Caractérisation de la diversité écologique

La diversité écologique correspond à la diversité des conditions de l'habitat. Dans cette étude, la caractérisation de la diversité écologique a pour objectif de caractériser les conditions écologiques spécifiques aux quatre morphotypes de *Tsiperifery* identifiés dans l'étude morphométrique. Elle a été alors réalisée en se focalisant sur les paramètres stationnels suivants :

- la phytosociologie, axée les espèces associées aux morphotypes de *Tsiperifery* c'est à dire les tuteurs et les espèces compagnes.

- le relief à travers la topographie avec les trois parties de la toposéquence (bas fond, versant et crête) et l'altitude
- les activités anthropiques à travers la présence de l'activité d'exploitation de *Tsiperifery* au niveau des sites.

Elle a été réalisée à travers deux études complémentaires. D'une part, l'étude de la phytosociologie afin de déterminer si la diversité des espèces associées (tuteurs et espèces compagnes) est liée à la diversité morphologique c'est-à-dire si les espèces associées sont similaires pour les quatre morphotypes. D'autre part, l'étude de la structure de la population a évalué l'abondance et le sex ratio de chaque morphotype en considérant les paramètres du relief et de l'état de perturbation de l'habitat. Cette deuxième étude vise à déterminer si la distribution des morphotypes suivant ces paramètres écologiques sont similaires et si ces paramètres influent sur la structure démographique de chaque morphotype.

L'étude phytosociologique a été faite par un inventaire par échantillonnage. L'inventaire des espèces tutrices a été effectué dans 10 placettes de 50m de long sur 20m de large, soit 1 ha par toposéquence par site. Cette taille de l'échantillon se référant aux aires minimales trouvées pour les forêts humides de Madagascar (0,9 ha par Rabevoitra en 1995 et 1,3 ha par Rajoelison en 1997). L'inventaire des espèces compagnes ont été réalisé moyennant des placettes circulaires de 4m de rayon autour des pieds cibles de *Tsiperifery*. Ces derniers sont composés de 24 individus parmi les 179 individus marqués pour la morphométrie.

L'étude de la structure de la population a utilisé le même dispositif d'échantillonnage que celui pour l'inventaire des tuteurs. La toposéquence a été utilisée comme critère de stratification par site étant donné que les sites ont été sélectionnés afin de représenter l'état de conservation de l'habitat et la présence d'exploitation de *Tsiperifery*. Les individus adultes ont été recensés et distingués en fonction des morphotypes.

Les données obtenues ont été traitées dans Excel et avec le package « stats » de R.

Ces travaux ont pu être réalisés avec l'appui financier de différents organismes de recherches :

- le FOFIFA ou le CENRADERU (Centre National de Recherches Appliquées au développement Rural) à travers l'autorisation d'utiliser des heures de travail pour la thèse de 2013 à 2017 ;

- le CIRAD (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement) par le biais de l'action incitative n°1 (AI1) en 2014, 2015 et 2016 qui vise le renforcement des capacités scientifiques des pays du Sud à travers un soutien aux doctorants a financé les travaux de collecte de données et les inscriptions à l'Ecole Doctorale ;
- le PARRUR (Partenariat et recherche en milieu rural) à travers le projet Innovépices en 2014 qui permis de réaliser les premières prospections sur terrain ;
- le Gouvernement français à travers les Bourses du Gouvernement Français (BGF), d'aide à la mobilité des chercheurs doctorants et post-doctorants malgaches, a financé un stage sur l'utilisation du logiciel R pour les traitements de données au sein de l'UMR AGAP du CIRAD à Montpellier en 2015 ;
- la Fondation Internationale pour la Science (IFS) via une bourse d'étude a financé les travaux de terrain, d'analyses génétiques et de production de manuscrit de thèse de 2016 à 2017.

La démarche méthodologique utilisée pour la conduite de cette étude est cohérente. Elle est basée sur différentes définitions de la diversité biologique (Figure 3) : diversité morphologique, diversité génétique, diversité du cycle phénologique et diversité écologique.

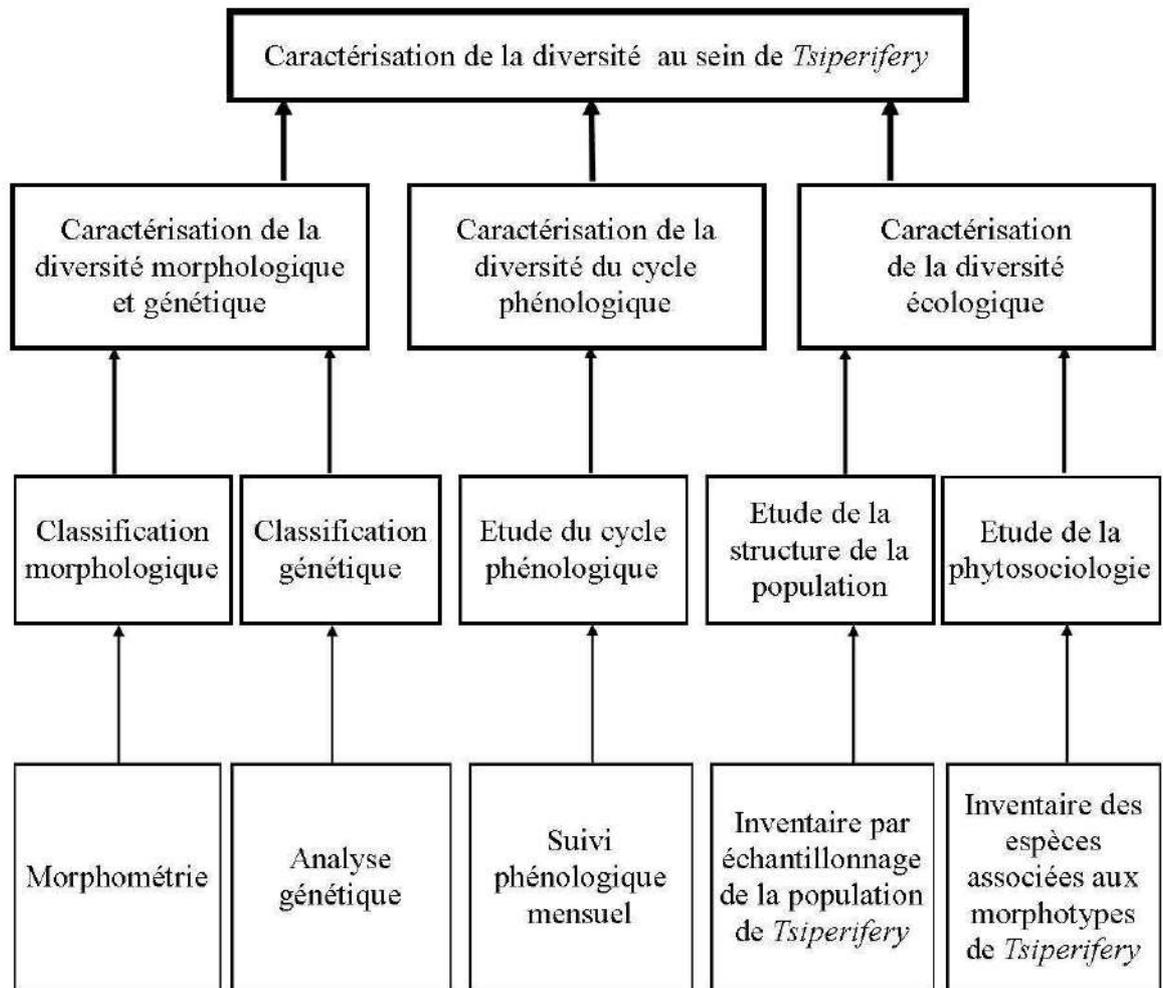
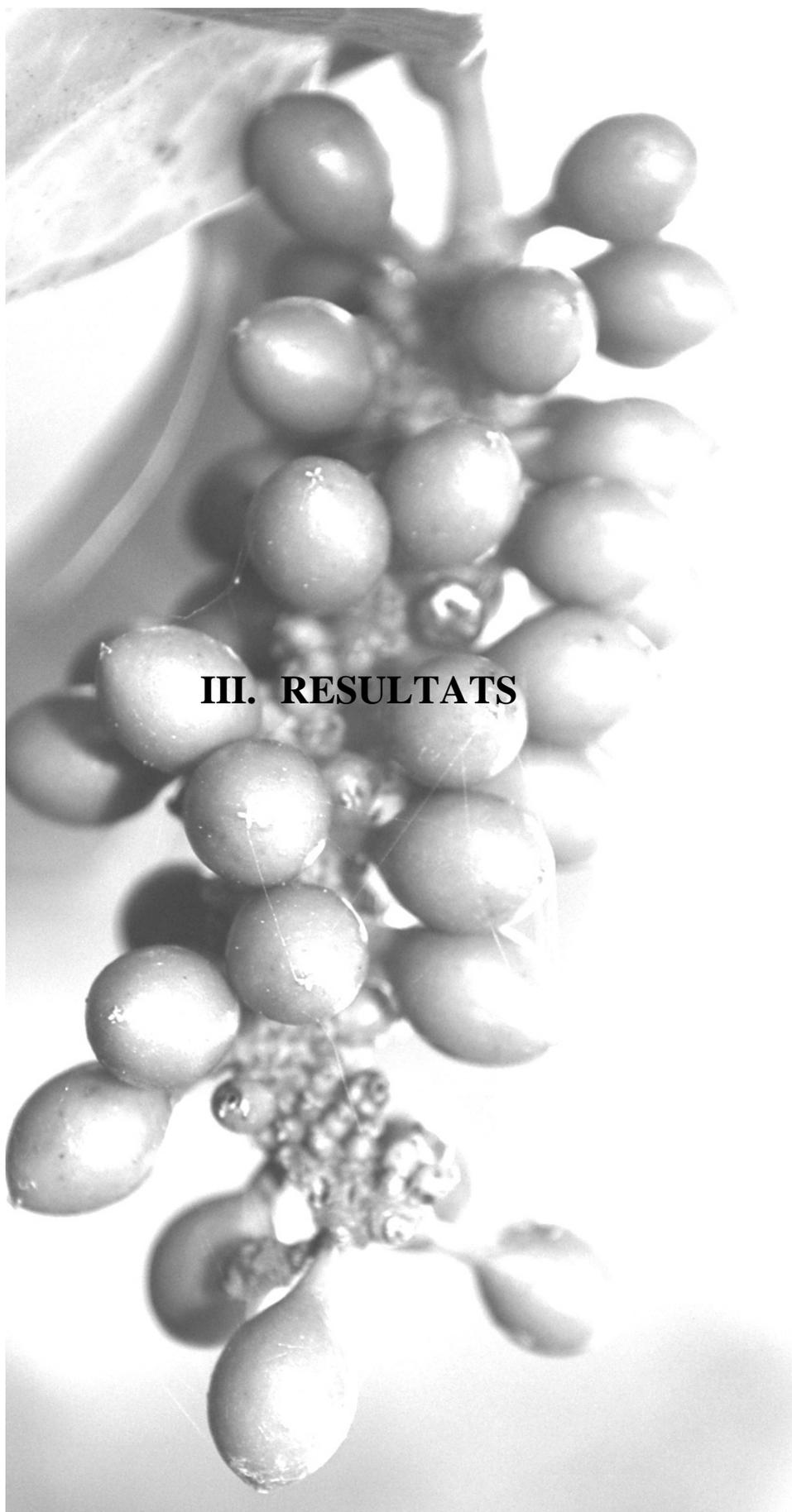


Figure 3. Schéma fédérateur de la démarche méthodologique.



III. RESULTATS

CHAPITRE I : CARACTERISATION DE LA DIVERISTE MORPHOLOGIQUE ET GENETIQUE DE *TSIPERIFERY*

1. INTRODUCTION

Le poivre sauvage à queue de Madagascar (*Tsiperifery*) appartient au genre *Piper* de la famille des PIPERACEAE. La taxonomie du genre, de répartition pantropicale, est reconnue comme délicate, et ce pour plusieurs raisons :

- Les fleurs sont de petite taille et difficilement préservées en herbier (Trelease et Yuncker, 1950 ; Burger, 1971)
- Les espèces ont une grande plasticité végétative et on observe souvent un important dimorphisme foliaire chez les individus
- Le genre comprend de nombreuses espèces dioïques, particulièrement dans les *Piper* lianescents, chez les espèces africaines et asiatiques (Blanc, 1996 ; Cheng, 1999). Les descriptions ne concernent souvent que les pieds femelles ou alors l'espèce est décrite dans son ensemble, sans qu'il ne soit fait mention de son caractère dioïque. La raison en est que les taxonomistes n'ont souvent eu à disposition que des spécimens d'un seul sexe (Blanc, 1996) - à priori femelle avec des fruits -, ou que le matériel de comparaison à leur disposition était incomplet (Balle, 1942).

La taxonomie de ce genre est donc souvent lacunaire et la dernière tentative de révision mondiale remonte au début du vingtième siècle (De Candolle, 1923). Dans plusieurs régions, de nouvelles classifications régionales ont été proposées (Jaramillo, 2008). A Madagascar, la famille des PIPERACEAE n'a pas été abordée dans le cadre de la Flore (Humbert, 1935), et les derniers traitements taxonomiques publiés remontent également aux travaux de De Candolle (1918; 1923). Une équipe du Missouri Botanical Garden a entrepris une révision des *Piper* malgaches, mais leurs résultats n'ont pour l'heure fait l'objet que d'une communication sous forme de poster (Manjato et al., 2010) et ne propose qu'une classification provisoire, basée sur les caractères des pieds femelles (position de l'inflorescence, présence de pédicelles), et sur des caractères végétatifs (épaisseur, nervation et pubescence des feuilles), laissant donc de côté les caractères des inflorescences mâles.

Le désordre de la taxonomie du genre *Piper* à Madagascar et dans l'ouest de l'Océan Indien explique le flou qui règne au niveau commercial : le poivre sauvage à queue

« endémique » de Madagascar et le poivre sauvage à queue « endémique » de l'île de la Réunion (poivre de Bourbon) sont par exemple rapportés par De Candolle (1923) et Manjato et al. (2010) à une seule espèce : *Piper borbonense*. Si cette classification est retenue, la qualification de ces deux produits en tant qu'endémiques de leurs pays respectifs, très utilisée dans la publicité de vente d'épices en ligne, induisent en erreur les consommateurs. De plus, ce flou sur la taxonomie explique le fait que *Tsiperifery*, un produit de cueillette, soit exporté en tant que produit agricole au même titre que le poivre noir (*Piper nigrum*) (Raharijaona, 2015). Ces deux exemples, montrent l'impact de cette taxonomie lacunaire sur la valorisation et la gestion durable de cette ressource.

Dans l'objectif de valoriser et de gérer durablement cette ressource, le premier chapitre de ce travail vise à caractériser la diversité morphologique et génétique qui se cache derrière l'appellation « *Tsiperifery* ». Sur le plan morphologique, le principal défi sera de déjouer les pièges tendus par la dioécie, pour aboutir à une description et une classification des principaux morphotypes rencontrés à Madagascar. Sur le plan génétique, nous nous efforcerons de proposer une première classification phylogénétique des *Piper* à queue, et de les situer par rapport aux espèces déjà étudiées ailleurs. Nous confronterons ensuite les deux classifications.

Cette stratégie qui associe l'étude morphologique et moléculaire a déjà été utilisée par Borstein et al. (2014) et Sudmoon et al. (2011) dans la publication de nouvelles espèces de *Piper*. Ainsi, cette caractérisation de la diversité combinant les caractères morphologiques et génétiques constitue une base solide pour la révision taxonomique de *Tsiperifery*.

2. MATERIELS ET METHODES

L'objectif est de déterminer si tous les individus dénommés *Tsiperifery* peuvent être repartis dans des classes morphologiques et génétiques. Pour ce faire, ont été effectuées :

- une classification basée sur les critères morphologiques,
- une classification basée sur les critères génétiques,
- une analyse de la correspondance entre les groupes issus de ces classifications.

2.1. Caractérisation de la diversité morphologique

2.1.1. Collecte de données

2.1.1.1. Système et dispositif d'échantillonnage

Afin d'assurer la représentativité de la variabilité morphologique de la plante, l'échantillonnage a été focalisé sur des échantillons choisis pour représenter au mieux le spectre de la diversité (Rakotondralambo, 2006). Le choix des échantillons a été fait de façon à avoir une représentation équivalente des individus par rapport à deux critères déduits de la clé d'identification de Manjato et al. (2010) : l'épaisseur de la feuille et la forme des fruits. Nous nous sommes efforcés d'obtenir une taille d'échantillons statistiquement représentative dans chaque site d'étude.

Ainsi, au total 179 individus de *Tsiperifery* ont été sélectionnés et marqués dans les sites d'Anorana, Beforona, Sandrangato, Tsiazompaniry et Kianjavato. Le nombre d'échantillons par site varie de 34 à 41 (Tableau 4). Le marquage a été effectué par une numérotation sur le tuteur de chaque individu de *Tsiperifery*. Ces numéros précédés de l'acronyme de chaque site ont servi de référence pour l'identité des pieds ainsi que des échantillons issus de ces pieds (Photo 4).



Photo 4. Echantillons d'herbier (b) et de fruit (c) collectés sur l'individu n° 28 (a) à Tsiazompaniry.

Tableau 4. Nombre d'échantillons par site pour la classification morphologique

Site	Anorana (ANR)	Tsiazompaniry (TSP)	Beforona (BFN)	Sandrangato (SDG)	Kianjavato (KJT)	Total
Classification morphologique	34	34	35	35	41	179

Des échantillons de rameaux, de fleurs et de fruits ont été collectés pour l'étude de la variabilité morphologique. Les échantillons fertiles ont été déposés à l'herbier TEF du FOFIFA. Les échantillons de fleurs et de fruits ont été également conservés en alcool dans la carpothèque de cet herbier.

2.1.1.2. Morphométrie

Les données utilisées pour la caractérisation de la diversité morphologique ont été obtenues par la morphométrie. Elle a été effectuée sur 27 descripteurs quantitatifs et qualitatifs localisés sur la feuille, l'inflorescence et l'infrutescence (Tableau 5). Ils ont été sélectionnés à partir des clés d'identification et descriptions réalisées sur le genre *Piper* dans le monde, entre autre :

- The Malagasy species of *Piper* (Manjato et al., 2010)
- *Piperacearum clavis* analytica (De Candolle, 1923)
- Flora of China : genus *Piper* (Cheng et al., 1999)
- Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World (Tebbs, 1993)
- Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae) (Jaramillo et al., 2001)
- *Piper peltatifolium*, a new species of Piperaceae from Hainan, China (Chao-Yun et al., 2015)

Les descripteurs qui constituent des critères communs aux *Tsiperifery* n'ont plus été considérés, entre autres : le port et la présence de pédicelles. D'autres descripteurs n'ont pas pu également être observés faute d'équipements appropriés.

Onze descripteurs ont fait ainsi l'objet d'observations quantitatives. Cela a permis d'évaluer les variations de la taille des organes à travers des mensurations. Des observations qualitatives ont été effectuées sur 16 descripteurs pour évaluer la variation de forme. Leur valeur est ainsi illustrée par les différentes modalités pouvant être observées sur cette forme (cf Tableau 5).

Pour limiter l'effet du facteur âge sur les variations de taille et de forme, les observations ont été effectuées sur des organes de même âge :

- Sur des feuilles collectées au niveau du troisième nœud à partir de la base du rameau
- Sur des inflorescences mâles à maturité reconnaissables par des sacs polliniques déhiscentes
- Sur des inflorescences femelles sur lesquelles les stigmates sont bien développés

- Sur des infrutescences mures avec des baies de couleur rouge orangé.

Tableau 5. Descripteurs sélectionnés sur les organes aériens de *Tsiperifery* pour la classification morphologique.

Organe	Observation quantitative		Observation qualitative		
	Descripteur	Code	Descripteur	Code	Modalité
Feuille	Longueur du pétiole	LP	Épaisseur du limbe	Ep	Membraneuse, moyenne, coriace
			Pubescence de la face supérieure	PbS	Pubescent, glabre
	Longueur du limbe	LL	Pubescence de la face inférieure	PbI	Pubescent, glabre
			Dissymétrie De l'insertion Du Limbe Au Pétiole Des Deux Cotés	SB	Symétrique, dissymétrique
	Largeur du limbe	IL	Courbure de la base du limbe	BL	Cordée, oblique
			Forme De l'apex	FA	Obtus, aigu
			Proéminence des nervures secondaires	PNI	Inférieure, supérieure, 2 faces
	Nombre de nervures secondaires	nbNII	Proéminence de la nervure primaire	PNII	Inférieure, supérieure, 2 faces
Réticulation			Rt	Dense, éparse	
Inflorescence	Longueur du pédoncule	LPd	Pubescence du pédoncule	PbPdFl	Pubescent, glabre
	Diamètre du rachis	DR	Densité des fleurs sur le rachis des inflorescences mâles	FD	Eparse, serré
	Longueur du rachis	LR	Orientation de la déhiscence des sacs polliniques	DSP	Apicale, longitudinale
	Nombre de ramification du stigmate	NS			
Infrutescence	Longueur du pédicelle	LPc	Pubescence du pédoncule	PbPdFr	Pubescent, glabre
			Pubescence du pédicelle	PbPc	Pubescent, glabre
	Diamètre du pédicelle	DPc	Forme de la base du pédicelle	FPc	Droit, protubérant
	Hauteur de la baie	HB	Forme de la baie	FB	Globuleuse, ovoïde
	Diamètre de la baie	DB	Taille de la baie	TB	Petite, grosse

Les observations ont été faites en trois répétitions sur chaque individu. 537 enregistrements ont été ainsi obtenus pour chaque descripteur. Les observations quantitatives ont donné lieu à des valeurs quantitatives tandis que les observations qualitatives sont représentées par des modalités (Tableau 5). Il y a des données manquantes dans la mesure

où des organes sont absents (cas de l'infrutescence pour les pieds mâles) ou n'ont pas pu être collectés durant les périodes de collecte d'échantillons sur terrain. Ces derniers concernent surtout l'inflorescence et l'infrutescence.

2.1.2. Traitements et analyses des données

Le traitement des données et les analyses statistiques ont été effectués avec le logiciel R. Etant donné que la plupart des analyses et tests statistiques usuels ne peuvent pas être appliqués à des jeux de données avec des valeurs manquantes, les deux étapes suivantes ont été entreprises pour résoudre ce problème :

- d'abord les données ont été triées et séparées en 2 jeux selon le sexe de l'individu afin que les valeurs des variables spécifiques au sexe ne soient pas considérées comme des valeurs manquantes dans le sexe opposé (les descripteurs sur l'infrutescence et le nombre de carpelles pour les individus mâles ; et la densité des fleurs et la déhiscence des sacs polliniques pour les individus femelles). Deux sous-populations ont été ainsi obtenues: une sous-population « mâle » et une sous-population « femelle ». La sous-population mâle regroupe 118 pieds mâles, qui avec les observations répétées 3 fois par individus, donne lieu à 354 enregistrements. Elle est caractérisée par 19 descripteurs sélectionnés sur la feuille et l'inflorescence mâle. Quant à la sous-population femelle, elle est composée de 61 individus femelles, donc avec 183 enregistrements et 24 descripteurs localisés sur la feuille, l'inflorescence femelle et l'infrutescence.

- ensuite, les valeurs manquantes dans les deux sous-populations ont été estimées avec le package *missDMA*. C'est un package de R qui permet de gérer les valeurs manquantes dans l'analyse multivariée exploratoire en prenant en compte les similitudes entre les individus et les relations entre les variables (Audigier et al., 2016). L'utilisation de ce package a permis de donner une valeur estimative à 360 valeurs manquantes sur les 4392 valeurs de la sous-population femelle et à 229 sur 6726 valeurs de la sous-population mâle.

Une description des individus regroupés sous le nom de *Tsiprifery* a d'abord été réalisée afin de mettre en évidence la diversité morphologique au sein de ce « groupe ». Elle est effectuée avec les variables quantitatives :

- par la matrice de corrélation qui renseigne à la fois sur la valeur de la corrélation (r), le résultat du test de corrélation (p) et les diagrammes de dispersion bivariée avec la méthode Pearson pour déterminer la présence ou l'absence d'une relation linéaire entre toutes les paires de variable possibles.

La visualisation de cette matrice avec R se fait avec le package *PerformanceAnalytic* avec la fonction *chart.Correlation*

- avec les paramètres d'analyse statistique descriptive de distribution des données (la moyenne (μ), écart type (σ), coefficient de variation (cv), les valeurs minimum (min) et maximum (max)) et par l'analyse de la distribution de chaque variable quantitative moyennant le test de Shapiro Wilk. C'est un test d'écart à la normalité dont la commande sous R est *shapiro.test(x)*,

La mise en évidence de la diversité morphologique à travers l'existence de groupes morphologiques a été ensuite effectuée avec l'analyse factorielle de données mixtes (AFDM). Cette méthode statistique multivariée a permis à la fois de considérer des données avec des variables quantitatives et qualitatives (données dites mixtes) en tant qu'éléments actifs d'une même analyse factorielle (Pagès, 2004), de prendre en compte la structure des groupes dans le calcul des distances et l'équilibre de l'influence de chacune des données (Escofier et Pagès, 1998). Elle généralise l'ACP et l'ACM. L'AFDM est réalisée avec *FactomineR*, un package de R dédié et adapté à l'analyse multivariée; (Lê et al., 2008; Husson et al., 2010).

Les résultats de l'AFDM ont été ensuite perfectionnés avec une classification hiérarchique sur composante principale (HCPC) afin de matérialiser le regroupement. La HCPC permet également de faire une description des classes obtenues par les descripteurs via la commande «*reshcpc\$desc.var*» dans R. Pour les descripteurs à valeurs qualitatives, la description est effectuée d'une part par le lien de chaque descripteur aux découpages en classes moyennant le test de χ^2 et par le lien de chaque classe avec une modalité de descripteur, et d'autre part par le pourcentage des individus de la classe correspondant à une modalité (mod/cla). Pour les descripteurs à valeurs quantitatives, la description est obtenue également par le lien de chaque descripteur aux découpages en classes mais moyennant le rapport de corrélation entre un descripteur quantitatif et l'ensemble des descripteurs de la classe (Eta2) et par la moyenne (μ) de chaque descripteur de chaque classe. Aussi, seuls les descripteurs étroitement liés aux découpages en classes ont été retenus afin de mettre en évidence la formation des groupes ainsi que les critères morphologiques distinctifs. Il s'agit des descripteurs qualitatifs dont la valeur de p du test de χ^2 est inférieure à 0,001 et des descripteurs quantitatifs dont le rapport de corrélation Eta2 est inférieur à 0,3.

D'abord, une classification basée sur des critères sur la feuille a été effectuée avec l'ensemble des données. Cette démarche s'appuie sur 2 principes :

- du point de vue statistique, la classification basée sur les variables de la feuille a d'abord été testée significativement non liée au sexe des individus.

- du point de vue botanique, des systématiciens même dans des études anciennes sont arrivés à démontrer la possibilité de classer des espèces avec des critères foliaires (De Candolle, 1819 ; De Candolle, 1868 ; Mouton, 1976 ; Ranaivoson, 1986). De plus récentes révisions taxonomiques dans le genre *Piper* et des descriptions de nouvelles espèces utilisent des critères foliaires (Jaramillo et al., 2001; Smith et al., 2008 ; Manjato et al., 2010; Tepe et al., 2014).

Ensuite, les 2 sous-populations ont fait séparément l'objet de classifications qui ont été basées sur les descripteurs des organes reproducteurs. Les descripteurs de la feuille n'ont plus été considérés pour éviter la redondance dans les 3 classifications. Ainsi, la classification de la sous-population femelle a été effectuée avec 5 descripteurs recueillis sur l'inflorescence (longueur du pédoncule, longueur du rachis, largeur du rachis, nombre de stigmates et pubescence du pédoncule) et 7 descripteurs sur l'infrutescence (longueur du pédicelle, largeur du pédicelle, pubescence du pédoncule, pubescence du pédicelle, forme de la base du pédicelle, forme de la baie, taille de la baie). La classification de la sous-population mâle a été réalisée avec les 6 descripteurs de l'inflorescence mâle (longueur du pédoncule, pubescence du pédoncule, longueur du rachis, largeur du rachis, densité des fleurs sur le rachis et orientation de la déhiscence des sacs polliniques) (cf Tableau 3). Cette méthode a été entreprise dans le but de décrire les classes morphologiques avec des critères sur les organes reproducteurs. Ces critères sont des critères privilégiés en botanique dans le système de classification linnéenne (Mouton, 1976).

La correspondance entre les classes obtenues des 3 classifications a été effectuée par une analyse de correspondance. Elle a alors permis de décrire chaque classe morphologique ou morphotype par les valeurs des descripteurs caractéristiques de chaque morphotype. Les valeurs des descripteurs quantitatifs ont été représentées par la moyenne (μ) tandis que celles des descripteurs qualitatifs ont été illustrées par les modalités.

2.2. Caractérisation de la diversité génétique

La caractérisation de la diversité génétique au sein de *Tsiperifery* a été réalisée d'abord à travers une classification au sein de *Tsiperifery* ou « intra *-Tsiperifery* », et ensuite à travers le positionnement de *Tsiperifery* au sein d'un choix de *Piper* des régions

tropicales. La caractérisation a été effectuée à partir de l'analyse du génome chloroplastique (cpDNA) et du génome nucléaire (nDNA).

2.2.1. Collectes de données

2.2.1.1. Collecte de matériel végétal

Les échantillons de feuilles ont été prélevés sur les 179 individus marqués repartis dans les 5 sites d'étude (Anorana, Tsiacompaniry, Beforona, Sandrangato et Kianjavato) à raison de 34 à 41 pieds par site, qui ont fait l'objet de la morphométrie. Des feuilles jeunes se trouvant sur les 2 derniers nœuds du rameau, indemnes de maladies et de trace de parasites (fumagines, mousses, vers,...) ont été ciblées.

La conservation de ces échantillons posait des problèmes au début mais a été par la suite résolue en renouvelant quotidiennement le silicagel durant les missions de terrain ou en conservant les rameaux foliaires dans des journaux humides puis par congélation à -4°C jusqu'aux manipulations (extraction).

2.2.1.2. Extraction d'ADN

L'extraction d'ADN a été basée sur le protocole de Doyle et al. (1987) (Annexe 7) sur des feuilles fraîches, qui a été modifié pour *Tsiperifery*. Ce protocole comprend les phases suivantes :

- la phase de broyage qui consiste à détruire les membranes cellulaires,
- la phase d'incubation qui vise à séparer les phénols et les protéines,
- la phase de précipitation qui permet d'obtenir l'ADN sous forme de précipitation (culot),
- la phase de lavage qui revient à éliminer le surnageant, à récupérer le culot d'ADN et à le dissoudre dans de l'eau distillée pour injection

La solution d'ADN a été mise au réfrigérateur ($+4^{\circ}\text{C}$) pendant au moins 12 heures avant utilisation. La vérification de la quantité d'ADN a été faite sur gel d'agarose 0,8% qui permet la visualisation de la présence d'ADN sous forme de bande.

2.2.1.3. Amplification par PCR

L'amplification a été effectuée sur la région ITS du génome nucléaire et la région *psbJ-petA* du génome chloroplastique. Ces régions ont été utilisées par Jaramillo et al. (2008) pour l'étude phylogénétique du genre *Piper* des zones tropicales, en suivant la technique de réaction de polymérisation en chaîne ou *Polymerase Chain Reaction* (PCR).

C'est une méthode basée sur la multiplication sélective de séquences d'ADN cibles moyennant un procédé d'amplification moléculaire qui mime le processus naturel de synthèse de l'ADN. Elle consiste à la réplication « *in vitro* » d'un fragment d'ADN cible qui est délimitée par deux amorces « sens et anti-sens ». Il s'agit d'une répétition de cycles dont le nombre de cycles varie selon le protocole, l'espèce et les amorces utilisées. (Weising et al., 2005). Elle permet d'avoir une bonne quantité d'ADN.

Chaque cycle utilise un mélange de réactifs : eau distillée stérile, tampon 10X, dNTP 20 mM, les amorces, MgCl₂, BSA, et la *Taq* polymérase et est constituée de trois phases thermostatiques : la dénaturation, l'hybridation ou fixation des amorces et l'élongation ou polymérisation.

Pour l'amplification par PCR de la région ITS, le paire d'amorces utilisée est *LEUI-ITS4* (Baldwin, 1992 ; Baldwin, 1993). La région *psbJ-petA* a été amplifiée en utilisant les amorces *petA-IGSF* et *psbJ-IGSF* (Prince, 2015). Les produits de la PCR ont été nettoyés grâce à l'*AccuPrep PCR purification Kit* (Bioneer Inc., Deajeon, Corée du Sud) et *QIAquick PCR purification kit* (Qiagen Inc.), qui sont des solutions de nettoyage à base d'enzymes qui permettent d'éliminer les résidus d'amorces et de dNTP.

L'extraction et l'amplification ont été réalisées au laboratoire de Biologie Moléculaire du DP Forêts et Biodiversité sis dans l'enceinte du FOFIFA –DRFGRN à Ambatobe Antananarivo.

2.2.1.4. Séquençage d'ADN

Le séquençage a été effectué par GENOSCREEN, une société de services scientifiques en génomique, microbiologie moléculaire et bio informatique. Cette société est le prestataire de service habituel en séquençage du laboratoire de biomoléculaire du DP Forêts et Biodiversité. Elle se trouve à Lille, France (Rue du Professeur Calmette).

Des plaques « mirror » contenant les amorces ont été ainsi envoyées avec les plaques de séquençage. Le séquençage a été effectué selon la méthode de SANGER dans les 2 sens, « forward » (sens) et « reverse » (anti-sens) décrite dans l'Annexe 8. Les données des séquences ont été obtenues par courriel sous forme de chromatogramme (.AB1) et de séquence (.SEQ) dans lesquels chaque base nucléique ou nucléotide de l'ADN correspond à un pic de couleur spécifique et universelle. L'adénosine ou « A » est colorée en vert, le thymine ou « T » en rouge, le guanine ou « G » en noir et le cytosine ou « C » en bleu. Les pics non identifiées sont notés « N » (not identified) et sont colorés en violet (Figure 4).

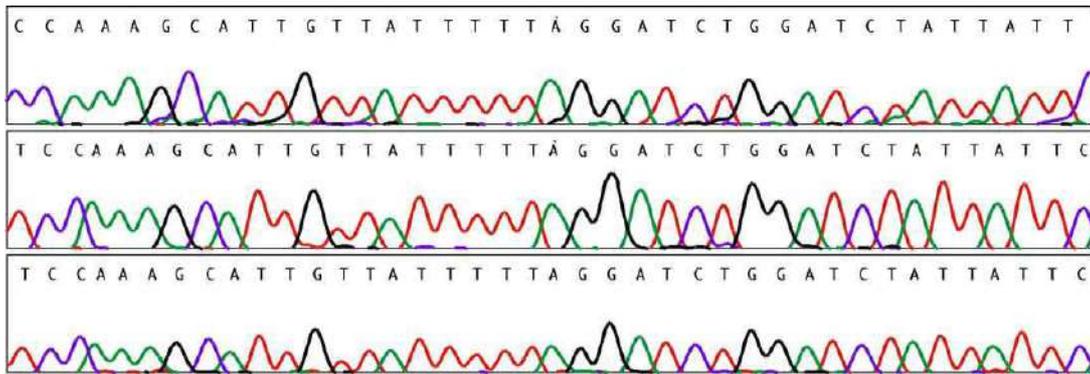


Figure 4. Correspondance entre les pics du chromatogramme et base azoté sur une séquence d'ADN.

Pour des raisons financières, le séquençage a été réalisé sur 43 échantillons à raison de 5 à 15 par site. Les échantillons ont été sélectionnés de manière à ce qu'un morphotype par site soit représenté par au moins deux individus. Le nombre d'échantillons sélectionnés pour le séquençage par site (Tableau 6) varie ainsi en fonction de la présence ou absence des morphotypes dans les sites.

Tableau 6. Nombre d'échantillons par site sélectionnés pour le séquençage

Site	Anorana (ANR)	Tsiazompaniry (TZP)	Beforona (BFN)	Sandrangato (SDG)	Kianjavato (KJT)	Total
Echantillons séquencés	9	7	15	7	5	43

2.2.2. Caractérisation de la diversité génétique « intra-*Tsiperifery* »

La diversité génétique au sein de *Tsiperifery* a été caractérisée à travers la description des séquences et les arbres phylogénétiques sur les deux régions des génomes nucléaire et chloroplastique (ITS et *psbJ-petA*).

2.2.2.1. Description des séquences

Les séquences ont été d'abord vérifiées manuellement avec le logiciel Bioedit (<http://www.mbio.ncsu.edu>). Elle a permis de déterminer la longueur des séquences par le nombre total nucléotides qui les composent.

Elles ont été ensuite alignées avec le logiciel ClustalW (<http://www.ebi.ac.uk>). Cela consistait à aligner les séquences sélectionnées les unes sous les autres de manière à maximiser le nombre de coïncidences entre les nucléotides. Il a pour objectif d'identifier les zones de concordance ou de consensus et de localiser les sites variants. Il permet ainsi de décrire les séquences sélectionnées. Les séquences des espèces de référence utilisées pour l'alignement sont *Piper nigrum*, *Piper borbonense*, ainsi que des séquences d'autres espèces

de *Piper* des régions tropicales listés dans l'Annexe 10 récupérées sur la base de données publique Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>) du National Center for Biotechnology Information (NCBI).

32 séquences ITS et 27 séquences *psbJ-petA* ont été identifiées non exploitables après l'alignement des séquences. Ces séquences présentaient beaucoup de bases non identifiées (N) et/ou des séquences qui n'avaient pas de zones de consensus avec les espèces de référence et les individus échantillonnés et étaient vraisemblablement la conséquence de contaminations. Ces séquences n'ont pas été considérées dans les analyses car elles augmentaient artificiellement la diversité inter-individu. En conséquence, 16 individus ont été utilisés pour l'analyse des séquences chloroplastiques et 11 pour l'analyse des séquences nucléaires (Tableau 7).

Tableau 7. Nombre de séquences (ITS et *psbJ-petA*) utilisées pour l'analyse phylogénétique par site.

Site	Anorana (ANR)	Tsiazompaniry (TZP)	Beforona (BFN)	Sandrangato (SDG)	Kianjavato (KJT)	Total
ITS	2	0	6	0	3	11
<i>psbJ-petA</i>	2	2	8	2	2	16

2.2.2.2. Construction d'arbres phylogénétiques

Les arbres phylogénétiques ont été construits avec la méthode des *Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean* (UPGMA). Cette méthode permet la transformation d'une matrice de distance en un arbre enraciné. La matrice fournit l'ensemble des distances entre toutes les paires de nucléotides. L'algorithme fonctionne par itérations successives, qui réduisent progressivement la taille de la matrice. Les éléments séparés par la plus faible distance sont ainsi associés dans l'arbre. Elle a été effectuée avec le logiciel Darwin 7 (<http://darwin.cirad.fr>) avec 500 répétitions. Ce logiciel considère les zones de délétions en tant que des sites variants après alignement des séquences (Perrier et al., 2003).

La robustesse des arbres phylogénétiques ainsi que des branches a été évaluée par le test de Bootstrap. Ce test consiste à échantillonner les positions de l'alignement pour relancer la construction phylogénétique de façon itérative puis de comparer les résultats obtenus après plusieurs répétitions (n =500). Ce test donne le pourcentage d'arbres sur lesquels les regroupements des individus sont identiques sur les répétitions effectuées. Les

nœuds sont robustes lorsqu'ils sont identiques dans au moins 50% des répétitions. Les valeurs de nœuds supérieures à 0,5 sont présentées sur les arbres phylogénétiques.

En plus des séquences utilisées comme références lors de l'alignement et comme « out group » lors de la construction des arbres phylogénétiques de *Tsiperifery*, d'autres séquences d'autres espèces de *Piper* des régions tropicales (Afrique, Asie et Amérique latine) ont été ajoutées aux séquences des quatre morphotypes de *Tsiperifery* pour construire l'arbre phylogénétique des *Piper* tropicaux. Ces séquences ont été également récupérées sur la base de données publique Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide>) du NCBI. Les espèces présentant un port en liane et des baies pédicellées ont été sélectionnées. Elles sont listées dans l'annexe 10.

L'intégration des séquences de *Tsiperifery* au sein de l'arbre phylogénétique des *Piper* tropicaux a permis de définir la position de *Tsiperifery* par rapport aux autres *Piper* déjà décrites. Elle a ainsi permis d'identifier s'il y a des espèces qui sont génétiquement similaires ou proches de *Tsiperifery*, de déterminer si *Tsiperifery* est endémique ou non et de définir la position taxonomique des morphotypes.

2.3. Analyses des liens entre les groupes morphologiques (morphotypes) et les groupes génétiques (clades)

Le fait que les séquences utilisées pour la classification génétique ont été prélevées sur des individus sélectionnés sur les 179 individus objets de la morphométrie a permis d'identifier les relations entre les morphotypes et les clades. Le test de corrélation a été effectué par l'analyse de la variance de la répartition des individus dans chaque morphotype et chaque clade. L'analyse de la variance a été réalisée avec la formule *aov* (*morphotype~clade*,) du package *stats* dans R. Elle a également permis de déduire la correspondance entre les morphotypes et les clades.

3. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

3.1. Caractéristiques de la diversité morphologique au sein de *Tsiperifery*

3.1.1. Tendances générales de la diversité des descripteurs quantitatifs et de leur corrélation

Les matrices de corrélation des sous-populations femelle et mâle (Figures 6 et 7) illustrent :

- Les valeurs minimales et maximales de chaque descripteur sur les axes
- Les descripteurs sur la diagonale
- Les scatter plots (nuage de points) avec la courbe de tendance en bas de la diagonale
- Les coefficients de corrélation (chiffres) et les niveaux de significativité (étoiles), en haut de la diagonale sur lesquels chaque niveau de significativité est associé à un symbole (valeurs de : (0,001 ; 0,01 ; 0,05 ; 0,1) \Leftrightarrow symboles ("***", "**", "*", ".", " ")).

Les valeurs des coefficients de corrélation (r) entre les descripteurs des sous-populations mâle et femelle associées aux niveaux de significativité de la corrélation mettent en évidence de fortes corrélations entre les descripteurs au niveau de la feuille, de l'inflorescence et de l'infrutescence.

Pour la sous-population femelle (Figure 5), le coefficient de corrélation entre les dimensions du limbe (LL et IL) est de 0,57 indique une forte corrélation positive. La largeur du limbe (IL) est également positivement corrélée avec la longueur du pétiole (LPt) ($r = 0,31$). Ces résultats traduisent que les feuilles avec de large limbe sont pourvues de pétiole plus long. Au niveau de l'inflorescence, une forte corrélation négative est détectée entre le diamètre du rachis (IR) et le nombre de stigmate (NS) ($r = -0,41$ et $p \sim 0,001$) indiquant que les inflorescences plus minces possèdent des fleurs avec des stigmates plus ramifiés. Sur l'infrutescence, la longueur du pédicelle (LPc) est négativement corrélé avec son diamètre (DPc) ($r = -0,20$), la hauteur (HB) ($r = -0,25$) et le diamètre de la baie (DB) ($r = -0,22$) tandis que la hauteur et le diamètre de la baie sont positivement corrélés ($r = 0,59$). Les individus à pédicelles longs ont alors des fruits plus petits et les individus à pédicelles courts ont des baies plus grandes. Ces corrélations négatives peuvent être expliquées par le fait que pédicelles longs absorbent une bonne partie de la nutrition au détriment des fruits qui n'arrivent pas à se développer à un niveau optimal et vice-versa.

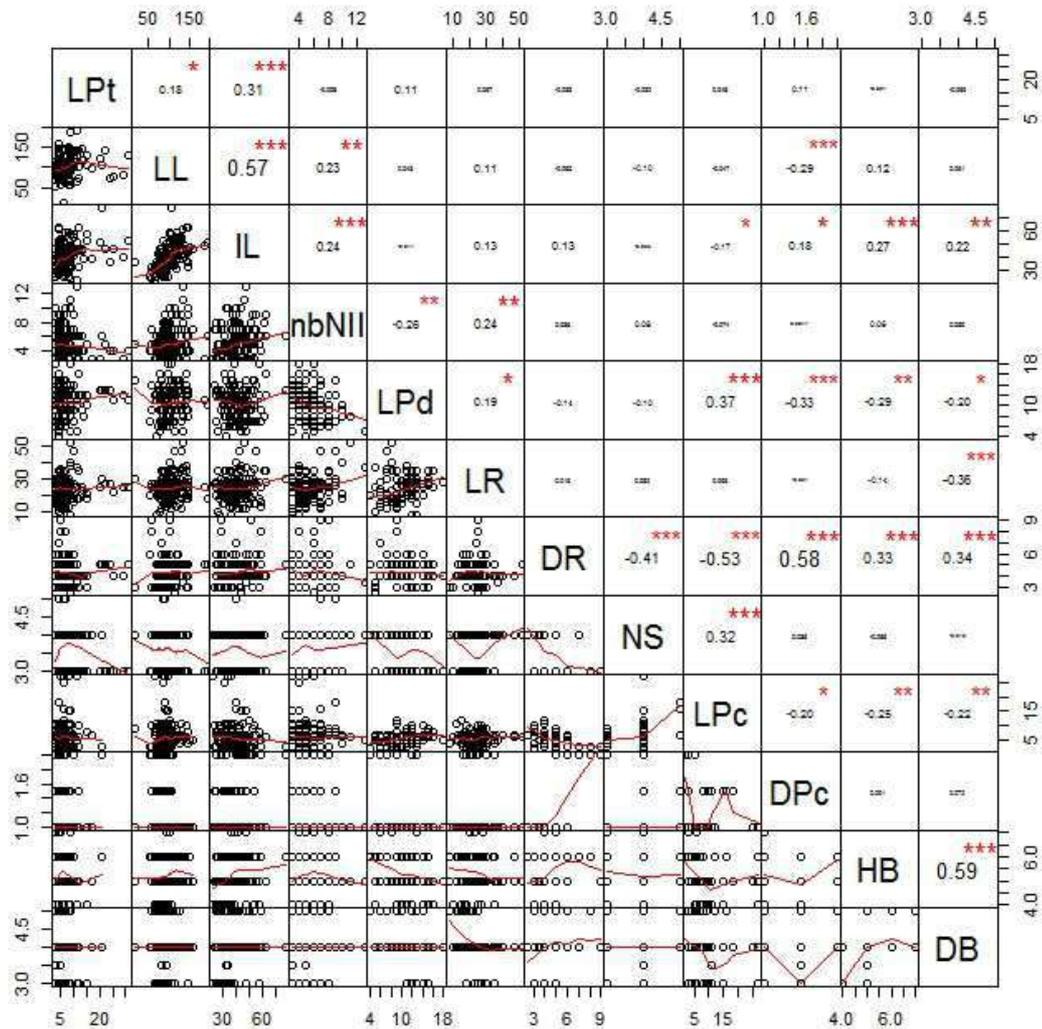


Figure 5. Matrice de corrélation des variables quantitatives de la sous-population femelle de *Tsiperifery* obtenue avec la fonction *chart.Correlation* dans R.

Pour la sous-population mâle (Figure 6), les dimensions du limbe (LL et IL) sont positivement corrélées ($r = 0,57$ et $p \sim 0,001$). De même, la largeur du limbe (IL) présente des corrélations fortement positives avec la longueur (LPt) ($r = 0,31$ et $p \sim 0,001$). Ce résultat est le même que celui trouvé pour les pieds femelles où les feuilles avec un large limbe sont pourvues d'un pétiole plus long. Par contre, les coefficients de corrélation entre le nombre de nervures secondaires (nbNII), la longueur ($r = 0,23$ et $p \sim 0,01$) et la largeur ($r = 0,24$ et $p \sim 0,001$) du limbe (LL et IL) indiquent corrélations positives hautement significatives. Par conséquent, plus le limbe est large, plus les nervures secondaires sont nombreuses et vice versa. Ce résultat reflète le rôle de la nervation dans le développement du limbe car c'est au niveau des nervures que se situe l'essentiel des tissus conducteurs de sève: le xylème qui apporte l'eau et les minéraux des racines jusqu'aux feuilles et le phloème

qui déplace la sève. En effet, plus d'éléments nutritifs arrivent aux des feuilles qui disposent de plus de nervures. Des corrélations hautement significatives ($p \sim 0,001$) ont été observées sur l'inflorescence: la longueur du rachis (LR) présente des corrélations positives avec la longueur du pédoncule (LPd) ($r= 0,27$) et le diamètre du rachis (DR) ($r= 0,26$) ; ce dernier est négativement corrélé avec la longueur du pédoncule (LPd). Ce résultat indique que les inflorescences à longs pédoncules ont des rachis plus minces et vice versa. Cette corrélation peut également être expliquée par le fait que pédoncules longs absorbent une bonne partie de la nutrition au détriment des rachis d'inflorescences qui n'arrivent pas à se développer à un niveau optimal et vice-versa.

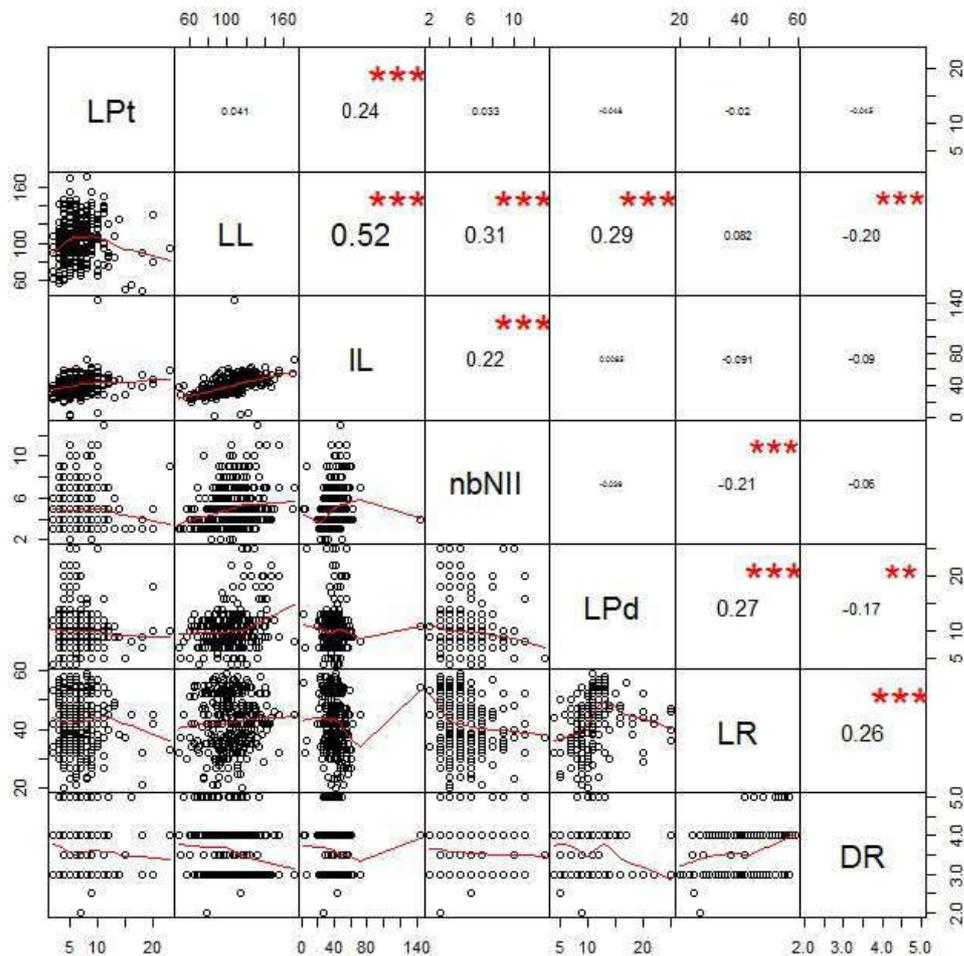


Figure 6. Matrice de corrélation des variables quantitatives de la sous-population mâle de *Tsipery* obtenu avec la fonction *chart.Correlation* dans R.

L'analyse de la distribution de chaque variable quantitative (Tableau 8) moyennant le test de Shapiro Wilk (significatif pour $p < 0,05$) montre que la distribution des variables

quantitatives prises sur les organes aériens ne suit pas la loi normale sauf pour la longueur du limbe (LL) de la sous-population mâle ($p = 0,384$). Ce test a alors mis en évidence une grande diversité morphologique au sein de *Tsiperifery*.

Tableau 8. Paramètres d'analyse statistique descriptive de la distribution des descripteurs quantitatifs des sous-populations femelles et mâles et femelles de *Tsiperifery*.

sous pop	organe	variable	μ (mm)	σ	cv (%)	max (mm)	min (mm)	p (test de Shapiro Wilk)
femelle	feuille	LPt	7,0	4,5	63,8	31	3	< 2,2e-16
		LL	100,2	24,9	24,9	193	14	0,0003392
		IL	39,9	8,9	22,4	77	23	0,0005019
		nbNII	7	1,2	17,9	13	5	1,67E-14
	fleur	LPd	10,6	2,7	25,3	18	4	0,01449
		LR	25,1	6,8	27,0	52	8	7,34E-05
		DR	4,3	1,1	25,5	9	3	4,76E-12
		NS	4	0,5	14,5	5	3	< 2,2e-16
	fruit	LPc	6,7	4,3	64,4	27	2	< 2,2e-16
		DPc	1,2	0,3	26,6	2	1	< 2,2e-16
		HB	5,2	0,7	13,1	7	4	1,64E-12
		DB	3,9	0,6	14,7	5	3	6,61E-14
mâle	feuille	LPt	6,4	3,0	46,8	23	2	< 2,2e-16
		LL	103,7	20,4	19,7	171	49	0,384
		IL	40,0	8,9	22,3	71	20	0,01091
		nbNII	6	1,4	21,9	13	5	< 2,2e-16
	fleur	LPd	10,6	3,5	32,7	25	4	2,62E-16
		LR	42,3	8,5	20,0	59	20	0,0003829
		DR	3,6	0,6	16,0	5	2	< 2,2e-16

Les paramètres d'analyse statistique de distribution de chaque descripteur quantitatif (Tableau 8) illustrent également cette grande diversité. Parmi les 13 descripteurs quantitatifs de la sous-population femelle, le nombre de stigmates (NS), le diamètre et la hauteur de la baie (DB et HB) sont les seuls descripteurs ayant un coefficient de variation (cv) inférieur à 15% et tous les descripteurs quantitatifs de la sous-population mâle ont un coefficient de variation élevé (>15%). De même, l'amplitude entre les valeurs maximales et

minimales est très élevée. Par conséquent, les moyennes ne caractérisent pas les descripteurs.

Néanmoins, les moyennes (μ), les valeurs minimales (min) et maximales (max) de la longueur du rachis (LR) de la sous-population femelle (respectivement de 25,1mm ; 52mm ; 8mm) sont inférieures à celles de la sous-population mâle (respectivement de 42,3mm ; 59mm ; 20mm). De même, les moyennes, les valeurs minimales et maximales du diamètre du rachis (DR) de la sous-population femelles (respectivement de 4,3mm ; 9mm ; 3mm) supérieures à celles de la sous-population mâle (respectivement de 3,6mm ; 5mm ; 2mm). Ceci indique que les inflorescences sont plus longues et plus minces sur les individus mâles. En effet, chez *Tsiperifery*, les ovaires immergés dans le rachis augmentent la largeur du rachis et le fait que ce dernier se développe avec le développement de l'ovaire et l'apparition des pédicelles explique qu'il soit encore plus court au stade de l'inflorescence. Ce fait est également observé chez des espèces de *Piper* asiatiques (Cheng et al., 1999).

La grande variabilité au niveau de la taille du limbe observée sur les *Piper* africains (Balle, 1942) est aussi observée dans nos données. La dimension du limbe varie de 14 à 193 mm de long (LL) sur 23 à 77 mm de large (IL) pour la sous-population femelle et de 49 à 171 mm sur 20 à 71mm pour la sous-population mâle. L'écart entre les valeurs maximale et minimale de la longueur du pétiole (LPt) est également très grand.

La variabilité des descripteurs qualitatifs est caractérisée par les différentes modalités que peuvent présenter ces descripteurs (cf Tableau 5) à travers les formes, la pubescence, l'épaisseur et la densité. Elle illustre également l'existence d'une diversité au sein du groupe.

Ces résultats justifient la nécessité de tenter une classification au sein du groupe *Tsiperifery*.

3.1.2. Classes issues de la diversité morphologique ou morphotypes

3.1.2.1. Classes issues de la diversité morphologique de la feuille

L'AFDM avec tous les descripteurs identifiés sur la feuille a permis de présenter 34% et 64% de la variabilité des individus respectivement par les 2 et les 5 premiers axes (cf Annexe 11). La description des variables issue de la classification hiérarchique du résultat de cette AFDM a montré que les descripteurs quantitatifs ont un rapport de corrélation (Eta^2) inférieur à 0,3 (Tableau 9). Les descripteurs quantitatifs ne sont pas ainsi significativement liés au découpage en classes. Par contre, une valeur de p largement

inférieure à 0,05 du test de corrélation (χ^2) entre le découpage en classe et les descripteurs qualitatifs montre que ces derniers contribuent significativement au découpage en classe (Tableau 9).

En conséquence, la longueur du pétiole (LPt), la longueur et la largeur du limbe (LL et IL) et le nombre de nervures secondaires (NbNII) ne sont pas considérés comme des critères distinctifs pour la classification de *Tsiperifery*.

Tableau 9. Contribution des descripteurs au découpage en classe basé sur la feuille

Descripteurs quantitatifs	Rapport de corrélation (Eta2)
IL	0,15
nbNII	0,05
LPt	0,04
LL	0,03
Descripteurs qualitatifs	Test de Chi2 (p 0,05)
Ep	2,80E-249
SB	1,91E-81
PNII	1,71E-78
FA	5,09E-67
BL	1,10E-42
Rt	2,23E-36
PbI	8,96E-27
PbS	2,13E-19

L'AFDM effectuée avec seulement les descripteurs qualitatifs a permis une meilleure représentativité de la variabilité des individus sur les premiers axes de l'AFDM. Les deux et cinq premiers axes regroupent respectivement 44% et de 76% de cette variabilité (cf Annexe 11). L'élimination des descripteurs quantitatifs a alors nettement amélioré l'AFDM et ainsi, de confirmer que les descripteurs quantitatifs de la feuille ne sont pas des critères permettant de caractériser la diversité morphologique au sein de *Tsiperifery*. Ce résultat reflète la grande variabilité de taille observée au niveau du limbe foliaire. D'ailleurs, Balle (1942) qualifie cette grande variabilité comme une des principales difficultés que présente l'étude des Pipéracées d'Afrique.

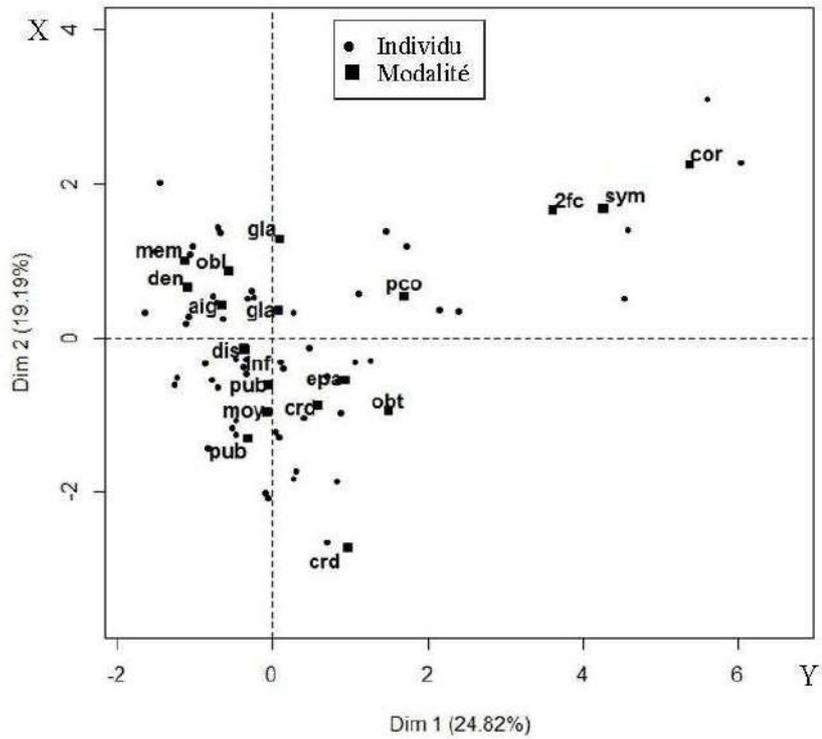


Figure 7. Projection des individus de *Tsiperifery* et des descripteurs de la feuille sur les 2 premiers axes de l'AFDM.

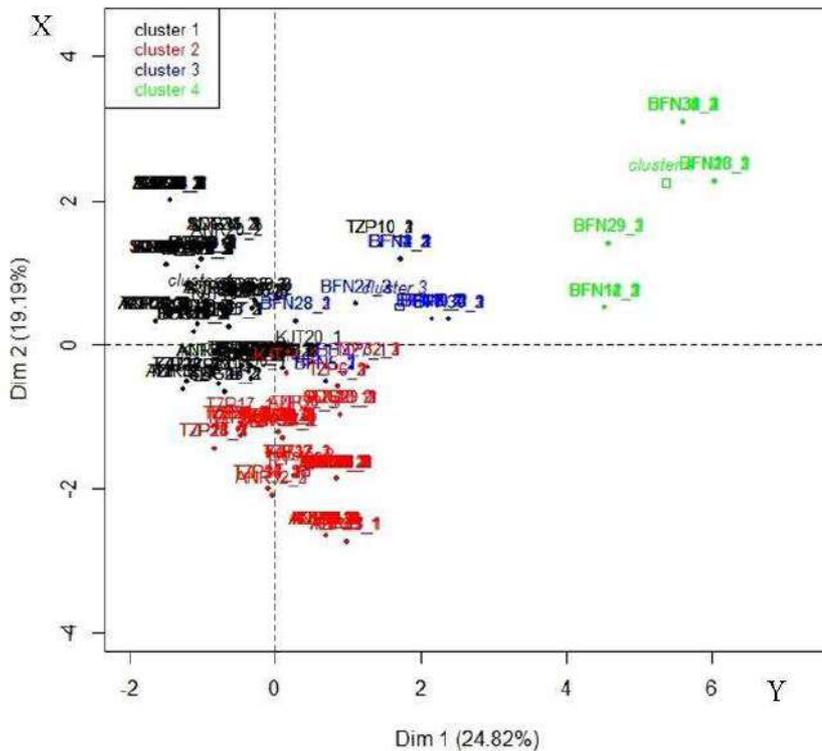


Figure 8. Classification des individus de *Tsiperifery* en 4 morphotypes, basée sur les descripteurs de la feuille par la méthode HCPC.

La projection des individus et des descripteurs sur les 2 premiers axes (Figure 7) renseigne sur des formations évidentes des nuages de points autour des modalités de l'insertion du limbe au des deux cotés du pétiole (symétrique, dissymétrique) et de l'épaisseur du limbe (membraneuse, moyenne, presque coriace et coriace). Ces regroupements confirment la contribution significative de ces descripteurs dans la classification.

La classification hiérarchique du résultat de l'AFDM avec les descripteurs qualitatifs de la feuille (Figure 8) a mis en évidence la formation de 4 classes distinctes. La description de chaque classe par les modalités de ces 8 descripteurs est dans l'Annexe 13.

Ce qui permet de déduire que les individus regroupés sous le nom de *Tsiperifery* peuvent être classés en 4 morphotypes, dont les critères distinctifs sont observables au niveau :

- de l'épaisseur du limbe
- de la symétrie et de la courbure de la base du limbe
- de la forme de l'apex
- de la proéminence des nervures secondaires
- de la densité de la nervation (réticulation)
- de la pubescence de la face inférieure et supérieure du limbe.

Les classes 3 et 4 caractérisées par des feuilles coriaces (cor) et presque coriaces (pco) correspondent exclusivement à des individus de *Beforona* (Figure 7 et 8).

3.1.2.2. Classes issues de la diversité morphologiques des organes reproducteurs

L'analyse factorielle (AFDM) de la sous-population femelle avec les 14 descripteurs pris sur les organes reproducteurs contient sur ses 2 premiers axes 46% de la variabilité des individus et 73% sur les 5 premiers (Annexe 14).

Les résultats des tests de contribution des descripteurs au découpage en classes (Tableau 10) montrent que :

- Pour les descripteurs quantitatifs, seuls le diamètre du pédicelle (DPc), le diamètre du rachis (DR) et le nombre de stigmates (NS) influent sur le découpage en classes
- Pour les descripteurs qualitatifs, la pubescence du pédoncule de l'inflorescence (PPFI) n'est pas du tout liée au découpage en classes et la contribution de la pubescence du pédicelle (PbPc) est moyennement significative pour une valeur de p égale à 4,01E-04 par rapport aux contributions des autres descripteurs.

Il est déduit de ces résultats que le diamètre du pédicelle (DPc), le diamètre du rachis (DR), le nombre de stigmates (NS), la forme du pédicelle (FPc), la taille de la baie (TB), la forme de la baie (FFr) et la pubescence du pédoncule de la grappe (PPFr) sont des critères distinctifs des organes reproducteurs de la population femelle de *Tsiperifery*. Ces 7 critères distinctifs ont été ainsi utilisés pour une classification pour une meilleure représentation des individus sur les axes factoriels.

Tableau 10. Contribution des descripteurs au découpage en classes de la sous-population femelle basé sur l'inflorescence et l'infructescence.

Descripteurs quantitatifs	Rapport de corrélation (Eta2)
DPc	0,67
DR	0,56
NS	0,36
HB	0,24
LPc	0,22
DB	0,20
LPd	0,12
LR	0,11
Descripteurs qualitatifs	Test de Chi2 (p 0,05)
FPc	1,83E-40
TB	1,73E-25
FFr	6,56E-12
PPFr	4,04E-09
PbPc	4,01E-04

L'AFDM avec les 7 critères distinctifs des organes reproducteurs femelles présente un meilleur regroupement de la variabilité des individus sur les premiers axes factoriels. 68% des individus sont portés par les 2 premiers axes et les 5 premiers regroupent la quasi-totalité de cette variabilité, soit 94% (cf Annexe 14). Les nuages de points formés par les individus se forment autour des modalités de la forme du pédicelle (FPc), la taille de la baie (TB), la forme de la baie (FFr) et la pubescence du pédoncule (PbPc) de la grappe (PPFr) (Figure 10).

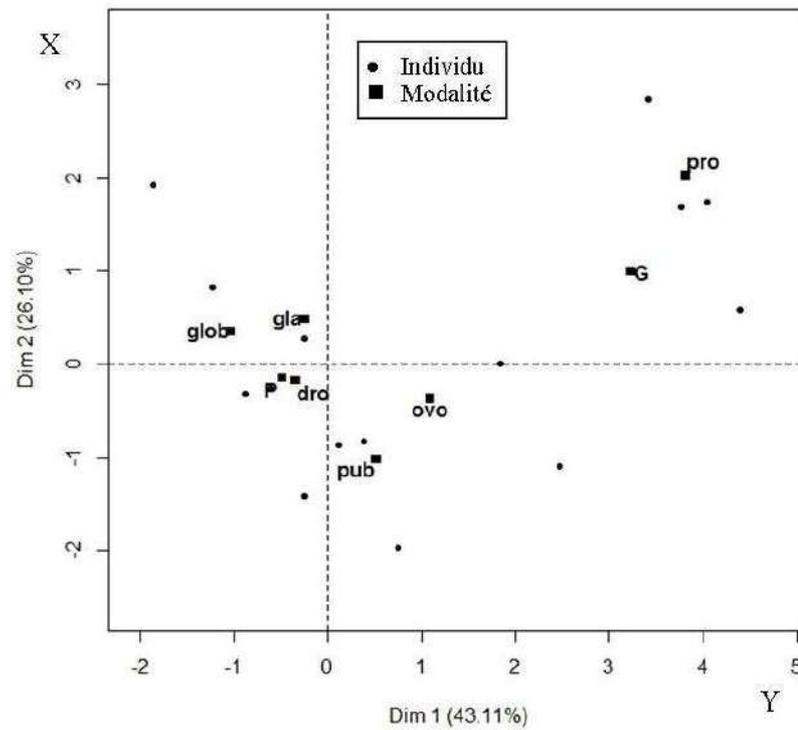


Figure 9. Projection des individus femelles de *Tsiperifery* et des descripteurs des organes reproducteurs sur les 2 premiers axes de l'AFDM.

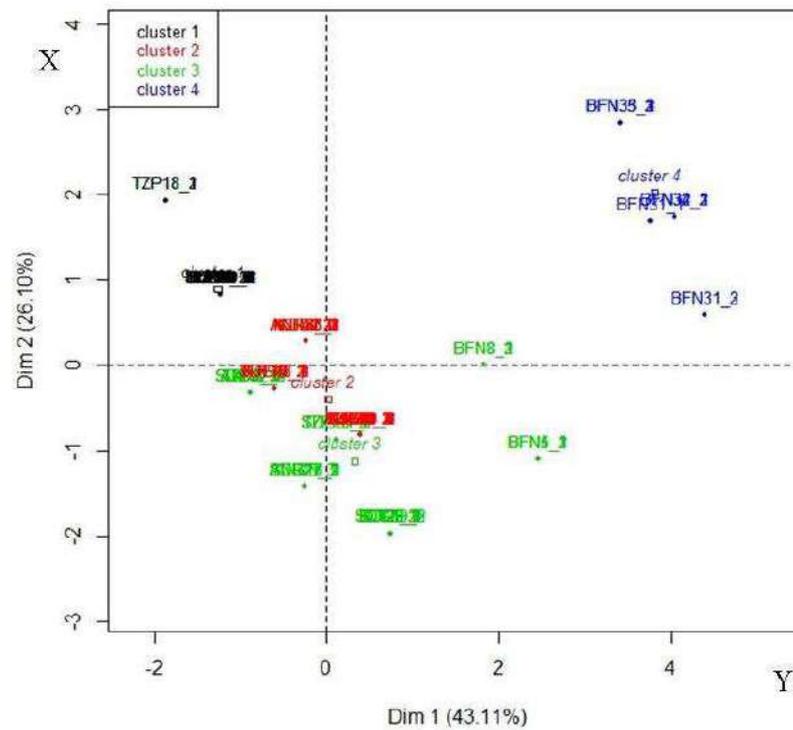


Figure 10. Regroupement des individus femelles de *Tsiperifery* en 4 classes basé sur les descripteurs des organes reproducteurs par la méthode HCPC.

La classification hiérarchique des individus femelles a mis en évidence la formation de 4 classes (Figures 10 et 11), ce qui permet de déduire que la sous-population femelle de *Tsiperifery* peut être répartie en 4 classes sur base des organes reproducteurs. La description de chaque classe par les modalités et les moyenne des descripteurs est dans l'Annexe 16. Les critères distinctifs sont positionnés sur :

- l'inflorescence au niveau du diamètre du rachis (DR) et du nombre de stigmate (NS),
- l'infructescence au niveau de la pubescence du pédoncule de la grappe (PPFr), du diamètre du pédicelle (DPc), de la forme du pédicelle (FPc), de la taille de la baie (TB) et de la forme de la baie (FFr).

Ces critères figurent parmi les caractéristiques les plus utilisées dans les clés d'identification botaniques du genre *Piper* et également d'autres taxons.

La classe 4 caractérisée par des baies de grande taille (G) portées par des pédicelles avec des protubérances à la base (pro), regroupe exclusivement des individus de Beforona (BFN) (Figures 7).

Pour l'AFDM effectuée avec les 6 descripteurs de l'inflorescence sur la sous-population mâle de *Tsiperifery*, les 2 premiers axes factoriels portent 64% de la variance des individus et les 5 premiers axes représentent 99% (cf Annexe 17). Le regroupement des individus autour des modalités des descripteurs qualitatifs est très net (Figure 11). Un premier nuage de point est caractérisé par un pédoncule glabre, des fleurs éparses sur le rachis de l'inflorescence et des sacs polliniques à déhiscence longitudinale. Un deuxième groupe est concentré sur un pédoncule pubescent, des fleurs serrées sur le rachis et des sacs polliniques à déhiscence apicale. La classification hiérarchique entreprise sur le résultat de l'AFDM illustre ces regroupements par la répartition des individus mâle de *Tsiperifery* dans 2 classes (Figure 12).

Les résultats du test de corrélation (χ^2) entre les descripteurs qualitatifs de l'inflorescence mâle et cette classification (Tableau 11) ont montré que ces descripteurs qualitatifs contribuent significativement aux découpages en classe ($p > 0,05$). Par contre, les descripteurs quantitatifs ne sont pas liés à la classification. Les rapports de corrélation (Eta2) avec le découpage en classe sont inférieurs à 0,3 pour la longueur du rachis (LR), le diamètre du rachis (DR) et la longueur du pédoncule (LPd). Ces valeurs stipulent que ces descripteurs ne sont pas caractéristiques de la classification, donc ils ne permettent pas de caractériser la diversité morphologique au sein de la sous-population mâle de *Tsiperifery*.

Tableau 11. Contribution des descripteurs au découpage en classes de la sous-population mâle basé sur l'inflorescence.

Descripteurs quantitatifs	Rapport de corrélation (Eta2)
LPd	0,22
DR	0,09
Descripteurs qualitatifs	Test de Chi2 (p 0,05)
FID	1,03E-74
DSP	1,83E-69
PbPdFl	4,13E-08

Ces résultats amènent à conclure que sur la base des descripteurs de l'inflorescence, la diversité morphologique de la sous-population mâle de *Tsiperifery* est présentée par 2 classes. Les critères distinctifs sont localisés au niveau de :

- la densité des fleurs (FID),
- la pubescence du pédoncule (PbPdFl) et,
- l'orientation de la déhiscence des sacs polliniques (DSP).

La description de chaque classe par les modalités de ces descripteurs qualitatifs de l'inflorescence mâle est dans l'Annexe 19.

Les critères morphologiques des organes reproducteurs de *Tsiperifery* permettent de distinguer 4 classes pour la sous-population femelle et 2 classes pour la sous-population mâle. Les critères distinctifs des classes femelles sont surtout localisés sur l'infructescence au niveau de la forme du pédicelle (FPc), de la taille des baies (TB) et de la forme des baies

(FB) tandis que pour les classes mâles ils sont observés sur la densité des fleurs (FID) et l'orientation de la déhiscence des sacs polliniques (DSP).

3.1.2.3. Caractères morphologiques des morphotypes

L'analyse de variance entre le résultat de la classification basée sur les descripteurs de la feuille et le sexe des individus a donné une valeur de p égale à 0,492 (Annexe 20). Cette valeur de p supérieure à 0,001 signifie que le découpage en classes basé sur les critères de la feuille n'est pas significativement lié avec le sexe des individus c'est à dire que le sexe des individus n'influe pas sur cette classification. C'est une condition préalable pour pouvoir effectuer la correspondance entre les groupes obtenus par les 3 classifications précédemment effectuées (Tableau 12). L'objectif étant de décrire les morphotypes avec toutes les parties aériennes de la plante.

Tableau 12. Distribution des individus (en %) des classes obtenues des sous-populations mâles et femelles dans les classes obtenues de la classification basée sur la feuille.

Feuille	male		femelle			
	1	2	1	2	3	4
1	27,78	72,22	13,73	86,27	0	0
2	96,15	3,85	71,93	12,28	15,79	0
3	100	0	0	0	100	0
4	0	100	0	0	0	100

La distribution des individus des classes « mâles » et des classes « femelles » dans les 4 classes obtenues par la HCPC avec les descripteurs de la feuille (Tableau 12) a d'abord permis de déduire la correspondance entre chaque classe (Tableau 13) et ensuite de décrire par la suite les 4 morphotypes.

Tableau 13. Correspondance entre les classes obtenues des 3 classifications basées sur les descripteurs de la feuille, des organes reproducteurs mâles et femelles.

Classes « Feuille »	Classes « male »	Classes « femelle »
1	2	2
2	1	1
3	1	3
4	2	4

La classe 1 de la sous-population mâle correspond aux classes 2 et 3 de la classification basée sur la feuille et la classe 2 aux classes 1 et 4. Une classe de la sous-population femelle coïncide à une classe basée sur la feuille.

La diversité morphologique au sein de *Tsiperifery* est caractérisée par 4 morphotypes. Les caractéristiques descriptives de chaque morphotype ont été tirées des descriptions des variables de chaque classe obtenue des 3 classifications figurant dans les annexes 12, 15 et 18. Les traits morphologiques caractéristiques des 4 morphotypes présentés dans le Tableau 14 y ont été déduits.

Tableau 14. Traits morphologiques caractéristiques des 4 morphotypes de *Tsiperifery*

Organes	Descripteurs	Morphotype				
		M1	M2	M3	M4	
Feuille	Ep	Coriace	Membraneuse	Moyenne	Epaisse	
	SB	Symétrique	Dissymétrique	Dissymétrique	Dissymétrique	
	PNII	Sur les 2 faces	Face inférieure	Face inférieure	Sur les 2 faces	
	FA	Obtus	Aigu	Obtus	Aigu	
	BL		Oblique	Cordée		
	Rt	Eparse	Dense	Eparse	Eparse	
	PbI	Glabre		Glabre	Glabre	Glabre
				Pubescente		
PbS	Glabre	Glabre	Glabre	Glabre	Glabre	
			Pubescente			
Inflorescence mâle	FID	Eparse	Serrée	Eparse	Eparse	
	DSP	Apicale	Apicale	Longitudinale	Longitudinale	
	PbPdFl	Pubescent	Pubescent	Glabre	Glabre	
	LPd (mm)	12,7	12,7	9,3	9,3	
	DR (mm)	3,4	3,4	3,7	3,7	
Inflorescence femelle	NS	3,46	3,29	4,05	3,43	
Infrutescence	FPc	Protubérant	Droit	Droit	Droit	
	TB	Grosse	Petite	Petite	Grosse	
	FFr	Ovoïde	Globuleuse	Ovoïde	Ovoïde	
	PPFr		Glabre	Glabre	Pubescent	

Pour le morphotype 1 ou M1, ses feuilles sont très épaisses et coriaces, avec une insertion de la base symétrique et l'apex est obtus. Les nervures secondaires sont proéminentes sur les deux faces de la feuille qui sont également glabres. La réticulation du limbe est éparse. L'inflorescence mâle a une longueur moyenne de pédoncule de moins de 1cm portant un rachis avec un diamètre environ 3,5mm sur lequel les fleurs sont serrées. La fleur mâle est constituée de 1-2 étamines qui porte chacune 2 sacs polliniques qui sont déhiscents à l'apex. Les fleurs femelles disposent de 3 à 4 stigmates. Les fruits sont de grosses baies ovoïdes avec des pédicelles présentant une protubérance à la base et qui sont pourvus de poils. Le dimorphisme foliaire n'est pas observé chez M1 ; les feuilles des tiges orthotropes sont également elliptiques. Ce morphotype a été rencontré uniquement à Beforona.

Quant au morphotype 2 ou M2, le limbe de la feuille est membraneux avec une base oblique dissymétrique des deux cotés du pétiole et l'apex est aigu. Les nervures secondaires sont proéminentes à la face inférieure et la réticulation du limbe est dense. La face inférieure du limbe est glabre ou pubescente et la face supérieure est généralement glabre. Le pédoncule de l'inflorescence mâle a une longueur moyenne de 1,2cm. Le rachis d'inflorescence a environ 3,4mm de diamètre et les fleurs y sont assez denses. La fleur mâle est composée de 1-2 étamines qui porte chacune 2 sacs polliniques à déhiscence apicale. Les fleurs femelles disposent majoritairement de 3 stigmates. Les fruits sont de petites baies globuleuses avec des pédicelles droits glabres. Ce morphotype a été collecté dans les 5 sites d'études.

Dans le morphotype 3 ou M3, le limbe foliaire est plus épais que celui de M2. La base du limbe est cordée et dissymétrique. L'apex est obtus. Les nervures secondaires sont également proéminentes à la face inférieure. Par contre, la réticulation du limbe est éparse. La face inférieure du limbe est glabre et la face supérieure peut être glabre ou pubescente. Dans l'inflorescence mâle, le pédoncule mesure en moyenne moins de 1cm de long ; le rachis a un diamètre dépassant généralement 3,5mm ; les fleurs y sont moins denses. La fleur mâle est composée de 1-2 étamines qui porte chacune 2 sacs polliniques déhiscents sur les cotés vers l'extérieur. Dans l'inflorescence femelle, la majorité des fleurs possèdent 4 stigmates. Les fruits sont des petites baies ovoïdes portées par des pédicelles droits glabres. Ce morphotype a été rencontré à Anorana, Sandrangato, Tsiazompaniry, et Kianjavato.

En ce qui concerne le morphotype 4 ou M4, le limbe foliaire est épais à base cordée dissymétrique avec un apex aigu. La réticulation est éparse et les nervures secondaires sont

proéminentes sur les deux faces de la feuille lesquelles sont glabres. Dans l'inflorescence mâle, le pédoncule mesure en moyenne plus de 1cm de long ; le rachis a un diamètre de 3,4mm ; les fleurs sont éparses. La fleur mâle est composée de 1-2 étamines qui portent chacune 2 sacs polliniques à déhiscence longitudinale. Dans l'inflorescence femelle, la majorité des fleurs présente 3 stigmates. Les fruits sont de grosses baies ovoïdes avec des pédicelles droits glabres. Ce morphotype à été localisé uniquement à Beforona.

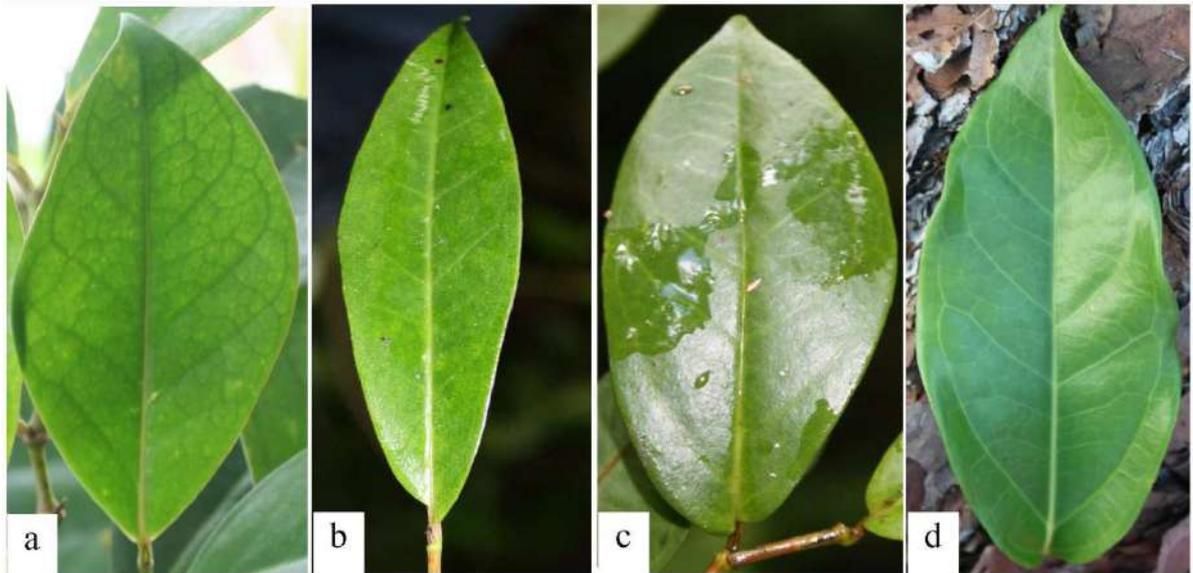


Photo 5. Feuilles de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.

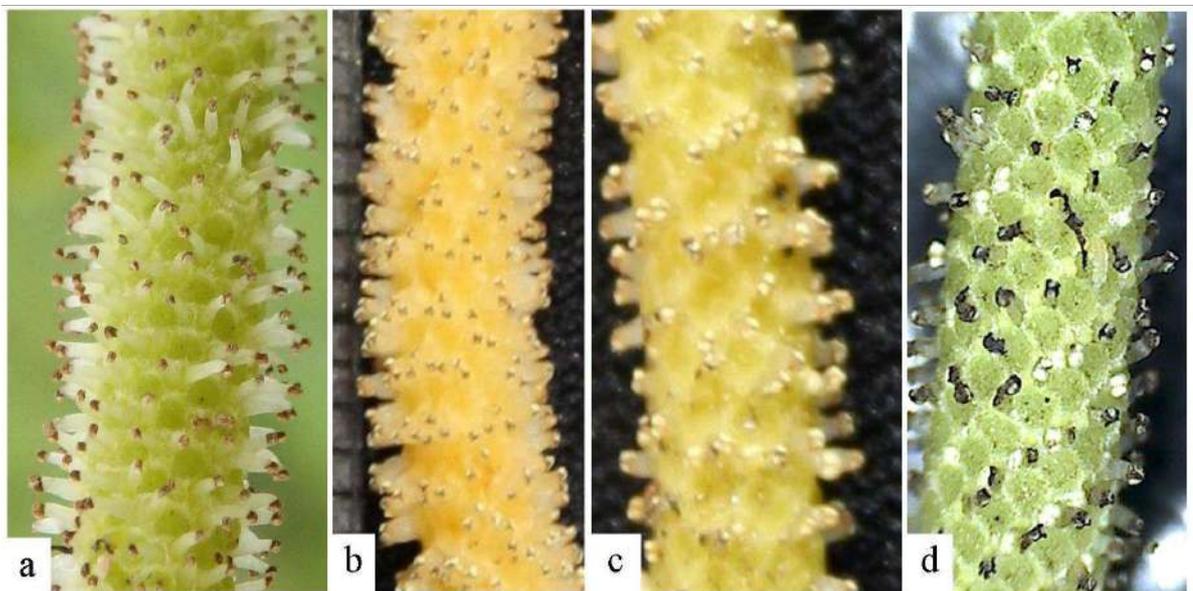


Photo 6. Inflorescences mâles de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.

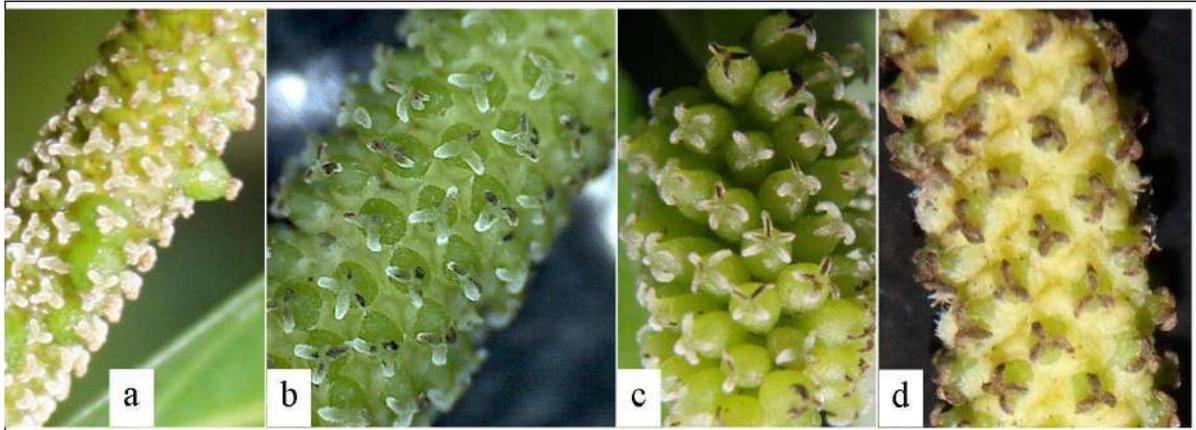


Photo 7. Inflorescences femelles de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.

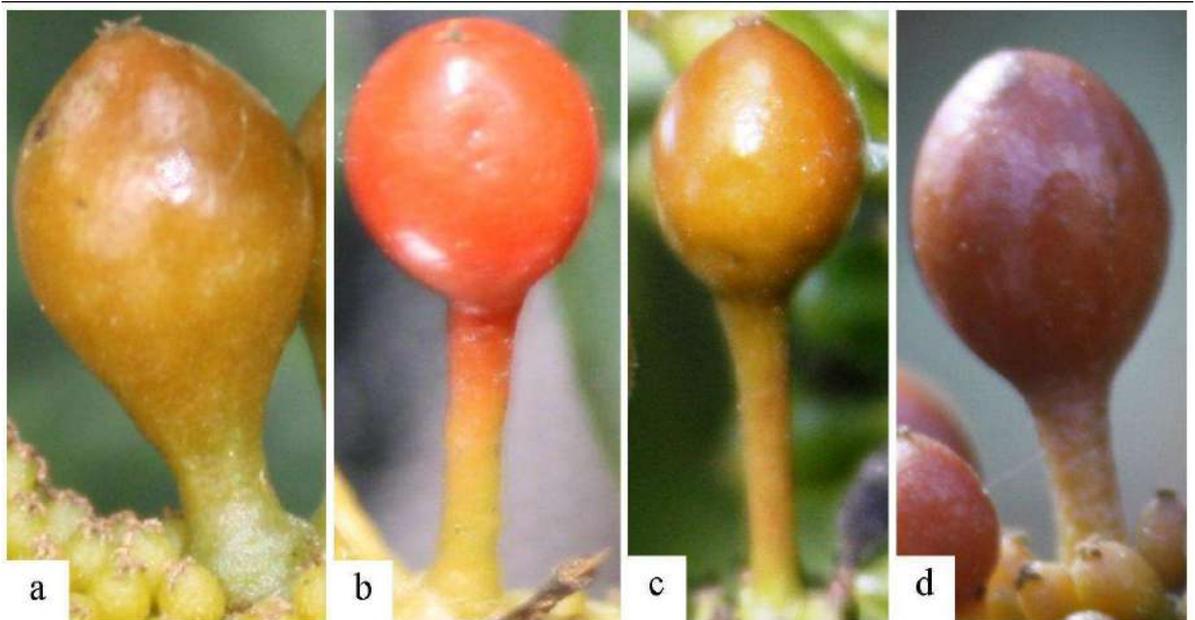


Photo 8. Fruits de (a) M1, (b) M2, (c) M3 et (d) M4.

L'aboutissement de la classification utilisant des critères morphologiques à l'identification de 4 morphotypes permet de dire qu'en termes de variabilité phénotypique, *Tsiperifery* regroupe 4 types morphologiques. Les critères distinctifs sont surtout observables au niveau des feuilles et des fruits. Les classifications hiérarchiques ont montré que M2 et M3 sont morphologiquement proches. Ces résultats concordent avec la distribution géographique. Ces 2 morphotypes sont localisées dans les 4 sites. M1 et M4 n'ont été rencontrés qu'à Beforona.

3.2. Caractéristiques de la diversité génétique au sein de *Tsiperifery*

3.2.1. Diversité génétique de *Tsiperifery* basée sur le génome nucléaire ITS

Après vérification et alignement des séquences, chaque séquence ITS comprend 676 bases nucléotidiques alignées. Les onze séquences nucléaires obtenues comportent cinq sites variants. Ils ont été localisés aux positions 106, 206, 482, 640 et 644 (Figure 13).

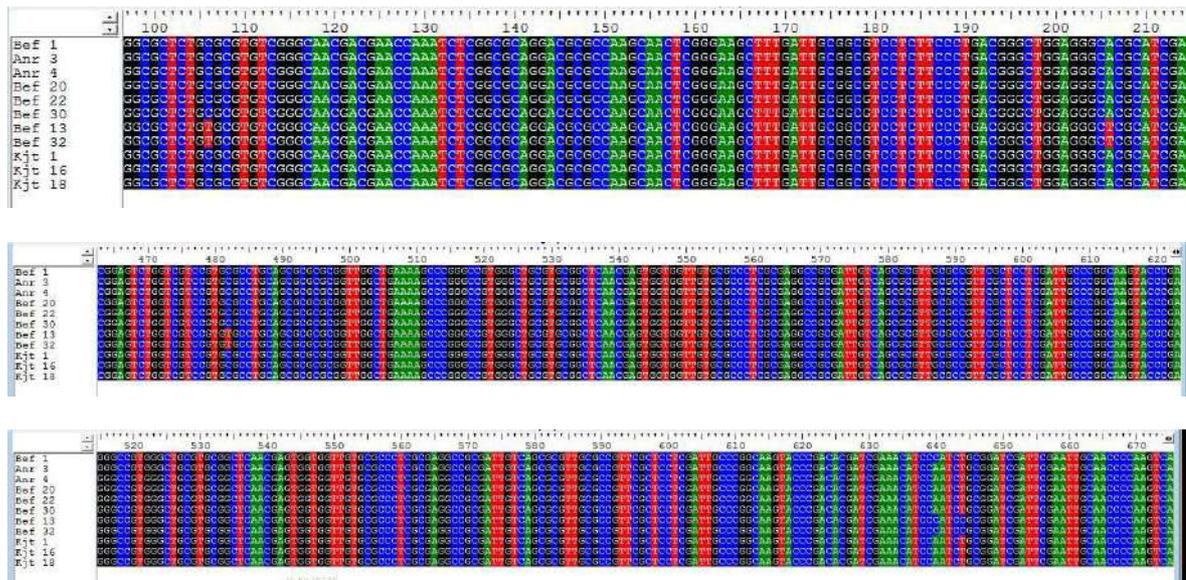


Figure 13. Onze séquences nucléaires (région ITS) de *Tsiperifery* alignées sur Clustal W.

L'analyse par parcimonie de l'alignement des séquences a permis d'obtenir 500 arbres également parcimonieux et a donné l'arbre de consensus (Figure 14). Ce dernier présente une structuration en deux grands groupes monophylétiques ou clades (Cn1 et Cn2). Chaque ramification est supportée par des valeurs de Bootstrap très élevées (~ 100%). Le clade Cn1 est composé d'individus collectés dans les trois sites d'études considérés (Anorana, Beforona et Kianjavato). Cn1 se divise en 2 sous clades, mais cette ramification n'est pas significative (valeurs des nœuds inférieures à 50%). Les individus contenus dans Cn2 sont uniquement en provenance de Beforona.

L'arbre de consensus contenant deux clades renforce le résultat obtenu de l'alignement des séquences qui stipule la présence de diversité génétique au sein de *Tsiperifery*. Sur la base des séquences nucléaires, la diversité génétique de *Tsiperifery* est caractérisée par la présence de deux clades (Cn1 et Cn2). Les séquences de Cn1 diffèrent des séquences de Cn2 par cinq mutations ou sites variants.

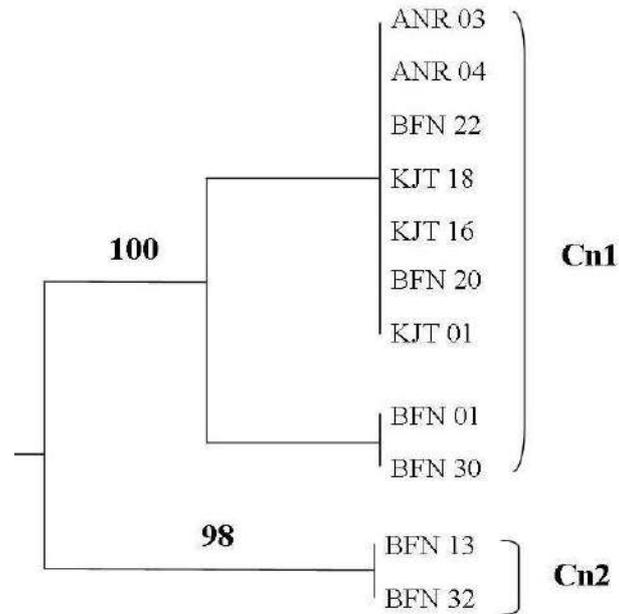


Figure 14. Arbre phylogénétique de *Tsiperifery* issu des séquences nucléaires (région ITS) par la méthode de l’UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean).

3.2.2. Diversité génétique chez le *Tsiperifery* basée sur le génome chloroplastique *psbJ-petA*

L’alignement des 16 séquences chloroplastiques (*psbJ-petA*) de *Tsiperifery* a donné 711 bases nucléotidiques alignées. Il a permis d’identifier cinq sites variants aux positions 561 à 565 (Figure 15).

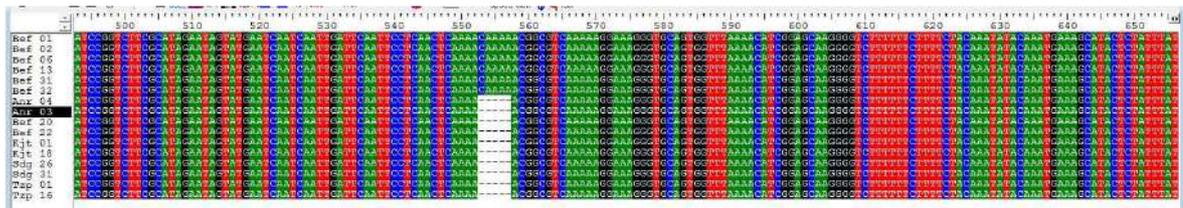


Figure 15. Seize (16) séquences chloroplastiques (régions *psbJ-petA*) de *Tsiperifery* alignées sur Clustal W.

L’analyse conduite sur les 16 séquences qui ont été obtenues a produit 500 arbres également parcimonieux. Sur l’arbre de consensus des séquences chloroplastiques (Figure 16), tous les individus de *Tsiperifery* sont classés dans deux clades (Ccp1 et Ccp2). Les valeurs des nœuds issues du test de Bootstrap avoisinent 100%. Elles illustrent la robustesse des ramifications et de l’arbre. Le clade Ccp1 regroupe des individus collectés dans les 5 sites d’étude (Anr, Bfn, Tzp, Kjt et Sdg). Le clade Ccp2 est subdivisé en 2 sous clades, non

supprotés par le test de Bootstrap. Les individus du clade Ccp2 sont tous en provenance de Beforona (Bfn).

Les sites variants identifiés dans l'alignement des séquences correspondent au premier niveau de la ramification de l'arbre phylogénétique c'est-à-dire à la classification en 2 clades : Ccp1 et Ccp2.

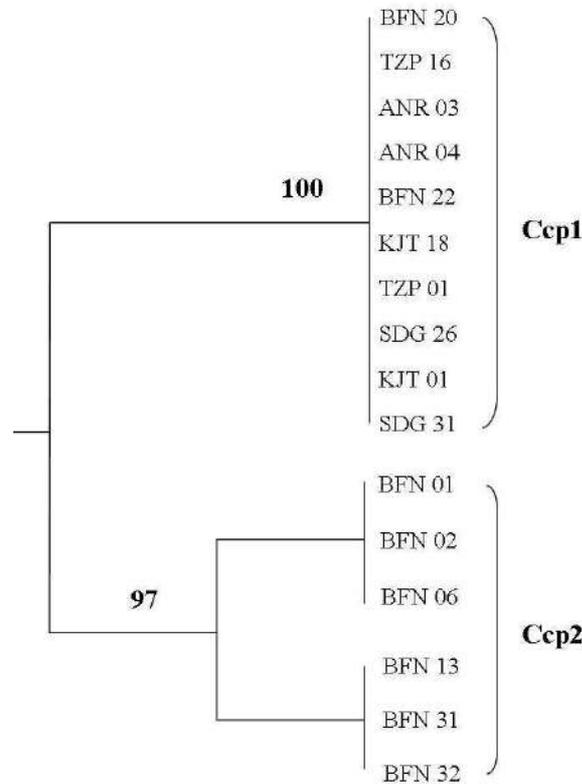


Figure 16. Arbre phylogénétique de *Tsiperifery* issu des séquences chloroplastiques (région *psbJ-petA*) par la méthode de l'UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean).

Les analyses des séquences nucléaires de la région ITS et des séquences chloroplastiques de la région *psbJ-petA* de *Tsiperifery* ont donné deux arbres phylogénétiques. Ces ramifications mettent en évidence que la diversité génétique « intra-*Tsiperifery* » est composée de deux grands clades dont un des clades est formé par deux sous clades. Ces divisions en deux clades sont soutenues par la présence de sites variant identifiées lors de l'alignement des séquences. La répartition des individus dans les clades et sous clades reflètent également leur distribution géographique. Ces résultats concordent à dire que la diversité génétique au sein de *Tsiperifery* est composée de deux clades avec et deux sous clades que ce soit au niveau du génome nucléaire ou du génome chloroplastique.

3.2.3. Position des morphotypes de *Tsiperifery* dans l'arbre phylogénétique des *Piper* des régions tropicales

Sur les arbres phylogénétiques des *Piper* des régions tropicales sur base des génomes nucléaire (Figure 17) et chloroplastique (Figure 18), les deux clades portant les morphotypes de *Tsiperifery* forment un groupe monophylétique. Ils sont distincts des autres espèces de *Piper* des régions tropicales. Ces résultats suggèrent que *Tsiperifery* est endémique de Madagascar.

L'arbre phylogénétique issu des séquences nucléaires (Figure 17) montre que M2, M3 et M4 forment un groupe monophylétique avec *P. borbonense*, le poivre sauvage à queue de la Réunion, tandis que M1 constitue un groupe à part. Cette classification suggère ainsi que M2, M3 et M4 sont des proches parents de *P. borbonense*, peut-être à un niveau infraspécifique, tandis que M1 constitue une espèce distincte.

L'arbre phylogénétique issu des séquences chloroplastiques (Figure 18) révèle l'origine des morphotypes de *Tsiperifery*. Ils sont apparentés à *P. borbonense*, *P. guineense* et *P. subpenninerve*. Ces trois espèces sont des lianes avec des baies pédicellées en grappe. Ils sont donc morphologiquement proches de *Tsiperifery*.

Ces résultats issus des séquences nucléaire et chloroplastique sont complémentaires. M2, M3 et M4 sont génétiquement très proches de *P. borbonense* et de *P. guineense*. Ils ont la même origine que *P. borbonense*. M1 est apparenté à ces 2 espèces mais sa position dans l'arbre phylogénétique issu les séquences nucléaires le positionne à un même niveau taxonomique que *P. borbonense*. Il est par ailleurs intéressant de relever que la différence morphologique entre ces 2 espèces et surtout avec M2 est si faible qu'il y a même des spécimens de *Tsiperifery* rapportés à *P. guineense* dans les herbiers nationax de Madagascar (TEF et TAN) (cf Annexe 21).

En outre, les seules espèces de *Piper* lianescentes actuellement reconnues en Afrique sont *P. guineense* et *P. borbonense* (Jaramillo et al., 2008). Les séquences utilisées par Jaramillo et al., sont issues d'échantillons collectés en Ouganda et au Camérout (*P. guineense*) et à la Réunion (*P. borbonense*), mais aucune ne provient de Madagascar.

Ces résultats justifient la nécessité d'une révision taxonomique pour *Tsiperifery*. Sur la base des niveaux de ramification des clades portant chaque morphotype, une solution envisageable est que M2 et M3 soient considérés comme une espèce distincte de *P. borbonense* et M1 comme une autre.

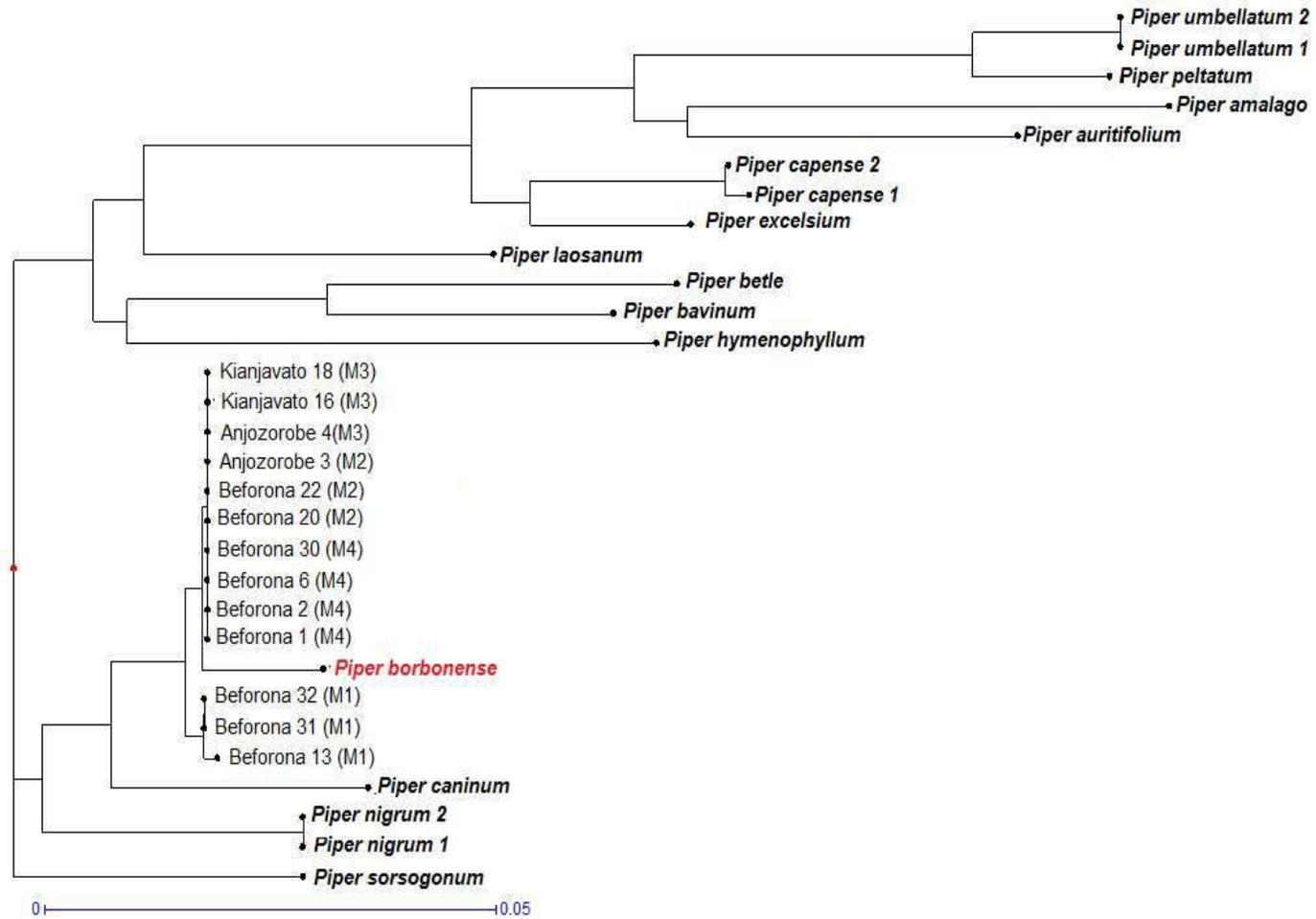


Figure 17. Arbres phylogénétiques des *Piper* des régions tropicales issus des séquences nucléaires (ITS)

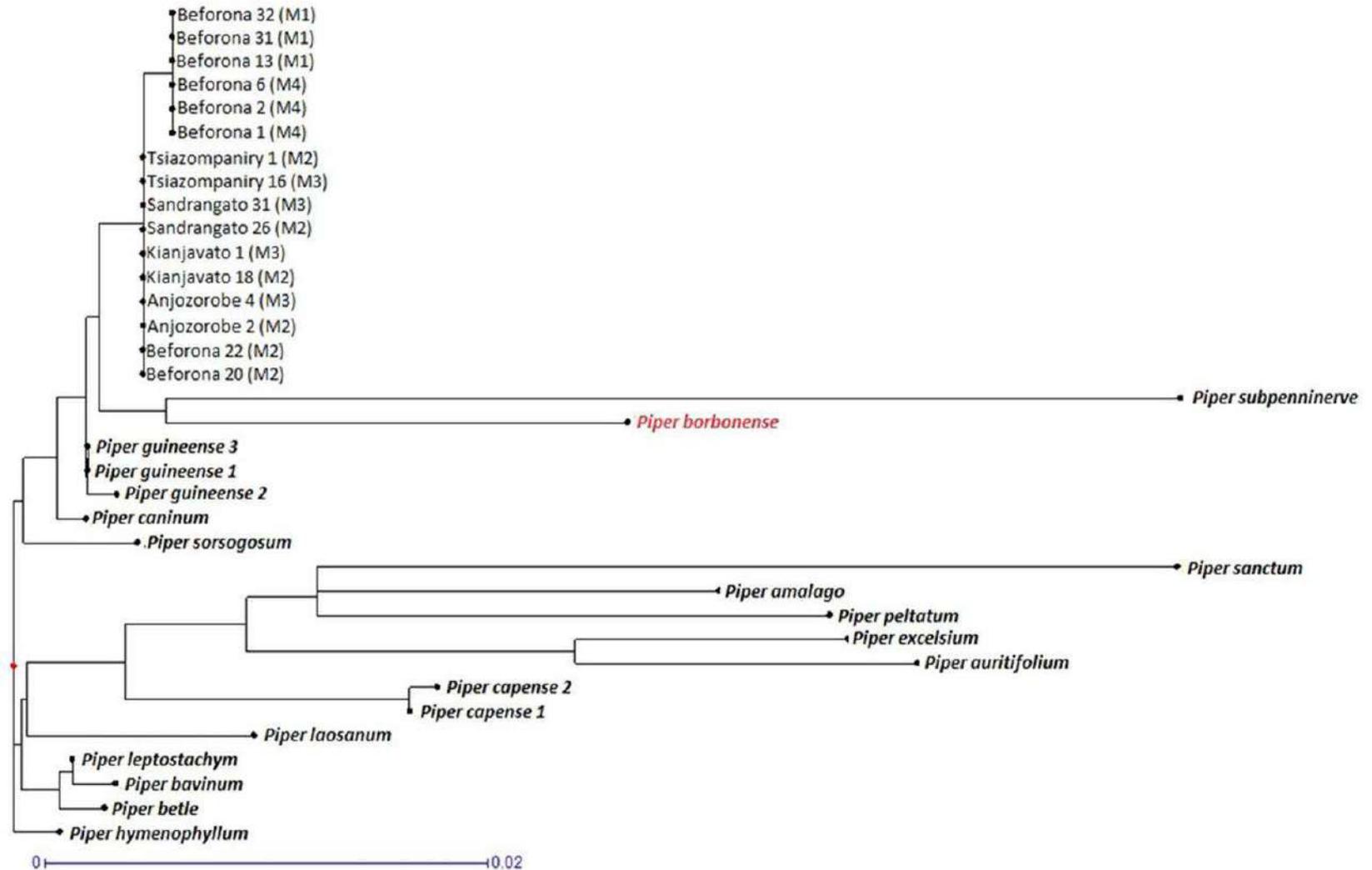


Figure 18. Arbres phylogénétiques des *Piper* des régions tropicales issus des séquences chloroplastiques (*psbJ-petA*).

3.3. Liens entre diversité morphologique et diversité génétique

Les analyses de la variance de la répartition des individus dans chaque morphotype et dans chaque clade (Cn et Ccp ont donné des valeurs de p largement inférieures à 0,001 ($p < 2e-16$). Ces valeurs traduisent des liens hautement significatifs entre les morphotypes et les clades. La distribution des morphotypes dans les clades nucléaires et chloroplastiques est donnée dans le Tableau 15.

Tableau 15. Distribution des morphotypes de *Tsipery* dans les clades nucléaires (Cn) et chloroplastiques (Ccp)

Cn		Ccp	
1	2	1	2
M2, M3, M4	M1	M2, M3	M4, M1

Les morphotypes M2 et M3 sont regroupés dans le clade Cn1 sur l'arbre phylogénétique des séquences nucléaires et dans Ccp1 sur l'arbre des séquences chloroplastiques. Ce regroupement au sein des mêmes clades indique que ces morphotypes sont issus d'un même génotype. De même, ces deux morphotypes ont un enracinement commun dans les classifications morphologiques sur base des descripteurs de la feuille et des organes reproducteurs femelles (Annexes 12 et 15). Ils diffèrent par l'épaisseur de leur limbe et la forme de leur baie : M2 possède un limbe membraneux et des baies globuleuses tandis que M3 a un limbe moyennement épais et des baies ovoïdes. L'épaisseur du limbe est un caractère anatomique d'adaptation au comportement hydrique. Ainsi, en se référant à la définition d'un phénotype, on peut émettre l'hypothèse que les différences morphologiques observées entre M2 et M3 résultent des conditions écologiques dans lesquelles ils évoluent, que ce sont des écotypes. Ces affirmations méritent encore d'être vérifiées par leur répartition en fonction des conditions écologiques au niveau des sites vu qu'ils se rencontrent dans les mêmes sites.

Les individus de M1 sont regroupés dans le clade Cn2 sur l'arbre phylogénétique des séquences nucléaires et dans le clade Ccp2 sur l'arbre des séquences chloroplastiques. Dans les dendrogrammes des classifications hiérarchiques basées sur les descripteurs de la feuille et sur les descripteurs des organes reproducteurs femelles (Annexe 12 et 15), les individus M1 constituent un groupe bien distinct des autres morphotypes. M1 est reconnaissable par ses grosses baies ovoïdes avec des pédicelles courts protubérants à la base. Le limbe foliaire est coriace et symétrique par rapport à la nervure principale. Ainsi,

cette classe morphologique correspond exactement à un clade génétique. Dans ce cas, le génotype est directement reflété par le phénotype.

Les individus de M4 forment un sous-clade et sont regroupés avec M2 et M3 dans le clade Cn1 sur l'arbre phylogénétique des séquences nucléaires. Sur l'arbre phylogénétique des séquences chloroplastiques, ils constituent un sous-clade au sein du clade Ccp2 avec M1. Sur la base des séquences nucléaires, M4 rejoint le clade de M2 et M3 alors que sur bases des séquences chloroplastiques il s'enracine avec le clade de M1. La position de M4 dans les 2 arbres stipule alors un conflit entre les résultats des phylogénies nucléaires et chloroplastiques. Toutefois, il est à remarquer que l'arbre phylogénétique basé sur les séquences nucléaires présente la même structuration que les classifications morphologiques basées sur les feuilles et sur les organes reproducteurs femelles (Annexes 12 et 115).

Selon Chat et al. (2004), l'observation de conflits entre les phylogénies nucléaires et chloroplastiques ou mitochondriales peut révéler l'existence d'événements d'hybridation ou d'introgression au cours de l'histoire évolutive des taxons dans le cas d'un groupe d'organismes étroitement apparentés (comme c'est le cas a priori de *Tsiperifery*). En conséquence, il peut être avancé que M4 serait issu d'hybridation entre M2 et M1. En effet, l'association de ces trois morphotypes au sein d'un même site a été observée uniquement à Beforona. De plus, M4 combine des critères morphologiques de ces deux morphotypes. Ses limbes foliaires presque coriaces le rapprochent de M1 et leurs bases dissymétriques, de M2. Les baies sont de grande taille avec des pédicelles courts comme pour M1 et droits comme pour M2.

La comparaison de la répartition des morphotypes dans les clades a permis de déterminer que l'arbre phylogénétique basé sur le génome nucléaire présente la même structure que les classifications morphologiques sur base des descripteurs des feuilles et des organes reproducteurs femelles.

Le regroupement des individus appartenant à un même morphotype au sein d'un clade ou sous-clade permet de conclure que la diversité morphologique de *Tsiperifery* est fortement tributaire de la diversité génétique. Par référence à la définition d'un phénotype en tant qu'ensemble des caractères observables d'un individu qui dépendent de multiples gènes (génotype), et l'influence du milieu (l'environnement dans lequel l'organisme se développe et vit), les 4 morphotypes identifiés illustrent avant tout la diversité phénotypique au sein de *Tsiperifery*. On peut ainsi conclure que, la diversité phénotypique

au sein de *Tsiperifery* est issue de deux clades génétiques qui ont donné lieu à 4 morphotypes sous l'influence des conditions écologiques et grâce à des croisements génétiques.

4. DISCUSSION

4.1. Descripteurs morphologiques distinctifs des *Piper*

Les résultats de cette étude ont montré la possibilité de classer les individus de *Tsiperifery* via des traits morphologiques. La révision taxonomique du genre *Piper* par Tebbs (1989, 1990, 1993), Borstein (1989) et Burger (1972) évoque l'importance des critères morphologiques pour l'indentification et le regroupement taxonomique. Les résultats obtenus par l'analyse factorielle de données mixtes (AFDM) ont montré que les descripteurs distinctifs des 4 morphotypes sont majoritairement des descripteurs qualitatifs aussi bien pour les individus mâles que pour les individus femelles. Presque les mêmes descripteurs ont été identifiés distinctifs pour la classification morphologique des douze espèces de poivres sauvages du Nord Est de l'Inde (Chanchal et al., 2015). Pour la classification, Chanchal et al. (2015), ont utilisé les descripteurs de *Piper nigrum* (IPGRI, 1995). La contribution des variables dans la classification a été évaluée avec l'ACP (Analyse des composantes principales). Ils ont uniquement travaillé sur les individus femelles. Les résultats de ces deux études sur les individus femelles sont comparés dans le Tableau 16.

Tableau 16. Descripteurs distinctifs des morphotypes de *Tsiperifery* et de 12 espèces poivres sauvages du Nord Est de l'Inde sur les individus femelles.

Organe	<i>Tsiperifery</i>	Poivres sauvages du Nord Est de l'Inde (Chanchal et al., 2015)
Tige		port texture
Feuille	forme de l'apex épaisseur du limbe symétrie à la base du limbe pubescence du limbe	forme des feuilles végétatives pubescence du limbe
Inflorescence	nombre de stigmates	orientation de l'inflorescence
Infructescence	forme du pédicelle taille et forme de la baie pubescence du pédoncule	densité des baies taille et couleur des baies à maturité

La classification de Chanchal et al. (2015) a regroupé les individus de même espèce. Ces résultats montrent ainsi la possibilité d'identifier des critères distinctifs et de distinguer les espèces par des méthodes statistiques. Aussi, les descripteurs distinctifs pourront servir en taxonomie et l'utilisation des outils statistiques constitue une nouvelle méthode objective en classification taxonomique pouvant être utilisée/testée sur d'autres taxons. L'utilisation de l'AFDM présente l'avantage de ne pas transformer les variables qualitatives en score.

Les descripteurs de l'infrutescence ont fortement contribué à la classification morphologique de *Tsiperifery*. Ce résultat concorde avec les résultats trouvés par des taxonomistes qui ont travaillé sur le genre *Piper*. Les travaux de Ravindran et al. (1992); Ravindran et Nirmal (1996); Rahiman (1987) et Tebbs (1989) ont montré que les descripteurs de l'infrutescence sont les plus descriptifs pour la détermination et le regroupement des espèces.

Selon, Gajurel et al. (2008) les caractères végétatifs sont également utiles et peuvent être utilisés pour appuyer ceux de l'infrutescence. La classification basée sur les descripteurs de la feuille de *Tsiperifery* a permis de distinguer 4 morphotypes. Les caractères végétatifs sont facilement observables sur le terrain et sont particulièrement utiles pour l'identification des individus stériles (Chanchal et al., 2015).

Ainsi, il serait désormais possible de distinguer les 4 morphotypes de *Tsiperifery* uniquement sur les bases des descripteurs distinctifs de la feuille entre autre, l'épaisseur du limbe, sa symétrie et la forme de sa base, la forme de l'apex, la réticulation, la proéminence des nervures secondaires et la pubescence sur les 2 faces du limbe. Toutefois, sachant que *Tsiperifery* est dioïque, le fait de ne pas pouvoir reconnaître le sexe de l'individu à partir de la feuille est une limite pour sa mise en culture et sa domestication. En effet, ces opérations nécessitent de distinguer le sexe des individus (évaluation de sex ratio par exemple), ce qui ne pourra se faire qu'au premier événement de floraison.

4.2. Comparaison des traits morphologiques des quatre morphotypes avec d'autres descriptions de *Tsiperifery*

La comparaison des traits morphologiques des 4 morphotypes avec les descriptions de De Candolle (1923) et Manjato et al. (2010) ainsi qu'avec des connaissances empiriques (au niveau de la population riveraine du corridor de l'Ankay et des opérateurs

économiques) révèle des correspondances entre chaque morphotype et une appellation scientifique ou locale (Tableau 17).

Les limbes membraneux et les baies de forme ovoïdes de M2 le rapportent à *P. borbonense* dans la classification de De Candolle et à *Piper sp1* et *Piper borbonense* dans la classification de Manjato et al. Il est à noter que la forme de la baie de *Piper sp1* n'a pas été précisée dans la classification de Manjato et al. De par ses petites baies globuleuses et ses limbes plus épais, M3 ne correspond à aucune espèce dans la clé de De Candolle et à *Piper sp3* dans la clé de Manjato et al. M1, avec ses feuilles coriaces et ses grosses baies ovoïdes est rapporté à *Piper pachyphyllum* dans les deux clés. Aucune description dans les deux clés ne correspond à M4.

Tableau 17. Correspondance des morphotypes avec des appellations issues d'autres descriptions de *Tsiperifery*.

Morphotype	M2	M3	M4	M1
De Candolle (1923)	<i>Piper borbonense</i>	<i>Piper borbonense</i>	-	<i>Piper pachyphyllum</i>
Manjato et al. (2010)	<i>Piper sp1</i> , <i>Piper borbonense</i>	<i>Piper sp3</i>	-	<i>Piper pachyphyllum</i>
Population riveraine du corridor Anokay (Touati, 2012)	<i>Tsiperifery</i> mâle (lahy)	<i>Tsiperifery</i> femelle (vavy)	<i>Tsiperifery</i> mâle (lahy)	<i>Tsiperifery</i> mâle (lahy)
Opérateur économique	<i>Tsiperifery</i> à petite baie	<i>Tsiperifery</i> à petite baie	<i>Tsiperifery</i> à grosse baie	<i>Tsiperifery</i> à grosse baie

La taxonomie des populations riveraines du Corridor de l'Anokay (Touati, 2012) est basée uniquement sur la forme des baies et regroupe M2, M4 et M1 dans *Tsiperifery lahy* (mâle) à cause de leur forme ovoïde et classe M3 dans *Tsiperifery vavy* (femelle) avec ses baies globuleuses. Pour les opérateurs économiques (sociétés exportatrices de *Tsiperifery*) (Andrianoelisoa et al., 2016), M2 et M3 sont des *Tsiperifery* à petite baies et M4 et M1 à grosses baies.

Les correspondances sont surtout évidentes sur la base des descripteurs de la feuille et des fruits, notamment la forme et l'épaisseur de la feuille et la forme de la baie qui sont également des descripteurs à contribution hautement significative des classifications en morphotype.

Les descripteurs des inflorescences sont peu informatifs en termes de classification pour *Tsiperifery*. En effet, dans cette étude, la classification sur la base de l'inflorescence

mâle distingue 2 classes qui regroupent M2 avec M3, et M4 avec M1. Rappelons que ces critères n'ont pas été considérés par Manjato et al. (2010), dans la clé d'identification proposée pour le genre *Piper* de Madagascar.

La distinction des morphotypes M3 et M4 n'apparaît pas dans la clé de De Candolle (1923). Cette classification ne tient pas compte de l'épaisseur des feuilles et de la forme des baies alors que ces descripteurs contribuent significativement dans les classifications que nous avons effectuées. Ceci appuie l'affirmation de Manjato et al. (2010), qui stipule que la classification de De Candolle ne reflète pas la diversité des *Piper* de Madagascar. La nécessité d'une révision taxonomique est alors justifiée. Pourtant, dans la nouvelle classification proposée par Manjato et al. (2010), *P. borbonense* et *Piper sp1* sont rapportées à M2 ; et les deux nouvelles espèces (*Piper sp2* et *Piper sp4*) ne correspondent à aucun morphotype. En effet, les résultats trouvés par ces auteurs contrastent avec ceux trouvés dans cette étude. La sélection des descripteurs et l'insuffisance des échantillons d'études en termes de distribution pourraient être à l'origine de ces différences.

M2 est rapporté à *P. borbonense* dans les classifications de De Candolle (1923) et de Manjato et al. (2010). Les arbres phylogénétiques des *Piper* des régions tropicales (Figure 15) ont révélé que les clades contenant ce morphotype sont différents mais proches de *P. borbonense*. Il a été suggéré que M2 fasse partie des variétés de *P. borbonense*. En effet, les résultats de cette étude concordent partiellement avec les classifications taxonomiques antérieures. Il est à noter que sur le marché international des épices, le nom latin *Piper borbonense* est toujours associé à *Tsiperifery*.

Le rapprochement de *Tsiperifery* avec *P. borbonense* et *P. guineense* dans l'arbre phylogénétique issu des séquences chloroplastique rejoint les résultats trouvés par Jaramillo et al. (2008). Les morphotypes de *Tsiperifery* sont ainsi positionnés dans le grand clade phylogéographique de l'Asie Tropicale. En outre, les seules espèces de *Piper* africaines lianescentes considérées par Jaramillo et al. (2008) sont *P. guineense* et *P. borbonense*.

Les résultats de ces différentes comparaisons plaident en faveur d'une révision taxonomique pour avoir une classification taxonomique reflétant la diversité morphologique et génétique de *Tsiperifery*. Ainsi, pour une classification taxonomique représentative de la diversité de *Tsiperifery* et/ ou de *Piper* de Madagascar, la compilation des descripteurs mise en exergue dans cette étude avec ceux identifiés par Manjato et al. (2010) pourrait être encore plus intéressante. La sélection des sites d'étude devrait

considérer la répartition longitudinale et latitudinale de *Tsiperifery*. Les analyses génétiques constituent également un appui incontournable.

4.3. Facteurs déterminant de la diversité morphologique de *Tsiperifery*.

Le regroupement de M2 et M3 au sein des mêmes clades concorde avec la classification de De Candolle (1923) qui les regroupe sous *P. borbonense*.

L'explication du regroupement de M2 et M3 au sein d'un même clade a fait appel à la définition d'un phénotype c'est-à-dire à l'influence des conditions écologiques. En effet, malgré que la combinaison des résultats des classifications morphologiques et génétiques soit très informative, l'étude des paramètres écologiques liés à la distribution de chaque morphotype est également nécessaire pour mieux caractériser les morphotypes. Par ailleurs, sur la base du concept d'espèce écologique relative à la notion de niche écologique par Hutchinson (1968) et Van Valen (1976), la distribution géographique est fortement conditionnée par les conditions écologiques et figure parmi les critères utilisés en classification taxonomique. Une telle approche est utilisée en taxonomie. Tepe et al. (2014) ont déjà mis en relation la morphologie et la modélisation de la distribution pour distinguer *P. kelleyi* Tepe *sp. nov.* de *P. imperiale* (Miq.) C.DC. Pour *Tsiperifery*, les études sur la modélisation des niches écologiques (Razafimandimby, 2011 ; Raherinjatovoarison, 2017) ont montré que sa distribution est conditionnée par les précipitations et la température. Mais, ces études n'ont pas été menées en fonction de la diversité morphologique « intra-*Tsiperifery* ».

La classification des opérateurs économiques qui considère uniquement la taille de la baie concorde avec les résultats de la classification génétique sur base du génome chloroplastique (*psbJ-petA*).

Une phylogénie établie à partir d'une région du génome reflète avant tout l'histoire évolutive de cette région. C'est seulement sous certaines conditions que cette phylogénie reflétera l'histoire évolutive des organismes (Doyle, 1992 ; Ferguson et Jansen, 2002). En effet, lorsque l'on s'intéresse à un groupe d'organismes étroitement apparentés (comme c'est le cas à priori de *Tsiperifery*), l'observation de conflits entre les phylogénies nucléaires et chloroplastiques ou mitochondriales peut révéler l'existence d'événements d'hybridation ou d'introgession au cours de l'histoire évolutive des taxons (Chat et al., 2004). De tels conflits ont déjà été évoqués dans les études phylogénétiques du genre

Adansonia de Madagascar (Leong et al., 2009), du genre *Passiflora* du Brésil et de la France (Souza-Chies et al., 2005) et des espèces afro-montagne du genre *Delphinium* (Chartier et al., 2016). La probabilité que M4 soit le produit d'une hybridation entre M2 et M1 est alors très élevée d'autant plus que dans cette étude, ce sont M2 et M1 qui ont été répertoriés avec M4 dans le même site (Beforona).

La diversité phénotypique observée au sein de *Tsiperifery* peut être considérée comme étant déterminée par des facteurs endogènes c'est-à-dire des gènes et des facteurs exogènes, des facteurs écologiques. Selon Qiu et Palmer (1999), il est rare que la quantité d'informations apportée par une région du génome soit suffisante pour obtenir une phylogénie résolue d'un groupe taxonomique donné, particulièrement au niveau d'espèces proches, d'où l'importance de comparer et/ou d'ajouter les informations apportées par différents marqueurs moléculaires, voire morphologiques (Hugues et al., 2002). Les résultats obtenus dans ce chapitre montrent l'importance de ce type d'approche. Le fait que M4 et M1 ont été seulement rencontrés à Beforona ne permet pas de résoudre complètement le conflit pour la position de M4. Une extension des zones d'études serait nécessaire. De plus, les régions littorales n'ont pas été représentées dans cette étude alors qu'elles font partie des aires naturelles de distribution de *Tsiperifery* (Razafimandimby, 2011 ; Raherinjatovoarison, 2017).

5. CONCLUSION

Cette étude a permis d'apporter des connaissances scientifiques relatives à la diversité phénotypique au sein de *Tsiperifery*. Les résultats obtenus montrent la possibilité de procéder à une classification morphologique en utilisant des outils statistiques (AFDM) qui peuvent amener des éléments importants en vue d'une classification taxonomique. Ils indiquent également que la combinaison des informations issues de différents marqueurs moléculaires et morphologiques donne des résultats plus riches et plus informatifs.

Par rapport aux traits morphologiques, *Tsiperifery* regroupe 4 morphotypes (nommés ici M1, M2, M3 et M4). Les critères distinctifs sont surtout des critères qualitatifs localisés au niveau des feuilles et des infructescences. Néanmoins, la densité des fleurs sur le rachis et l'orientation de la déhiscence des sacs polliniques constituent des critères supplémentaires pour caractériser les individus mâles. Les études phylogénétiques basées sur des séquences nucléaires (ITS) et chloroplastiques (*psbJ-petA*) ont également mis en évidence une diversité génétique à travers la distribution des individus de *Tsiperifery* dans 2 clades et un conflit pour la position de M4. Un lien entre les

morphotypes et les clades a été mis en exergue à travers des correspondances évidentes observées entre les différentes classes. La diversité phénotypique au sein de *Tsiperifery* peut ainsi être caractérisée par des classes morphologiques et génétiques.

La comparaison des résultats obtenus dans cette étude avec ceux des auteurs travaillant sur la classification des *Piper* de Madagascar et des régions tropicales soutient que *Tsiperifery* est endémique de Madagascar et que les 3 morphotypes (autres que M4 qui est rapporté à *P. pachyphyllum*) n'ont pas encore de statut taxonomique suite à une longue confusion avec *P. borbonense* voire avec *P. guineense*. La révision taxonomique des poivres sauvages de Madagascar s'avère ainsi incontournable vu que l'espèce constitue l'unité conventionnelle de base pour différentes stratégies de conservation (IUCN, CITES) et de valorisation (domestication, commerce international) des ressources végétales. Les descripteurs distinctifs identifiés dans cette étude pourraient servir de base pour la révision taxonomique des *Piper* de Madagascar. Les informations apportées par les études phylogéniques appuient la classification morphologique. Une classification qui intègre les différentes définitions de l'espèce doit considérer la diversité morphologique (espèce morphologique), la diversité génétique (espèce phylogénétique), la diversité écologique (espèce écologique) et la diversité du cycle phénologique (espèce phénétique).

CHAPITRE II : ETUDE DE LA VARIATION DU CYCLE PHENOLOGIQUE DE *TSIPERIFERY* (*PIPER SPP.*) DANS SON AIRE NATURELLE DE DISTRIBUTION.

1. INTRODUCTION

Le *Tsiperifery* ou poivre sauvage de Madagascar est devenu de nos jours un produit à forte valeur commerciale au sein de la filière épice malgache. Ce produit connaît désormais une grande percée sur le marché international. Malheureusement en plus de l'exploitation abusive (Razafimandimby et al., 2017), cette filière est également menacée par des problèmes de variabilité de la qualité et du stock disponible pour l'exportation. Les collecteurs et exportateurs soupçonnent les méthodes de traitement post-récolte et l'hétérogénéité de la maturation des poivres à la cueillette d'être à l'origine de cette baisse de la qualité (Levesque, 2012). Ce point a été validé par le travail de Weil et al. (2014). Pourtant, l'insuffisance de bases scientifiques fait blocage à la mise en place d'une stratégie de valorisation durable de cette ressource. Plus particulièrement pour le problème de l'hétérogénéité de la maturation à la collecte, la phénologie de la plante est encore assez imprécise. Les données disponibles sont issues des spécimens d'herbiers et des connaissances empiriques des acteurs de la filière (notamment les cueilleurs et collecteurs). Elles sont focalisées sur la fructification et n'ont pas considéré la diversité morphologique.

Ainsi dans l'objectif d'une valorisation durable, cette étude est axée sur la variation du cycle phénologique de *Tsiperifery*. La phénologie est l'étude de l'occurrence d'événements périodiques de la vie animale et végétale en relation avec les variations du climat (Lebourgeois et al., 2006). La détermination de la période optimale où la proportion de fruits matures de *Tsiperifery* est la plus élevée permettrait de définir une campagne de collecte en vue d'homogénéiser la maturation des produits collectés et d'améliorer la qualité des produits mis sur le marché. La phénologie affecte la croissance, la survie et la productivité des peuplements forestiers (Potter et Klooster, 1999 ; Sitch et al., 2003 ; Jolly et al., 2004 ; Rotzer et al., 2004) et des cultures (Brisson et al., 2002). Les événements phénologiques étant des caractères qui permettent aux organismes de s'adapter aux variations climatiques (Chuine et al., 2005), les connaissances sur la diversité du cycle phénologique reproducteur de

Tsiperifery constituent des bases scientifiques importantes dans l'optique d'une domestication et de sélection génétique en matière de morphotype et de provenance. La phénologie est également un élément clé dans la compréhension de la répartition géographique des espèces et écosystèmes (Chuine et Beaubien, 2001) car elle affecte la survie, le succès reproducteur et les interactions biotiques en fonction des conditions climatiques. En effet, Bornstein et al. (2014) ont pu appuyer l'identification de deux nouvelles espèces de *Piper* des Antilles (*P. abajoense* et *P. claseanum*) par le décalage de leur période de floraison et de fructification.

Cette étude se focalise sur le cycle phénologique reproducteur de *Tsiperifery*, donc sur l'évolution périodique de la floraison et de la fructification. La caractérisation a été axée sur trois étapes interdépendantes : d'abord, l'identification et la description des différents stades de la phénologie de la reproduction, ensuite l'élaboration du cycle phénologique des morphotypes et enfin la détermination de l'influence des facteurs écologiques sur les cycles phénologiques. L'étude a été conduite dans cinq sites faisant partie des aires de distribution naturelle de *Tsiperifery* (Anorana et Tsiazompaniry de la région Analamanga, à Sandrangato et Beforona de la Région Alaotra Mangoro et à Kianjavato de la région Vatovavy Fitovinany). Des observations directes et suivis phénologiques mensuels sur des individus adultes y ont été effectuées.

2. MATERIELS ET METHODES

Cette étude a pour objectif de caractériser la diversité du cycle phénologique au sein de *Tsiperifery*. La phénologie végétale est l'étude scientifique des variations saisonnières, de la croissance et du développement des plantes (Schnelle, 1955). Elle consiste à observer les phases phénologiques, ou phénophases. Pour atteindre l'objectif assigné à cette étude, les activités suivantes ont été réalisées :

- D'abord, une description générale de la phénologie reproductrice de *Tsiperifery* à travers l'identification des phénophases et la description générale du cycle reproducteur. L'identification des phénophases ou stades phénologiques consiste à déterminer et à décrire les différentes phases marquant du cycle. Les phénophases du cycle phénologique reproducteur désignent les différents états de maturation des fleurs et des fruits (Vogel J, 2005).
- Ensuite, l'établissement et la comparaison des cycles phénologiques des 4 morphotypes de *Tsiperifery* identifiés dans l'étude morphométrique

(Chapitre I) et étude de la relation entre la diversité morphologique et la diversité des cycles phénologiques.

- Enfin, l'identification des facteurs écologiques influant le cycle phénologique.

Tsiperifery est une essence forestière qui se trouve dans les forêts denses humides orientales de Madagascar (Razafimandimby, 2011). Les produits exportés sont issus de trois principaux bassins de collectes : Anjozorobe-Angavo, Moramanga-Anosibe An'ala et Fianaratsoa-Ranomafana (Touati, 2012). Cette étude a été réalisée dans 5 sites qui se trouvent dans les aires naturelles de distribution de *Tsiperifery* et font partie ou sont à proximité de ces bassins de collecte.

2.1. Collectes de données

2.1.1. Identification des phénophases

Des observations sur des individus adultes de *Tsiperifery* ont été effectuées pour identifier les différents stades du cycle reproducteur. Elles ont été faites au cours de 5 missions de prospection du programme de recherche « *Tsiperifery* » du DP F&B et du projet Innovépices en 2013 et 2014. Elles ont été réalisées durant les périodes de floraison et fructification de septembre à décembre, période identifiée par Manjato et al. (2010) comme période de pic de floraison et de fructification des poivres sauvages malgaches. Les missions ont été décalées de trois à quatre semaines afin de pouvoir observer tous les différents stades d'évolution des organes reproducteurs. Une fois les phénophases identifiées, leurs descriptions ont été réalisées sur des organes reproducteurs frais sachant la difficulté de travailler sur des échantillons d'herbier (Trelease et al., 1950; Burger, 1971). Ces phénophases ont été observées dans le suivi phénologique.

2.1.2. Suivi phénologique

Pour établir le cycle phénologique reproducteur de chaque morphotype (M2, M3, M4 et M1), des suivis mensuels ont été effectués de manière à décrire l'évolution périodique des appareils reproducteurs de *Tsiperifery*. Ces suivis ont été réalisés dans les cinq sites d'étude durant 24 mois (de juillet 2014 à juin 2016). L'échantillonnage prévu au départ était de travailler sur 3 individus par sexe par morphotype dans chaque site d'étude afin d'avoir une répartition équilibrée sur base du sexe de l'individu, du

morphotype et des sites d'étude. Pourtant, ce système d'échantillonnage n'a pu être respecté à cause des raisons suivantes :

- Les nombres d'échantillons suivis par site sont différents en raison de l'absence de certains morphotypes dans les sites. En fait, M4 et M1 n'ont été observés qu'à Beforona et M3 n'a pas été identifié dans ce site. Par contre, M2 est présent dans les 5 sites (cf 3.1.2.3. du chapitre I).
- Les premiers suivis ont démarré au moment où tous les individus dans les sites d'étude n'étaient pas encore fertiles (Juillet 2014). En conséquence, la sélection des individus à suivre était limité par le nombre d'individus qui ont été fertiles à la période de début des observations phénologiques sachant que les critères morphologiques qui distinguent les individus mâles des femelles ne se situent qu'au niveau des organes reproducteurs (fleurs et fruits).
- De plus, il y avait des pieds suivis qui ont été abattus au cours des périodes de suivis soit pour la collecte de *Tsipery* soit pour le prélèvement de bois. Ce cas a été principalement rencontré dans les sites hors des stations de FOFIFA (Anorana, Tsiazompaniry et Sandrangato).

En conséquence, les données utilisées pour l'établissement du cycle phénologique ont été issues de suivi de cinquante-sept (57) individus dont 28 mâles et 29 femelles à raison de 2 à 3 individus par morphotype par site (Tableau 1).

Tableau 18. Nombre final d'individus suivis par sexe par morphotype par site faisant l'objet de suivi phénologique de juillet 2014 à juin 2016.

Morphotype	M1		M2		M3		M4		Tot/site
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	
Anorana	0	0	3	2	2	2	0	0	9
Beforona	3	3	3	2	0	0	2	3	16
Tsiazompaniry	0	0	3	3	2	3	0	0	11
Kianjavato	0	0	2	3	3	3	0	0	11
Sandrangato	0	0	3	2	2	3	0	0	10
Tot/S/M	3	3	14	12	9	11	2	3	57

Les différentes phénophases des appareils reproducteurs ont été rapportées dans une fiche de suivi phénologique mensuel (Annexe 22) pour faire le relevé de données sur terrain. Chaque suivi mensuel dans chaque site a été assuré par des agents locaux

préalablement formés sur la description de chaque stade du cycle phénologique et le remplissage de la fiche de suivi. Vu la taille minuscule des fleurs et la hauteur où elles se trouvent, les agents de suivi ont utilisé des jumelles avec un grossissement jusqu'à 12 fois.

La quantité d'inflorescences ou de grappes aux différents stades de la floraison et de la fructification ont été évaluée de « rare » à « fournie » afin de mettre en exergue les pics de floraison et de fructification de chaque morphotype.

2.1.3. Identification et relevé des paramètres écologiques

La phénologie végétale est l'étude de l'apparition d'événements périodiques (le plus souvent annuels) déterminé par les variations saisonnières du climat chez les plantes. Différents facteurs agissent sur la phénologie des plantes en fonction des régions. Dans les zones tropicales, c'est principalement la disponibilité en eau, la température et la photopériode ou la durée du jour (www.wikipedia.org). De même, les travaux de Razafimandimby (2011) et de Raherinjatovoarison (2017) ont identifiés que la précipitation et la température sont les paramètres climatiques les plus influents sur la distribution de *Tsiperifery*. Ainsi, les paramètres écologiques considérés dans cette étude sont les paramètres ayant trait sur ces deux facteurs. Ils s'agissent de la toposéquence, l'altitude, le degré d'exposition de l'individu au soleil, le site d'étude et les saisons climatiques.

- La toposéquence influe sur la disponibilité en eau grâce à la capacité du sol à infiltrer l'eau de pluie et au système d'infiltration d'eau suivant les formes de la toposéquence (Boughalem et al., 2014). Les trois niveaux de la toposéquence ie le bas fond, le versant et la crête ont été alors considérés.

- L'altitude impacte à la fois sur la disponibilité en eau et sur la température étant donné que la température et la précipitation constituent une fonction régressive avec ce paramètre (Daly et al., 2002). Aussi l'altitude de chaque pied de *Tsiperifery* a été relevée avec un GPS.

- Le degré d'exposition de l'individu est un paramètre important pour la phénologie de reproduction de *Tsiperifery*. En effet, le *Tsiperifery* a un tempérament sciaphile édificateur (Razafimandimby, 2011). Il a ainsi besoin de lumière pour fleurir et fructifier. Ce paramètre évalue la quantité de lumière que l'individu reçoit. Il est lié au degré d'ouverture de la canopée (tuteur et espèces voisines) au dessus du houppier du pied de *Tsiperifery*. Il a été évalué in visu suivant le degré d'ouverture de

la canopée en 4 catégories : non exposé, peu exposé, moyennement exposé et bien exposé.

- Le site d'étude a été considéré en tant que paramètre écologique qui combine l'effet de la toposéquence, de l'altitude, du degré d'exposition, de l'état de dégradation de l'habitat et des paramètres climatiques (température et précipitation). Il présente ainsi l'effet de l'interaction entre ces paramètres.

- Pour les saisons climatiques, les deux principales saisons des régions tropicales ont été considérées. Il s'agit de l'été et de l'hiver. Pour Madagascar, la saison estivale commence d'Octobre à Mars et la saison hivernale d'Avril à Octobre (www.meteomadagascar.mg).

Pour la collecte d'informations sur ces paramètres, une fiche écologique (Annexe 23) par pieds a été établie pour les 57 pieds suivis afin de recueillir les informations relatives à ces paramètres.

2.2. Traitement et analyse de données

2.2.1. Méthode de description de la phénologie reproductrice générale de *Tsiperifery*

La description de la phénologie reproductrice générale de *Tsiperifery* consiste dans un premier temps, à identifier et à décrire les différentes phénophases qu'elle contient et dans un deuxième temps, sur base de ces phénophases, à décrire le cycle phénologique de *Tsiperifery* sans considérer la diversité morphologique.

L'identification des phénophases et leur description morphologique a été effectuée directement sur des organes reproducteurs frais. Leurs illustrations ont été faites en deux étapes. D'abord, par une vue sur l'ensemble de l'inflorescence ou de l'infructescence par des photos prises en mode macro. Ensuite, par un zoom sur les fleurs avec un USB microscope (MUSTCAM) qui permet de faire des images avec de grossissement de 40 à 200 fois. Pour améliorer la présentation des photos dans le texte, elles ont été redimensionnées avec Microsoft Office Picture Manager.

La description du cycle phénologique reproducteur de *Tsiperifery* consistait à déterminer la durée de chaque phénophase et les pics de chaque phénophase pour tous morphotypes confondus. La durée de chaque phénophase a été exprimée par la proportion d'individus présentant chaque phénophase durant les 12 mois de l'année.

La variation de la quantité d'inflorescences ou d'infrutescences aux différents phénophases ont permis d'identifier des pics pour chaque phénophase.

2.2.2. Etablissement du cycle phénologique reproducteur des morphotypes de *Tsiperifery*

La compilation des données pour obtenir le cycle phénologique de chaque morphotype par site a été effectuée avec Excel. Il consistait à aligner les résultats des suivis phénologiques mensuels de chaque individu durant les 2 années de suivi par morphotype par site suivant la succession des phénophases. Compte tenu de la dioécie chez le *Tsiperifery*, les cycles phénologique ont été établis séparément pour les individus mâles et femelles, ce qui a permis de :

- déterminer les périodes (mois) communes à chaque phénophase pour chaque morphotype par site,
- déterminer les pics des phénophases,
- établir les cycles phénologiques reproducteurs des individus mâles et femelles de *Tsiperifery* par morphotype par site,
- comparer les cycles phénologiques des morphotypes,
- analyser la relation entre la variation des cycles phénologiques reproducteurs et la diversité morphologique.

5 critères déduits des cycles phénologiques reproducteurs ont été utilisés pour l'analyse de la relation entre la diversité du cycle phénologique et la diversité morphologique. Il s'agit de :

- le nombre annuel de pics de floraison,
- la durée de la phénologie de la reproduction,
- la variation de la répartition mensuelle des pics de chaque phénophase,
- la durée de chaque pic de phénophase,
- les périodes maximales de fécondation

La variation de la répartition mensuelle des pics de chaque phénophase a été appréciée par la variance de la répartition mensuelle des pics des phénophases en fonction des morphotypes. Elle a été obtenue par le biais d'une analyse de la variance réalisée sur le logiciel R avec le package « stats » avec la fonction *aov* avec la formule : $aov(Y \sim X)$ où *X* représente la phénophase considérée, *Y* le morphotype.

2.2.3. Identification des facteurs écologiques influant le cycle phénologique

L'identification de l'influence des paramètres écologiques sur la variabilité du cycle phénologique consiste à analyser la variance de la répartition mensuelle des phénophases du cycle phénologique reproducteur par rapport aux paramètres écologiques sélectionnés (la toposéquence, l'altitude, le degré d'exposition de l'individu et de l'habitat). Afin de considérer l'interaction avec l'influence des morphotypes, une analyse de la variance uniquement avec l'effet du paramètre écologique a été d'abord effectuée. Ensuite, a été considérée l'interaction paramètre écologique/morphotype. Ces analyses ont été effectuées avec le package « stats » du logiciel R avec la fonction *aov* avec la formule : $aov(Y \sim X * z)$ où *X* représente la phénophase considérée, *Y* le paramètre écologique et *z* les morphotypes. Les résultats donnent en même temps l'effet de chaque variable explicative et l'effet de l'interaction de ces variables.

L'effet de la variation saisonnière sur le cycle phénologique de chaque morphotype par site a été déduit de la comparaison de la répartition mensuelle des phénophases au sein du même morphotype.

3. RESULTATS ET INTERPRETATIONS

3.1. Cycle phénologique de *Tsiperifery*

3.1.1. Caractères morphologiques des phénophases du cycle phénologique reproducteur de *Tsiperifery*

Les observations portées sur l'évolution morphologique des organes reproducteurs de *Tsiperifery* ont permis de déterminer six phénophases chez les individus femelles :

- sur l'inflorescence (Photo 9), les changements ont été décrits en fonction de l'émergence des stigmates sur le rachis d'inflorescence et ont permis d'identifier deux stades : boutons floraux et fleurs épanouies.
- sur l'infrutescence (Photo 10), le changement de la couleur des baies caractérise leurs stades de maturation et a permis de distinguer : les jeunes fruits de couleur vert, les fruits immatures de couleur vert brunâtre, les fruits murs de couleur rouge orangé et la fin de fructification marqué par la l'apparition de fruits secs de couleurs noir dans la grappe.



Photo 9. Stades phénologiques des fleurs femelles : (a, b) boutons floraux ; (c, b) fleurs épanouies.

Les boutons floraux (Photo 9a) sont caractérisés par des enfléments de forme trinagulaire qui annoncent l'apparition des stigmates. Les fleurs épanouies (Photo 9b) sont reconnaissables par l'apparition complète des stigmates sur le rachis portées par des ovaires à moitié émergés. Les fleurs sont ainsi sessiles et apétales.



Photo 10. Stades phénologiques des fruits : (a) jeunes fruits ; (b) fruits immatures ; (c) fruits matures ; (d) fin de fructification.

Les jeunes fruits (Photo 10a) sont identifiés par l'émergence totale de baies de couleurs verts avec les pédicelles. Les baies ainsi que les pédicelles se développent et changent de couleur en verts brunâtres pour donner des fruits immatures (Photo 10b). Les baies matures (Photo 10c) sont de couleur rouge orangé. A la fin de la fructification (Photo 10d), les baies ainsi que les pédicelles commencent à secher et à chuter.

Le cycle phénologique reproducteur chez les individus mâles (Photo 3) débute par l'apparition des boutons floraux et s'achève à la sénescence des fleurs. Il comprend quatre phénophases : boutons floraux, jeunes fleurs, fleurs matures et fin de floraison.

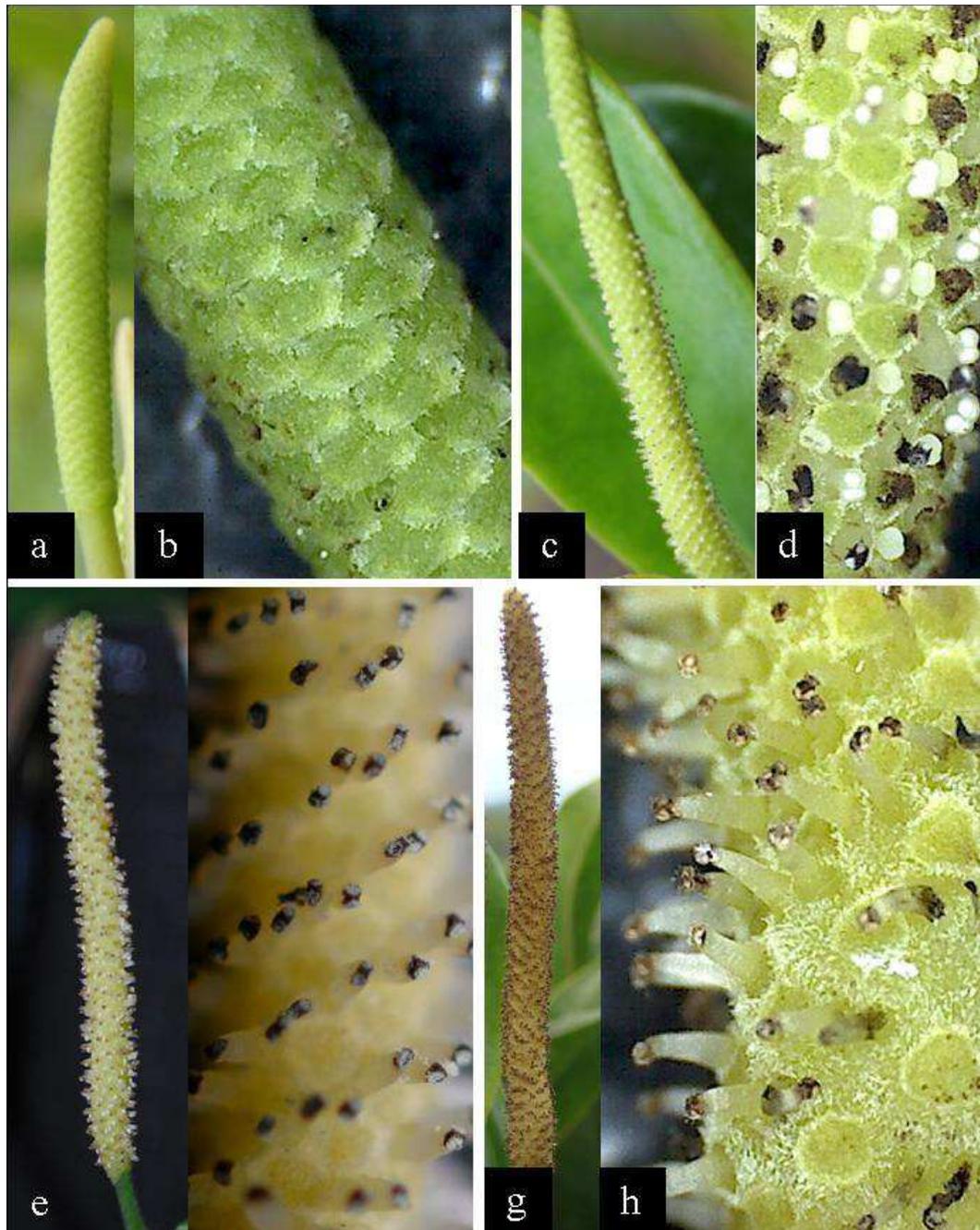


Photo 11. Stades phénologiques des inflorescences mâles : (a, b) boutons floraux ; (c, d) jeunes fleurs ; (e, f) fleurs matures ; (g,h) fin de floraison.

Les boutons floraux mâles (Photo 11a) sont constitués d'enflements en forme d'écailles sur le rachis. Ils s'agissent des bractées qui renferment les fleurs. Les jeunes fleurs (Photo 11b) émergent des bractées et sont composées de filets staminaux portant des sacs polliniques fermés. Les fleurs matures (Photo 11c) sont reconnaissables par

des sacs polliniques déhiscent. Ce stade marque la maturation des pollens. Une fois les pollens libérés, les sacs polliniques et le filet staminal commencent à faner, ce qui indique la fin de la floraison (Photo 11d) et la fin du cycle reproducteur chez les individus mâles de *Tsiperifery*.

3.1.2. Caractéristiques du cycle phénologique de *Tsiperifery*.

Les suivis phénologiques conduits sur les 28 individus mâles et 29 individus femelles de *Tsiperifery* dans les cinq sites d'étude ont montré que la proportion des individus sur lesquelles ont été observés une phénopase varie de 66,7% à 100% sur les 12 mois de l'année (Annexe 24). Le test de normalité de Shapiro Wilk a donné une valeur de p supérieure à 0,1 (Annexe 25) pour chaque phénopase. Les distributions mensuelles de ces proportions pour chaque phénopase données suivent alors la loi normale.

Les analyses de la variance mensuelle du nombre d'individus femelles (Tableau 19) et mâles (Tableau 20) pour chaque phénopase ont donné une valeur de p supérieure à 0,1. Ce résultat signifie que la variation de la proportion d'individus présentant chaque phénopase durant les 12 mois de l'année n'est pas significative aussi bien pour les pieds mâles que pour les pieds femelles.

Tableau 19. Valeur de p de l'analyse de la variance mensuelle du nombre d'individus femelles par phénopase au cours d'une année.

Phénopase	Boutons floraux	Fleurs épanouies	Jeunes fruits	Fruits immatures	Fruits matures	Fin de fructification
p (anova)	0,32	0,30	0,47	0,31	0,25	0,72

Tableau 20. Valeur de p de l'analyse de la variance mensuelle du nombre d'individus mâles par phénopase au cours d'une année.

Phénopase	Boutons floraux	Jeunes fleurs	Fleurs matures	Fin de floraison
p (anova)	0,79	0,64	0,58	0,37

Ainsi, en se référant uniquement à la présence/absence des phénopases sur les individus, il en est déduit que la période de floraison et de fructification chez le *Tsiperifery* s'étale toute l'année. En effet, *Tsiperifery* est une plante sempervirente et ne présente pas de phénologie très marquée (www.wikipedia.org).

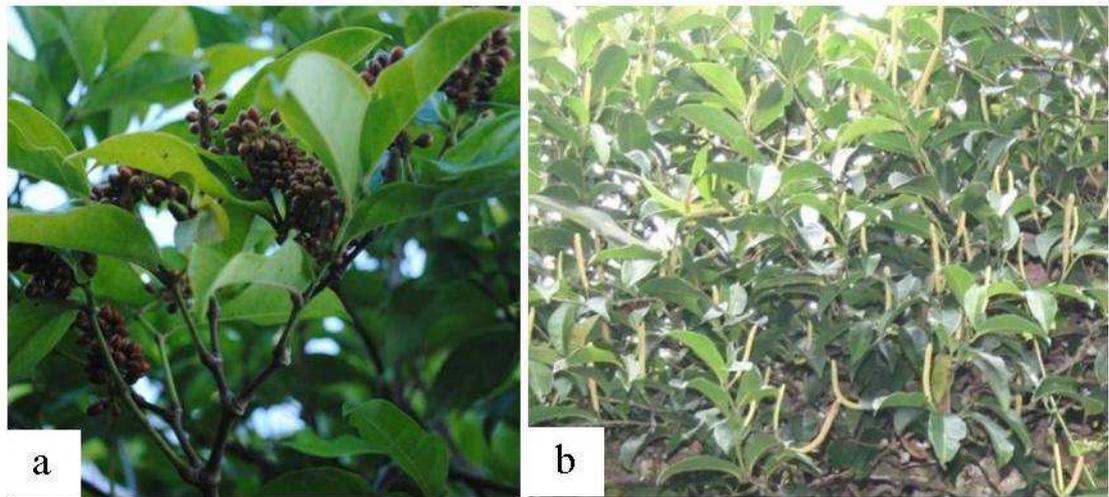


Photo 12. Individus de *Tsiperifery* au pic (a) de maturation des fruits et (b) maturation des fleurs mâles.

Par contre, la variation de la quantité d'inflorescences ou d'infrutescences aux différents phénophases ont permis d'identifier des pics pour chaque phénophase. Un pic correspond aux périodes où une phénophase est observée en grande quantité sur un individu. Par exemple, pendant le pic de la maturation des fruits, l'individu présente des grappes matures bien fournies (Photo 12a) et durant le pic de maturation des fleurs mâles, des inflorescences portant des fleurs matures sont observées en grand nombre sur un individu (Photo 12b). Ces pics ont été considérés pour l'établissement du cycle phénologique de la reproduction de chaque morphotype.

3.2. Caractéristiques des cycles phénologiques reproducteurs des morphotypes de *Tsiperifery*

3.2.1. Cycles phénologiques reproducteurs mâles et femelles de chaque morphotype

La répartition mensuelle des pics des phénophases a permis d'établir les cycles phénologiques annuels de la reproduction des morphotypes femelles (Figure 19) et mâles (Figure 20) de *Tsiperifery*.

Les cycles phénologiques reproducteurs des individus femelles et mâles de M1 comprennent 2 pics annuels de floraison et de fructification. Chez les individus femelles, les premiers pics des phénophases ont été observés de Juin à Novembre et les deuxièmes de Janvier à Mai. C'est seulement au mois de Décembre qu'on ne rencontre pas de pics de phénophase. Les pics du cycle reproducteur des individus femelles de

Tsiperifery s'étalent ainsi presque tout au long de l'année. Les inflorescences sont abondantes aux mois de Juin et Juillet et aux mois de Janvier et Février. Les pics de fructification se passent entre Août et Novembre et entre Février et Mai, avec la maturation des fruits en Septembre, Octobre et Avril.

Morphotype	Site	Juin	Juil	Aou	Sept	Oct	Nov	Déc	Janv	Fév	Mar	Avr	Mai
M1	Beforona	Light Green	Yellow	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow	Dark Green	Red	Grey
M2	Anorana	Dark Green	Red	Grey	Light Green	Yellow	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
	Tsiazompaniry				Light Green	Yellow	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
	Beforona	Red	Grey	Light Green	Yellow	Dark Green	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
	Sandrangato	Red	Grey	Light Green	Yellow	Dark Green	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
M3	Kianjavato	Red	Grey	Light Green	Yellow	Dark Green	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
	Anorana	Dark Green	Red	Grey	Light Green	Yellow	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
	Tsiazompaniry				Light Green	Yellow	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
	Sandrangato	Red	Grey	Light Green	Yellow	Dark Green	Dark Green	Red	Red	Grey		Light Green	Yellow
M4	Beforona	Red	Grey									Light Green	Yellow

Légendes :

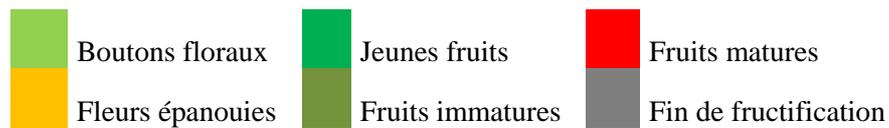
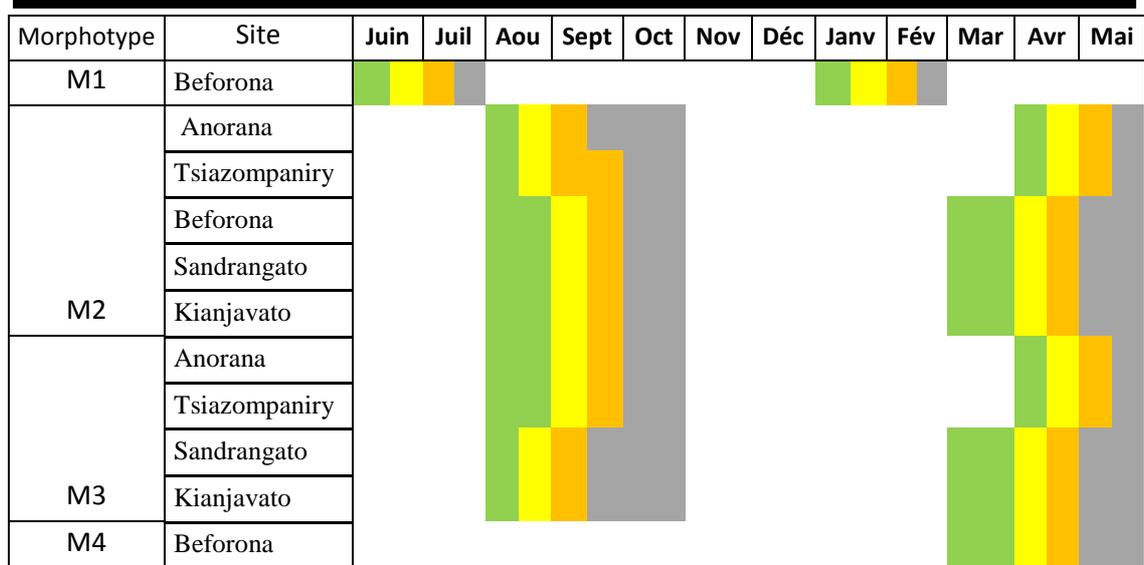


Figure 19. Cycle phénologique reproducteur annuel des morphotypes femelles de *Tsiperifery* par site à l'issue de suivi phénologique mensuel d'Avril 2014 à Mars 2016.

Chez les individus mâles, les pics de floraison sont observés durant les mois de Juin, Juillet, Janvier et Février. La maturation des fleurs ou maturation des pollens sont en Juillet pour le premier pic et en Janvier pour le deuxième. Elle coïncide avec les deux pics d'épanouissement des fleurs femelles. Ce morphotype n'a été rencontré qu'à Beforona.



Légendes :



Figure 20. Cycle phénologique reproducteur annuel des morphotypes mâles de *Tsipery* par site à l'issue de suivi phénologique mensuel d'Avril 2014 à Mars 2016.

Pour M2, les cycles phénologique reproducteurs des individus femelles et mâles sont caractérisés par la présence de 2 pics de floraison et de fructification par an et une variation en fonction des sites d'étude :

- A Anorana, les premiers pics des phénophases de la floraison (boutons floraux et fleurs épanouies) des individus femelles sont observés au mois de Septembre. Viennent ensuite les premiers pics de phénophases de la fructification entre Octobre et Janvier. La maturation des fruits est observée aux mois de Novembre et Décembre. Chez les individus mâles, les premiers pics des phénophases de floraison se passent entre le mois d'Août et le mois d'Octobre. Les deuxièmes pics des phénophases de la floraison et de la fructification chez les individus femelles débutent au mois d'Avril et se termine Juillet avec la maturation des fruits aux mois de Juin et Juillet. Les pics de floraison des individus mâles ont été observés en Avril et en Mai. La déhiscence des sacs polliniques (maturations des fleurs) est en Mai.

- à Tsiazompaniry, les premiers pics des phénophases de la floraison et de la fructification sont similaires à ceux des individus d'Anorana. De même, les deuxièmes pics de la floraison commencent au mois d'Avril. Mais à Tsiazompaniry, les pics des phénophases de la fructification n'ont pas lieu. En fait, le début de la fructification qui

devrait commencer au mois de Juin coïncide avec l'arrivée de la saison hivernale qui s'accompagne de gelées qui sèchent et font tomber les épis.

- A Beforona, Sandrangato et Kianjavato, le début des premiers pics des phénophases de la floraison des individus femelles se passe un mois à l'avance par rapport à ceux d'Anorana et de Tsiazompaniry. Il commence au mois d'Août. Les premiers pics des phénophases de la floraison des individus mâles et de la fructification sont similaires à ceux des deux sites précédents. L'agencement des deuxièmes pics des phénophases diffère de ce qui a été observé dans les deux premiers sites par un avancement de l'épanouissement des fleurs femelles au mois d'Avril et du début de la floraison des pieds mâles au mois de Mars. En effet, dans ces 3 sites le deuxième pic de maturation des fruits est observé au mois de Juin.

Les cycles phénologiques reproducteurs des individus femelles et mâles de M3 sont également caractérisés par la présence de 2 pics de floraison et de fructification par an et une variation en fonction des sites d'étude. Ils sont presque similaires à ceux de M2 au niveau de chaque site. Les pics de maturation des fleurs mâles et des fleurs femelles sont en avance de un mois à Anorana et Tsiazompaniry par rapport à Sandrangato et Kianjavato (M3 n'a été rencontré qu'à Beforona). Le premier pic de maturation des fruits se passe aux mois de Novembre et Décembre. Le deuxième est observé aux mois de Juin et Juillet sauf à Tsiazompaniry où il est abrogé par les gelées hivernales.

Pour M4 qui n'a été également rencontré qu'à Beforona, un seul pic a été observé sur M4 durant les 2 années de suivi. Par conséquent, le cycle reproducteur de M4 pourrait être caractérisé par la présence de pics bisannuels ou des pics de floraison et de fructification asynchrones. En effet, ce résultat mérite d'être vérifié par la répétition du suivi sur au moins deux années étant donné que les suivis effectués dans le cadre de ce travail n'a duré que deux ans. Les pics de phénophases observés pour M4 se passent pendant l'hiver. La floraison des pieds femelles débute en Avril et la fructification en Mai. De fruits matures abondants sont observés en Juin et Juillet. Le pic de floraison chez les mâles est observé de Mars à Mai.

Dans les sites étudiés, deux pics de saison de maturation des fruits sont alors observés chez *Tsiperifery* pour tous morphotypes confondus. Le premier pic est enregistré pendant la saison estivale (Septembre à Décembre) et le deuxième pendant l'hiver (Mai, Juin). Ces saisons correspondent aux campagnes de collecte de

Tsiperifery dans le bassin de collecte d'Anjozorobe Angavo et d'Anosibe An'ala (Touati, 2012 ; Bénard et al., 2014).

3.2.2. Relation entre la variation du cycle phénologique et les morphotypes

Il a été déduit des résultats précédents que les cycles phénologiques de M1, M2 et M3 comprennent 2 pics annuels de floraison et de fructification. Ces trois morphotypes ont donc une floraison et une fructification régulières. Ceux de M4 en contiennent moins ; probablement un pic tous les 2 ans ou encore moins. M4 pourrait ainsi avoir une floraison et une fructification asynchrones. Les pics des phénophases de la reproduction des individus femelles de M1 s'étalent toute l'année. Ceux de M2 et de M3 sont plus condensés. Ces différences amènent à conclure que sur la base du nombre annuel et de la durée des pics de la phénologie de la reproduction:

- les cycles phénologiques reproducteurs les pieds mâles et femelles de M1 diffèrent de ceux de M2, M3 et M4 ;
- les cycles phénologiques reproducteurs les pieds mâles et femelles de M4 diffèrent de ceux de M1, M2 et M3 ;
- les cycles phénologiques reproducteurs les pieds mâles et femelles de M2 et M3 sont similaires.

La variance de la répartition mensuelle des pics des phénophases en fonction des morphotypes appuient ces résultats. Les analyses de la variance de la répartition mensuelle de chaque phénophase (Tableau 21) avec les individus des 4 morphotypes a donné des valeurs de p hautement significatives ($p < 0,01$). Ces valeurs de p indiquent que le cycle phénologique reproducteur de *Tsiperifery* varie en fonction des morphotypes. Par contre, les analyses qui ne considèrent que les individus de M2 et M3 (Tableau 22), qui se trouvent toujours dans les mêmes sites indiquent des valeurs de p non significatives ($p > 0,05$). En effet, aucune variation significative n'a été enregistrée entre les saisons des phénophases de M2 et M3.

Tableau 21. Valeurs de p des analyses de la variance de la répartition mensuelle de chaque phénophase des cycles reproducteurs des femelles et mâles des 4 morphotypes (significatif pour $p < 0,05$).

Sexe	Pic	Phénophase	p (anova) 4 morphotypes
Femelles	1 ^{er} pic	Boutons floraux	8,49E-08
		Fleurs épanouies	1,39E-08
		Jeunes fruits	8,49E-08
		Fruits immatures	1,92E-06
		Fruits matures	3,64E-06
		Fin de fructification	0,000188
	2 ^e pic	Boutons floraux	1,65E-08
		Fleurs épanouies	4,22E-08
		Jeunes fruits	1,65E-08
		Fruits immatures	0,000583
		Fruits matures	8,56E-05
		Fin de fructification	0,000415
Mâles	1 ^{er} pic	Boutons floraux	5,02E-06
		Jeunes fleurs	0,000373
		Fleurs matures	1,76E-06
		Fin de floraison	0,000508
	2 ^e pic	Boutons floraux	6,70E-06
		Jeunes fleurs	3,48E-06
		Fleurs matures	1,01E-05
		Fin de floraison	4,28E-06

Tableau 22. Valeurs de p des analyses de la variance de la répartition mensuelle de chaque phénophase des cycles reproducteurs femelles et mâles des morphotypes M2 et M3 de *Tsipery* (significatif pour $p < 0,05$).

Sexe	Pic	Phenophase	p (anova) M2, M3
Femelles	1er pic	Boutons floraux	0,573
		Fleurs épanouies	0,184
		Jeunes fruits	0,573
		Fruits immatures	0,519
		Fruits matures	0,165
		Fin de fructification	0,806
	2e pic	Boutons floraux	0,907
		Fleurs épanouies	0,583
		Jeunes fruits	0,907
		Fruits immatures	0,717
		Fruits matures	0,307
		Fin de fructification	0,307
Males	1er pic	Boutons floraux	0,346
		Jeunes fleurs	0,848
		Fleurs matures	0,394
		Fin de floraison	0,942
	2e pic	Boutons floraux	0,594
		Jeunes fleurs	0,399
		Fleurs matures	0,626
		Fin de floraison	0,555

En ce qui concerne les durées de chaque phénophase, les résultats obtenus ne permettent pas de les évaluer avec précision car les suivis ont été faits mensuellement. Néanmoins ils révèlent que :

- la durée de chaque phénophase est plus ou moins identique pour les quatre morphotypes dans les 5 sites d'études. La durée des pics de floraison des pieds femelles (boutons floraux et fleurs épanouies) varie de 1 à 2 mois et celle des pieds mâles (boutons floraux, jeunes fleurs, fleurs matures, fin de floraison) dure 2 mois. Les pics de fructification (apparition des jeunes fruits – fin de fructification) de la saison estivale et de la saison hivernale durent 4 mois. Octobre à Janvier et Avril à Juillet. Ces résultats traduisent que la diversité morphologique n'influe pas sur la durée des phénophases. Ils renseignent également sur le fait que la variation saisonnière n'a pas d'impact significatif sur la durée des phénophases.

- Pour les 4 morphotypes, le début des pics de la floraison des individus mâles coïncident avec ceux des individus femelles. Cette comparaison tient compte des morphotype et des sites. En effet, les périodes de maturation des pollens se superposent avec celles de l'apparition des stigmates (fleurs épanouies) qui sont aux mois de Juillet et Février pour M1 ; en Avril, Mai et Septembre pour M2 et M3 et au mois d'Avril pour M4. En fait, l'épanouissement des fleurs femelles (reconnaisable par l'apparition des stigmates) est provoqué par la fécondation chez beaucoup d'espèces de *Piper* (Valentin-Silva, 2015). Par conséquent, l'épanouissement des fleurs femelles doit attendre la maturation des fleurs mâles ie la libération des pollens des sacs polliniques. Des fleurs épanouies portant des résidus de pollens sur les stigmates ont été rencontrés durant les travaux de terrain (Photo 13). En effet, étant donné que les pics de floraison sont suivis de pics de fructification, il en est déduit que la pollinisation et la fécondation chez les morphotypes de *Tsiperifery* sont maximum en ces périodes. La phénologie de la floraison peut affecter grandement le succès reproducteur. Chez les espèces à floraison en masse, les individus à floraisons synchrones comme M1, M2 et M3 peuvent avoir un avantage reproductif dû à un plus grand nombre de pollinisateurs et à une probabilité moindre de prédation des graines avant la dispersion. En effet, les périodes de fécondation et le succès de la reproduction en milieu naturel chez *Tsiperifery* peuvent varier en fonction des morphotypes.



Photo 13. Résidus de pollens sur les stigmates des fleurs femelles de M3 (X 80 fois).

Deux pics de saison de maturation des fruits sont observés chez *Tsiperifery* ie tous morphotypes confondus. Le premier pic est enregistré pendant la saison estivale (Septembre à Décembre) et le deuxième pendant l'hiver (Mai, Juin). Ces saisons correspondent aux campagnes de collecte de *Tsiperifery* dans le bassin de collecte d'Anjzorobe Angavo et d'Anosibe An'ala (Touati, 2012 ; Bénard et al., 2014).

Les analyses de la variation des cycles phénologiques avec le nombre de pics annuels de floraison et de fructification, la durée de la phénologie de la reproduction, la variation de la répartition mensuelle des pics de chaque phénophase, les périodes maximales de fécondation montrent que la diversité du cycle phénologique chez *Tsiperifery* est étroitement liée à la diversité phénologique. Ces critères constituent alors des critères phénologiques qui permettent de distinguer les morphotypes de *Tsiperifery*. Sur base de ces critères, les morphotypes sont repartis en 3 groupes : M1, M2-M3 et M4. Parmi les 5 critères considérés, la durée de chaque phénophase n'est pas tributaire des morphotypes.

Les débuts des pics de floraison des individus de M2 et M3 sont plus avancés à Beforona, Sandrangato et Kianjavato par rapport à ceux d'Anorana et Tsiazompaniry. L'effet de l'altitude peut être avancé pour expliquer ce décalage sachant que les 3 premiers sites se trouvent à moins de 1000 m d'altitude alors que les deux derniers sont à plus de 1100 m. L'étude de l'influence des paramètres écologiques sur le cycle phénologique des morphotypes apporte plus de précision.

3.3. Influence des paramètres écologiques sur la phénologie

Les résultats de l'analyse de la variance de la distribution mensuelle de chaque phénophase des 2 pics de la phénologie de reproduction chez *Tsiperifery* en fonction des paramètres écologiques et de l'interaction entre les paramètres écologiques/morphotype (Tableau 23) montrent que le site est le paramètre qui a le plus d'effet sur la variation mensuelle du cycle phénologique. Il influe sur les 6 phénophases (boutons floraux, fleurs épanouies, jeunes fruits, fruits immatures, fruits matures et fin de fructification) du premier pic et sur « boutons floraux », « fleurs épanouies » et « fruits immatures » du deuxième pic chez individus femelles et sur tous les phénophases (boutons floraux, jeunes fruits, fleurs matures et fin de floraison) des 2 pics chez les individus mâles. Vient ensuite l'altitude avec laquelle 8 phénophases (les 6 phénophases du premier pic et « boutons floraux » et « fleurs épanouies » du deuxième pic) sur les 12 identifiées pour les individus femelles et les 4 du premier pic mâles présentent des variances significatives ($p < 0,05$). Ce paramètre influe donc sur la distribution des phénophases au cours des mois ie sur le cycle phénologique de *Tsiperifery*. La toposéquence influe sur 7 phénophases femelles (6 phénophases du premier pic et « jeunes fruits ») et sur « boutons floraux » et « fleurs

matures » des 2 pics des phénophases mâles. Le degré d'exposition n'influe que sur la distribution mensuelle des « boutons floraux », « jeunes fruits », « fruits immatures » et « fruits matures » du premier pic des phénophases femelles et sur 4 phénophases mâles (« boutons floraux » et « fleurs matures » des 2 pics) avec des valeurs de p peu significatives ($0,05 > p > 0,01$). Ce paramètre a donc moins d'influence sur le cycle phénologique.

Tableau 23. Résultats de l'analyse de la variance de la distribution mensuelle de chaque phénophase en fonction des paramètres écologiques et de l'interaction paramètres écologiques/morphotype pour les 2 pics du cycle phénologique de Tsiperfifery.

Sexe	Phénophase	alt	alt*M	topo	topo*M	expo	expo*M	site	site*M
Femelle	Boutons floraux 1	0,000	0,259	0,000	0,542	0,018	0,324	0,000	0,035
	Fleurs épanouies 1	0,000	0,364	0,001	0,484	0,127	0,769	0,000	0,025
	Jeunes fruits 1	0,000	0,259	0,000	0,542	0,008	0,286	0,000	0,035
	Fruits immatures 1	0,000		0,001	0,751	0,023	0,389	0,000	0,754
	Fruits matures 1	0,000	0,207	0,000	0,492	0,031	0,975	0,000	0,049
	Fin de fructification 1	0,000	0,396	0,002	0,023	0,496	0,493	0,000	0,000
	Boutons floraux 2	0,001	0,837	0,088	0,091	0,159	0,935	0,000	0,690
	Fleurs épanouies 2	0,002	0,837	0,319	0,301	0,171	0,943	0,000	0,741
	Jeunes fruits 2	0,826	0,575	0,000	0,000	0,825	0,776	0,781	0,709
	Fruits immatures 2	0,165	0,703	0,332	0,459	0,180	0,352	0,020	0,153
	Fruits matures 2	0,551	0,439	0,492	0,001	0,122	0,505	0,125	0,681
	Fin de fructification 2	0,688	0,740	0,174	0,001	0,584	0,520	0,697	0,952
Mâle	Boutons floraux 1	0,001	0,492	0,006	0,546	0,018	0,324	0,000	0,085
	Jeunes fleurs 1	0,008	0,618	0,154	0,227	0,119	0,063	0,000	0,063
	Fleurs matures 1	0,001	0,492	0,006	0,546	0,018	0,324	0,000	0,085
	Fin de floraison 1	0,025	0,400	0,232	0,136	0,171	0,058	0,001	0,066
	Boutons floraux 2	0,085	0,690	0,021	0,421	0,021	0,505	0,000	0,915
	Jeunes fleurs 2	0,235	0,941	0,074	0,458	0,107	0,710	0,002	0,867
	Fleurs matures 2	0,152	0,445	0,014	0,388	0,017	0,417	0,000	0,766
	Fin de floraison 2	0,342	0,489	0,280	0,382	0,397	0,532	0,034	0,965

Le fait est que c'est le site et l'altitude qui influencent le plus sur le cycle phénologique traduit l'importance de l'interaction des différents paramètres. Ce fait explique ainsi le décalage entre les débuts des pics du cycle phénologique dans les sites. Dans les forêts de haute altitude de Tsiazompaniry (1400m) et d'Anorana (1200m), les débuts de la floraison des morphotypes sont en retard par rapport à ceux des forêts de plus basses altitudes. Sachant que la température et la pluviométrie sont plus faibles en altitude, il en est déduit que ces deux paramètres climatiques influent sur le cycle phénologique reproducteur de *Tsiperifery*.

Les variances considérant l'interaction de l'altitude, de la toposéquence et du degré d'exposition avec les morphotypes ne sont pas significatives pour toutes les phénophases. Elles sont également non significatives ou peu significatives pour l'interaction site/morphotype. Ces résultats montrent que les paramètres écologiques n'ont pas ou n'ont que peu d'influence sur le cycle phénologique au sein d'un même morphotype.

Les résultats des analyses de la variance en fonction du morphotype (Tableau 22) et en fonction des paramètres écologiques (Tableau 23), permettent de conclure que le cycle phénologique de *Tsiperifery* varie en fonction des morphotypes. Les cycles phénologiques des 4 morphotypes ne sont pas ainsi similaires. Les facteurs écologiques relatives à la température, la disponibilité en eau et la photopériode n'ont que de faibles influences sur le cycle phénologique des individus appartenant à un même morphotype.

4. DISCUSSION

Les discussions sur les résultats portent sur des comparaisons d'abord, du cycle phénologique de *Tsiperifery* avec d'autres espèces de Piperaceae. Ensuite, les comparaisons sont orientées aux différents morphotypes de *Tsiperifery*. Enfin, elles sont focalisées sur les facteurs écologiques influant sur le cycle phénologique.

4.1. Cycle phénologique chez *Tsiperifery* comparé à d'autres espèces de la famille des PIPERACEAE

Pour l'ensemble des *Tsiperifery*, la moyenne annuelle des nombres d'individus à chaque phénophase reflète un cycle phénologique reproducteur qui s'étale toute l'année. Ce phénomène a été observé chez d'autres espèces de Piperaceae. Les suivis phénologiques hebdomadaires effectués sur le cycle phénologique reproducteur ont

montré que 4 espèces de *Peperomia* du Sud Est du Brésil sont en floraison continue durant toute l'année (De Figueiredo et Sazima, 2007). Onze espèces de *Piper*, 2 espèces d'*Ottonia* et une espèce de *Potomorphe* dans deux sites en forêt semi-décidue du Sud Est du Brésil (station expérimentale de Jundia et réserve de Santa Genebra) sont en fleurs tout au long de l'année (De Figueiredo et Sazima, 2000). Cinq espèces sympatriques de *Piper* en lisière de forêt et en forêt du Parc National Santa Rosa au Costa Rica ont montré une production continue de fruits (Fleming, 1985).

Ce n'est pas le cas de *Piper arielanum* des forêts humides de Costa Rica car même durant le grand pic de floraison, 76% des individus fleurissent. Durant le petit pic, elles représentent 62% des individus (Marquis, 1988). Tous les individus ne fleurissent pas toute l'année car il a identifié les pics à partir du nombre d'individus florifères. Dans son article, l'auteur explique que ce sont surtout les individus plus jeunes qui ne fleurissent pas pendant les pics de floraison. Dans notre étude, l'âge des individus n'est pas connu mais le choix des individus suivis s'est aussi porté sur les individus de plus grand diamètre ($D_{1,30m} > 4\text{cm}$), ils sont donc probablement âgés. Aussi, l'effet de l'âge de l'individu sur la phénologie n'a pas pu être évalué. De plus, *Piper arielanum* est un arbuste poussant dans les forêts humides de Costa Rica et de Venezuela (<http://www.catalogueoflife.org>). La différence sur la forme végétative peut ainsi également expliquer l'écart entre ces deux résultats.

Les pics de la floraison des individus mâles et des individus femelles de *Tsiperifery* commencent aux mêmes mois. La libération des pollens déclenche l'épanouissement des fleurs femelles par le biais de la pollinisation. Aucune comparaison n'a pu être faite avec d'autres espèces car les recherches sur la phénologie des *Piper* se sont intéressées aux individus fructifères, donc sur des pieds femelles (Fleming, 1985 ; De Figueiredo et Sazima, 2000 ; Chancal et al., 2015) ou des pieds hermaphrodites (Fleming, 1985 ; Marquis, 1988, De Figueiredo et Sazima, 2000 ; Valentin-Silva et al., 2015). Les résultats de Valentin-Silva et al. (2015) sur *Piper vicosanum* (hermaphrodite) explique que la libération des pollens commence 2 à 6 jours après l'émission de pistil, elle se chevauche avec la durée de réceptivité du stigmate (14 jours) car elle dure 6 jours. Il n'y a aucune information sur la durée de la réceptivité du stigmate et de la libération de pollens sur le genre *Piper* en dehors de *P. vicosanum* (Valentin-Silva et al., 2015).

L'élaboration des cycles phénologiques des 4 morphotypes par site a mis en évidence la présence de deux pics annuels de floraison et de fructification pour M1, M2 et M3. Le seul document scientifique qui parle de la phénologie des *Tsiperifery* est « les espèces de *Piper* Malagasy » de Manjato et al. (2010) dans lequel les auteurs mentionnent que les *Piper* sont reproductives pendant toute l'année avec un pic de floraison et de fructification en Octobre et Novembre. La phénologie qui s'étale sur l'année et l'existence de pic de floraison et de fructification ont été confirmées par les résultats de cette étude. Par contre, le nombre annuel de pics de floraison et de fructification ne correspond à aucun des 4 morphotypes. Ces différences peuvent être dues au fait que les informations que Manjato et al. (2010) ont utilisé sont issues des spécimens d'herbiers de TAN (Herbier du PBZT à Antananarivo, Madagascar) et TEF (Herbier du FOFIFA à Antananarivo, Madagascar) et de P (Herbier du MNHN à Paris, France) ou des guides locaux. Or, les collectes d'herbiers visent essentiellement les individus fertiles, les missions de collecte sont ainsi dans la majorité des cas programmées aux périodes optimales de floraison des espèces forestières qui est en Octobre et Novembre. Les informations apportées par cette étude émergent des analyses des résultats de suivi phénologique mensuel qui a duré 2 années. Aussi, elles apportent plus de précisions sur le cycle phénologique de *Tsiperifery*.

L'existence de 2 pics de phénophases de la reproduction identifiées pour M2, M3 et M1 est également un phénomène fréquent chez les Piperaceae. *Piper guineense* du Togo présente deux pics de fructifications similaires à ceux de M2 et M3 qui est d'Avril à Juin et de Septembre à Novembre (Atato et al., 2012). 14 espèces de Piperaceae (11 *Piper*, 2 *Ottonia* et 1 *Potomorphe*) dans deux sites en forêt semi-décidue du Sud Est du Brésil (station expérimentale de Jundia et réserve de Santa Genebra) sont en fleurs toute l'année avec deux pics : en Septembre-Octobre et en Février-Mars-Avril (De Figueiredo et Sazima, 2000). La phénologie de *Piper arielanum* observée en 1981 et 1982 au Costa Rica, est également marqué par la présence de deux pics : un grand pic qui commence en automne et un petit pic qui se passe pendant l'hiver. Durant le grand pic, 64% des fleurs de l'inflorescence se transforment en fruits, elles sont seulement 30% durant le petit pic (Marquis, 1988). La chronologie de ces deux pics est similaire aux floraisons de M2, M3 et M1 c'est-à-dire durant les saisons estivale et hivernale. Mais la quantité de fleurs ayant avorté n'a pas été évaluée dans cette étude. Néanmoins, il a été observé durant les travaux sur terrain que bon nombre de grappes sont incomplètes en hivers (Photo 14). De même, les

cueilleurs et collecteurs de la zone d'Anjozorobe ont dénoté des fruits de moindre qualité, des baies de plus petites tailles en hiver (Touati, 2012). Cette variation de la qualité des fruits pourrait être dû au fait que les activités de photosynthèse sont plus ralenties en cette saison (Périlleux, 2008).



Photo 14. Grappes incomplètes observées en hiver : M3 à Sandrangato en Juillet 2016 (a), M2 et M3 à Kianjavato en Juin 2016 (b).

4.2. Facteurs déterminants de la phénologie de la reproduction des *Tsiperifery*

4.2.1. Facteurs exogènes

Les facteurs écologiques relatives à la température, la disponibilité en eau et la photopériode n'ont que de faibles influences sur le cycle phénologique des individus appartenant à un même morphotype. La phénologie reproductrice de *Tsiperifery* n'est pas très affectée par ces facteurs climatiques. En effet, *Tsiperifery* se rencontre dans les forêts denses humides orientales de Madagascar (Razafimandimby et al., 2017) où la saison sèche n'est pas très marquée alors que c'est un des facteurs climatiques les plus influant sur sa distribution (Razafimandimby, 2011 ; Raherinjatovoarison, 2017). Pour l'effet de la lumière, les espèces tutrices sont des espèces sempervirentes qui constituent des ombrières naturelles pour le développement des jeunes individus. Ces derniers montent ensuite dans la canopée pour chercher la lumière. En effet, les variations des conditions climatiques ne sont pas marquées dans les aires naturelles de distribution de *Tsiperifery*.

Or, la plupart des plantes se basent essentiellement sur la fluctuation saisonnière de deux facteurs environnementaux pour 'estimer' le moment adéquat de leur floraison : il s'agit de la durée des jours ou la photopériode et de la température (Périlleux, 2008). La phénologie est ainsi dictée par des facteurs climatiques. L'étude

de Thies et Kalko (2004) sur la phénologie des *Piper* néotropicales a montré que les *Piper* en pleine forêt présentent des pics de floraison synchrones et que chez les espèces hors forêt les pics de floraison sont multiples et plus étalés tout au long de l'année. La phénologie foliaire et reproductrice de *Millettia laurentii* est étroitement liée à la saisonnalité des précipitations. C'est une espèce à fructification précoce mais dépendante des conditions de lumière (Menga et al., 2012).

Parmi les paramètres écologiques étudiés, l'habitat et l'altitude ont été les plus influents. La floraison des individus en basse altitude (Sandrangato, Beforona et Kianjavato) débute un mois avant celle des individus en haute altitude (Anorana et Tsiacompanairy). De même, il a été observé qu'au printemps 2007 en Europe, des noisetiers (*Corylus sp.*) poussant à 250m d'altitude ont fleuri en moyenne 43 jours avant ceux qui poussent à 1250m et le décalage en est de 28 jours chez les frênes (*Fraxinus sp.*)(Mathieu, 2007).

Chez dix espèces ligneuses forestières françaises étudiées par le réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (RENECOFOR), une augmentation de 100 m d'altitude se traduit par un retard de débourrement de 2 jours (gamme 15 à 1 850 m) et une réduction de 3 jours de la longueur de la saison de végétation. Une augmentation de 1 °C de la température (printanière ou annuelle) se traduit par une précocité de 6 jours du débourrement et une augmentation de 10 jours de la saison de végétation. Le jaunissement est retardé d'environ 5 jours par degré d'augmentation de la température automnale (Lebourgeois et al., 2006). Nos résultats ne permettent pas d'apporter de telles précisions car les observations ont été effectuées mensuellement. Elles n'ont duré que 24 mois et les paramètres climatiques n'ont pas été relevés.

4.2.2. Facteurs endogènes

Les résultats de cette étude ont montré que le cycle phénologique reproducteur de *Tsiperifery* est surtout tributaire du morphotype. Chez les morphotypes de *Tsiperifery*, les pics des phénophases de M1 sont plus étalés dans l'année par rapport à ceux des autres morphotypes. En effet, sa variation est d'origine endogène. La variabilité interspécifique du cycle phénologique a été mise en évidence par des études phénologiques sur différentes espèces.

La phénologie de deux nouvelles espèces sympatriques de *Piper* des Graeter Antilles sont différents. La floraison de *Piper abajoense* débute en Janvier et la fructification entre juin et septembre. Pour *Piper claseanum*, la dernière floraison et la

maturation des fruits ont été observées en Janvier (Bornstein et al., 2014). Les auteurs ont utilisé ce décalage des périodes de floraison et de fructification dans la description de ces espèces.

Un effet espèce très fort a été identifié dans les cycles phénologiques des principales essences forestières de la France. Le débourrement des chênes est plus précoce d'environ 15 jours par rapport à celui du hêtre : fin de la première semaine d'avril pour les chênes contre troisième semaine pour le hêtre. Le jaunissement des chênes étant plus tardif que celui du hêtre, la durée de la saison est plus longue de près de 20 jours pour les chênes (Lebourgeois et al., 2006).

Ces résultats trouvés par d'autres auteurs sur d'autres espèces concordent avec ceux trouvés pour les morphotypes de *Tsiperifery*. Ainsi, ils montrent que le déterminisme du comportement phénologique est une intégration, de facteurs endogènes, le génome qui régit le rythme individuel de croissance, états d'organisation structurale, physiologies spécifiques, etc, et de facteurs exogènes tels que les paramètres climatiques et l'altitude (Loubry, 1994).

5. CONCLUSION

Le cycle phénologique reproducteur des morphotypes de *Tsiperifery* comprend 6 phénophases pour les individus femelles et 4 phénophases pour les mâles. Les individus de *Tsiperifery* sont toujours fertiles tout au long de l'année avec une variation nette de la quantité de fleurs qu'ils portent selon les périodes. Les pics de floraison et de fructification chez *Tsiperifery* correspondent ainsi aux périodes où les individus présentent une floraison ou une fructification fournie. La distribution mensuelle des pics de chaque phénophase a permis d'élaborer le cycle phénologique reproducteur de chaque morphotype.

Les morphotypes M1, M2, et M3 présentent deux pics de floraison par an alors qu'un seul pic a été observé pour M4 durant les deux ans de suivi phénologique dans le cadre de cette étude. Les pics des phénophases de M1 s'étalent toute l'année alors qu'ils sont plus condensés pour les autres morphotypes. Le morphotype a plus d'influence sur la variabilité mensuelle des phénophases. Les paramètres écologiques tels que le site et l'altitude ont une légère influence sur la variabilité intra-morphotype de la distribution des phénophases. Le déterminisme du comportement phénologique reproducteur de *Tsiperifery* est donc une intégration, des facteurs endogènes représentés par les morphotypes et de facteurs exogènes tels que l'habitat et l'altitude.

Les résultats obtenus dans cette étude peuvent être valorisés en vue de la gestion durable de *Tsiperifery* entre autres l'homogénéisation de la qualité des produits collectés et l'identification des campagnes de collecte. Ils constituent également des informations importantes pour la conduite des travaux de recherche sur cette ressource comme la domestication et l'étude de la structure de la population. Pourtant, des lacunes ont été identifiées notamment à cause de la durée et la fréquence des suivis et la distribution géographique des sites d'études.

Cette étude a produit les premières connaissances sur la phénologie de *Tsiperifery* par le biais de suivi phénologique qui considère la diversité morphologique. La phénologie est un élément clé de l'adaptation des êtres vivants aux variations climatiques et constitue ainsi un marqueur du climat de première importance. Dans ce contexte, cette étude mérite d'être continuée/approfondie par des recherches qui visent à identifier l'effet du changement climatique sur cette ressource naturelle d'importance sociale et économique. Ses résultats permettraient de prédire des actions pour son adaptation au changement climatique et/ou pour l'atténuation de l'effet du changement climatique sur la ressource en *Tsiperifery*. De telles connaissances contribuent pertinemment sur sa gestion et valorisation durable.

CHAPITRE III : ETUDE DE LA DIVERSITE ÉCOLOGIQUE DE TSIPERIFERY

1. INTRODUCTION

Tsiperifery ou poivres de Madagascar sont des lianes se développant dans les forêts humides orientales de Madagascar. Ils se rencontrent depuis Taolagnaro au Sud jusqu'à Antsiranana dans le Nord (Razafimandimby et al., 2017). La distribution de cette ressource au niveau national est surtout conditionnée par des paramètres écologiques tels que la température, la pluviométrie et la présence de couverture forestière (Razafimandimby 2011 ; Raherinjatovoarison, 2017). Cette ressource est vulnérable au changement climatique (Razafimandimby 2011 ; Raherinjatovoarison, 2017). Cette vulnérabilité s'accroît avec les exploitations abusives auxquelles elle est soumise et avec la dégradation de son habitat naturel. Pourtant cette ressource est un produit d'exportation apprécié et constitue une source de revenu supplémentaire pour les populations pauvres vivant en bordure des forêts (Bénard et al., 2014). Une bonne gestion de ces poivres sauvages reste indispensable au maintien de la durabilité de la ressource et des revenus des populations rurales.

Afin d'accompagner le développement d'une filière durable d'exploitation de *Tsiperifery*, les chercheurs groupés au sein du DP Forêts et Biodiversité proposent deux solutions : la domestication de la ressource via des enrichissements en forêt par la plantation et la mise en place d'une marque collective sur le produit. Concernant la première option, la réintroduction de plantes rares en forêt nécessite la combinaison de connaissances et de compréhension de la diversité biologique, de la structure génétique des populations résiduelles et de leur mécanisme de reproduction et de dispersion (Verhaegen et al., 2012). Dans l'optique de la domestication et de la gestion durable des peuplements naturels, cette étude est axée sur la caractérisation de la diversité écologique des *Tsiperifery* dans leur milieu naturel à Madagascar.

Sur la base de la diversité morphologique, les *Tsiperifery* ont été classés dans 4 groupes morphologiques ou morphotypes, lesquels sont regroupés dans deux clades génétiques (Chapitre I). Cette classification a été confirmée par la diversité du cycle phénologique (Chapitre II). La plupart des lianes ont un tempérament héliophile et se reproduisent de préférence dans les houppiers, au-dessus de la canopée des forêts matures. D'autres sont inféodées aux phases de succession forestières et aux écotones

forêts/milieus plus ouverts (Schnitzler et Arnold, 2010). Leur établissement et leur survie dépendent donc, bien davantage que les autres types biologiques, de la dynamique, de l'hétérogénéité architecturale, et du niveau de fragmentation des écosystèmes forestiers (Schnitzer et Bongor 2002 ; Schnitzer 2005 ; van der Heijden et Phillips 2008). L'étude écologique et ethobotanique de *Tsiperifery* de la forêt de Tsiazompaniry par Razafimandimby (2011) a montré que cette ressource est vulnérable aux perturbations de son habitat et au changement climatique. La présente étude se consacre à la caractérisation des conditions écologiques spécifiques aux 4 morphotypes. Pour cela, elle a été focalisée sur l'étude de la phytosociologie et sur la structure démographique des 4 morphotypes. Ces morphotypes sont dioïques (Razafimandimby et al., 2017 ; Chapitre I). La dioécie est un système de reproduction chez les végétaux dans lesquelles les fleurs mâles et les fleurs femelles sont portées par des individus distincts (Escarré et al., 1998). En effet, la caractérisation de la structure démographique a été basée sur l'abondance des pieds mâles et femelles et le sex ratio des individus matures avec différents paramètres écologiques pour tenir compte du dimorphisme sexuel au sein des morphotypes et des effets des paramètres écologiques.

2. METHODES

Cette étude a pour objectif de caractériser les conditions écologiques spécifiques aux 4 morphotypes de *Tsiperifery* décrits dans le chapitre I. La diversité écologique correspond à la diversité des conditions de l'habitat et à la structure de la population. Dans cette étude, la caractérisation de la diversité écologique se réfère à la définition de la diversité écosystémique de la CDB car c'est au niveau des écosystèmes que se situe la diversité des interactions des populations naturelles entre elles et avec leur environnement (ONU, 1992). Elle a été alors réalisée en se focalisant sur des paramètres stationnels:

- la phytosociologie considérant la diversité biologique et floristique des tuteurs et la diversité floristique des espèces associées aux morphotypes ou espèces compagnes.
- la structure démographique de chaque morphotype en fonction de la présence de perturbation au niveau de la population de *Tsiperifery* via la présence de l'activité d'exploitation de *Tsiperifery*, de l'altitude et du relief à travers la topographie avec les trois parties de la toposéquence (bas fond, versant et crête).

2.1. Etude de la phytosociologie de *Tsiprifery*

La phytosociologie est la branche de l'écologie dont l'objet est la description de la structure des phytocénoses. Elle consiste à analyser des groupements végétaux à partir desquels sont définies des associations végétales. Elle se base sur un inventaire floristique le plus exhaustif possible. Dans cette étude, elle a été axée sur :

- la description des tuteurs à travers l'identification des différents types de tuteurs, la caractérisation de la composition floristique des espèces tutrices et l'identification des espèces tutrices potentielles aux morphotypes,
- la description des espèces compagnes des morphotypes à travers la caractérisation de la composition floristique des espèces associées à chaque morphotype, l'identification des espèces compagnes potentielles des morphotypes.

2.1.1. Collecte de données

Les données pour caractériser la phytosociologie des morphotypes de *Tsiprifery* ont été collectées par des inventaires par échantillonnage. Pour cela, les sites d'études ont été divisés en 3 strates en fonction de leur altitude afin de tenir compte de la variation de la composition floristique des forêts avec ce paramètre. Le critère de stratification utilisé a été ainsi la classification des forêts humides par Koechlin et al. (1974) et Cornet (1974) qui distingue 3 types de forêts : les forêts en basse altitude (FBA), les forêts de moyenne altitude (FMA) et les forêts de haute altitude ou forêts de montagne (FM). Kianjavato représente les forêts de basse altitude, Sandrangato représente les forêts de moyenne altitude et Anorana et Tsiazompaniry font partie des forêts de montagnes.

Pour considérer l'effet de la variation des compositions floristiques suivant la toposéquence, chaque strate a été subdivisée en 3 sous strates suivant les 3 parties de la toposéquence : bas fond, mi-versant et crête. En effet, un inventaire floristique réalisée dans la forêt de Tsiazompaniry a montré que les compositions floristiques des 3 parties de la toposéquence sont différentes (Rabevohitra et al., 2011).

M1 et M4 n'ont été rencontrés qu'à Beforona. Ce site est colonisé par une plantation de *Pinus elliotii*. Cette espèce constitue la quasi-totalité des espèces tutrices et espèces compagnes des pieds de *Tsiprifery* dans ce site. Il n'est pas donc

représentatif de l'habitat naturel de *Tsiperifery* en termes de diversité floristique. En conséquence, l'étude de la phytosociologie a été portée uniquement sur M2 et M3.

2.1.1.1. *Invetaire des espèces tutrices*

La collecte de données pour l'étude des espèces tutrices a été effectuée par un inventaire par échantillonnage. Pour que l'échantillonnage soit plus exhaustif, le dispositif d'inventaire utilisé (Figure 21) s'est référé aux aires minimales trouvées pour les forêts humides de Madagascar (0,9 ha par Rabevohitra en 1995 et 1,3 ha par Rajoelison en 1997). Il a été réalisé dans 10 placettes de 50m de long sur 20m de large, soit 1 ha par toposéquence par site. Les placettes ont été alignées suivant un transect perpendiculaire à la ligne de pente. Un individu sans distinction de morphotype a servi de point de départ.

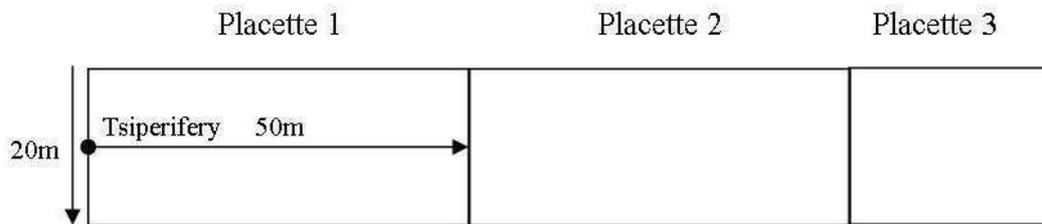


Figure 21. Dispositif d'inventaire des espèces tutrices des morphotypes de *Tsiperifery*

Les espèces tutrices des pieds jeunes et adultes de *Tsiperifery* inclus dans ces placettes ont été relevées sur le terrain. Les individus jeunes et adultes sont des individus présentant des rameaux plagiotropes portant les feuilles de forme elliptique qui permettent de distinguer les morphotypes. Leurs espèces tutrices ont été notées via leurs noms scientifiques ou leurs noms vernaculaires et des échantillons d'herbiers dans le cas où l'identification n'a pas pu être réalisée sur terrain. Les spécimens d'herbiers ont été identifiés par comparaison avec les spécimens de référence de l'herbarium TEF du Département de Recherches Forestières et Gestion des Ressources Naturelles du FOFIFA.

2.1.1.2. *Inventaire des espèces compagnes*

Les espèces compagnes ont été inventoriés moyennant des placettes circulaires centrés sur l'individu cible (Figure 22). Ce dispositif a été très utilisées dans des études de la phytosociologie en zone tropicale et équatoriale (Boud et al., 1963 ; Ganglo, 2001 ; Djego et al., 2009 ; Verhaegen et al., 2012). Dans cette étude, les espèces

inventoriées sont les espèces arborescentes avec un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) supérieure à 1cm se trouvant dans un rayon de 4m autour du pied cible.

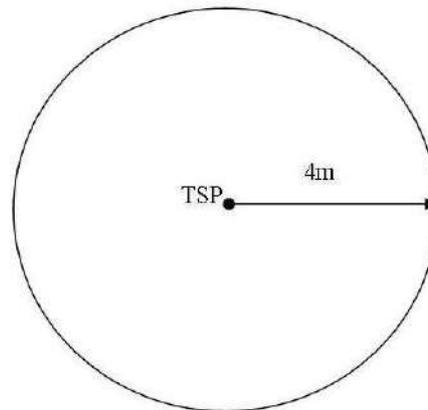


Figure 22. Dispositif d'inventaire des espèces compagnes des morphotypes de *Tsiperifery*

Ce deuxième type d'inventaire a été focalisé sur 6 individus par morphotype par site afin de considérer la variation de la composition floristique au sein d'un morphotype par site. Aussi, les espèces compagnes de 24 individus par morphotype ont été recensées dans les 4 sites d'étude (Anorana, Tsiazompaniry, Sandrangato et Kianjavato). Pour tenir compte de la variation de la composition floristique en fonction de la toposéquence, les individus ciblés ont été repartis entre les 3 strates de la toposéquence au sein d'un même site. Les individus d'Anorana et de Sandrangato ont été uniquement localisés dans les bas fonds et ceux de Kianjavato dans les bas fonds et les versants. M3 n'a pas été rencontré sur les crêtes de Tsiazompaniry. La répartition de ces individus par sites par toposéquence est présentée dans le tableau 24.

Tableau 24. Répartition des échantillons par site par toposéquence pour l'inventaire des espèces compagnes de *Tsiperifery*

Morphotype	site	Toposéquence			Tot/site	Tot/morpho
		BF	MV	CR		
M2	Anorana	6	0	0	6	24
	Tsiazompaniry	2	2	2	6	
	Sandrangato	6	0	0	6	
	Kianjavato	3	3	0	6	
M3	Anorana	6	0	0	6	24
	Tsiazompaniry	3	3	0	6	
	Sandrangato	6	0	0	6	
	Kianjavato	3	3	0	6	

Durant les travaux de terrain, les individus ont été notés via leurs noms scientifiques ou leurs noms vernaculaires. Des échantillons d'herbiers ont été collectés dans le cas où l'identification n'a pas pu être réalisée sur terrain. Les spécimens d'herbiers ont été également identifiés par comparaison avec les spécimens de référence de l'herbarium TEF du Département de Recherches Forestières et Gestion des Ressources Naturelles du FOFIFA.

2.1.2. Traitement de données

2.1.2.1. Analyse de la diversité des espèces tutrices

La diversité biologique des tuteurs a été déterminée à partir des différents types de tuteurs rencontrés dans les parcelles d'inventaire. Leurs fréquences ont été déduites de leurs abondances dans les différents types de forêts et dans l'ensemble des sites.

La composition floristique des espèces tutrices de chaque morphotype de *Tsiperifery* a été obtenue par la compilation des listes floristiques des espèces recensées par type de forêts. Dans cette étude, les 5 espèces les plus abondantes des listes floristiques ont été considérées en tant qu'espèces tutrices potentielles. Elles ont été déterminées à partir des fréquences (nombre de pieds recensés par hectare) des espèces dans les listes floristiques.

Les listes floristiques ainsi que le calcul de l'abondance des espèces tutrices ont été calculés avec le logiciel Excel.

2.1.2.2. Analyse de la diversité des espèces compagnes

La diversité des espèces compagnes de M2 et de M3 a été représentée par leurs compositions floristiques. Ces dernières ont été obtenues par la compilation des listes floristiques des espèces recensées autour de chaque individu cible par site. L'établissement des listes floristiques et les calculs de la composition floristique, de l'abondance et de la fréquence des espèces compagnes ont été faits avec le logiciel Excel.

Les espèces compagnes ont été ensuite classées dans 3 groupes suivant la valeur de leur fréquence :

- Si la fréquence est supérieure ou égale à 5%, les espèces ont été considérées espèces compagnes potentielles ou espèces compagnes très abondantes (ECTA)

- Si la fréquence est comprise entre 5% et 2%, elles ont été appelées espèces compagnes moyennement abondantes (ECMA),
- Si la fréquence est strictement inférieure à 2%, elles ont été nommées espèces compagnes peu abondantes (ECPA)

En fin, pour déterminer si M2 et M3 présentent des spécificités vis à vis de la composition floristique des espèces compagnes, la comparaison entre ces 2 sous-populations a été effectuée par type de forêt. La comparaison a été basée sur la composition floristique et la fréquence de chaque espèce compagne. Ainsi, les critères écologiques utilisés liés à ces variables sont :

- La composition floristique,
- La diversité spécifique et fréquence de toutes les espèces compagnes
- La diversité spécifique et fréquence des espèces spécifiques à chaque morphotype
- La diversité spécifique et fréquence des ECTA.

La comparaison a été réalisée en utilisant le test de lambda de Wilks dans XLstat. Le test de lambda de Wilks permet de comparer simultanément plusieurs moyennes en mesurant la part d'inertie intraclasse dans l'inertie totale (<http://www.jybaudot.fr/>).

2.2. Caractérisation de la structure démographique des morphotypes

2.2.1. Collectes de donnée

Etant donné qu'il n'y a pas de critères morphologiques pour distinguer les individus juvéniles de *Tsipery*, la caractérisation de la structure démographique a été rapportée à l'évaluation du sex ratio chez les individus matures donc sur le « tertiary sex-ratio » selon les 3 types de sex ratio identifiés par Greenwood et al. (1985).

L'évaluation du sex ratio de la population des morphotypes a été issue d'inventaire par échantillonnage. L'inventaire a été effectué avec les mêmes stratifications et dispositifs que celui pour l'inventaire des espèces tutrices (cf chapitre III : 2.1.1.1). Les inventaires à Beforona ont été effectués seulement sur les crêtes et mi-versants parce que les bas fonds dans ce centre de FOFIFA ont été aménagés en parcelle de démonstration en agriculture.

Pour avoir plus de précision sur la distinction entre les pieds mâles et femelles, les inventaires dans les 5 sites ont été réalisés durant les grands pics de floraison en Octobre, Novembre et Décembre 2016.

Dans cet inventaire, les paramètres relevés sont le sexe et le morphotype d'appartenance de tous les individus matures. Ont été ainsi considérés comme individus matures et recensés, les individus pourvus de rameaux plagiotropes (rameaux florifères) assez développés. Les individus matures stériles à ces périodes ont été rapportés à des pieds mâles.

2.2.2. Traitement de données

La variation de la structure démographique des morphotypes en fonction des paramètres stationnels a été déduite de la comparaison de l'abondance et du sex ratio de chaque morphotype suivant ces paramètres. L'abondance des pieds mâles et des pieds femelles est appréciée par le nombre de pieds à l'hectare. Le sex ratio a été obtenu par le rapport entre l'abondance de pieds femelles et l'abondance de pieds mâles (Escarré, 1998).

Pour l'analyse de la variabilité de l'abondance et du sex ratio des morphotypes en fonction de la présence d'activité d'exploitation, la zone d'étude a été divisée en site d'exploitation de *Tsiperifery* (SE) et site non exploité (SNE). Anorana et Sandrangato sont des anciens sites d'exploitation de *Tsiperifery*, donc des SE. Les activités de collecte de *Tsiperifery* à Tsiacompaniry se résument aux collectes occasionnelles de petite quantité (Razafimandimby, 2011). Beforona et Kianjavato sont des stations de recherche de FOFIFA dans lesquelles les pieds de *Tsiperifery* ne sont pas exploités. Ces 3 derniers sites sont alors considérés comme SNE. Etant donné que M1 et M4 n'ont été rencontrés qu'à Beforona, les comparaisons ont été axées sur M2 et M3. Une analyse de la variance du sex ratio en fonction de la présence/absence d'exploitation de *Tsiperifery* a été effectuée afin de déterminer l'influence de l'exploitation de fruits sur le sex ratio.

Pour l'analyse de la variabilité de l'abondance et des morphotypes en fonction de l'altitude, la stratification basée sur la classification de Koechlin (1974) et de Cornet (1974) utilisée pour l'inventaire des espèces tutrices a été reprise. Les sites ont été ainsi repartis en fonction de la présence de l'exploitation et de l'altitude. A cet effet, les comparaisons ont été effectuées :

- Entre Anorana (FM) et Sandrangato (FMA) pour les SE
- et entre Kianjavato (FBA), Beforona (FMA) et Tsiazompaniry (FM) pour les SNE.

Pour apprécier l'influence de ces 2 paramètres sur la variation de l'abondance des morphotypes, des analyses de la variance ont été effectuées en fonction :

- de la présence de l'activité d'exploitation
- de l'altitude
- de la présence de l'activité d'exploitation qui intègre la variation de l'altitude.

Pour l'analyse de la variabilité de l'abondance et du sex ratio des morphotypes en fonction de la toposéquence, les comparaisons ont été effectuées au sein de chaque site. Ce dispositif a permis d'homogénéiser les échantillons comparés en éliminant les interactions avec l'altitude et la présence d'activités d'exploitation de *Tsiperifery*.

Ces comparaisons ont été faites moyennant des graphes et des tableaux construits dans Excel. Les analyses de variance ont été effectuées avec le package *stats* du logiciel R avec la commande *aov*.

3. RESULTATS

3.1. Caractéristiques phytosociologiques de *Tsiperifery*

3.1.1. Caractéristiques des tuteurs

3.1.1.1. Différents types de tuteurs

L'inventaire des espèces tutrices de M2 et M3 a permis d'identifier qu'ils utilisent d'autres types de tuteurs que les arbres. L'abondance par type de tuteur par morphotype (Tableau 25) montre que les espèces tutrices sont essentiellement des espèces arborescentes. Cependant, des tuteurs inertes comme des rochers et bois morts ont été aussi observés.

Tableau 25. Abondance et fréquences des types de tuteurs de M2 et M3 par type de forêt (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude)

Type de tuteur	Morphotype	M2	M3	Total
	Type de forêt	N/ha fréquence (%)	N/ha fréquence (%)	
Espèces arborescentes	FM	48 (87,3)	74 (93,7)	384 (92,5)
	FMA	68 (95,8)	83 (94,3)	
	FBA	53 (89,8)	58 (92,1)	
Bois morts	FM	7 (12,7)	5 (6,3)	23 (5,5)
	FMA	3 (4,2)	5 (5,7)	
	FBA	1 (1,7)	2 (3,2)	
Rochers	FM	0 (0,0)	0 (0,0)	8 (1,9)
	FMA	0 (0,0)	0 (0,0)	
	FBA	5 (8,5)	3 (4,8)	
Total		185	230	415

Sur les 415 lianes de M2 et M3 inventoriées dans les 3 types de forêts, 384 lianes utilisent des arbres ou arbustes pour grimper dans la canopée, soit 92,53% des tuteurs sont des espèces ligneuses (Photo 15a). 7 lianes ont été localisées sur des rochers dans les parcelles d'inventaire à Kianjavato (Forêt de basse altitude) (Photo 15b). Dans les 4 sites considérés, 23 lianes grimpent sur des bois morts sur pieds qui n'ont pas pu être identifiés (Photo 15c).



Photo 15. Individus de *Tsiperifery* sur arbre (a), sur rocher (b) et sur bois mort (c).

3.1.1.2. Composition floristique des espèces tutrices

Pour les 384 lianes qui ont des tuteurs arborescents, la composition floristique de leurs tuteurs suivant le morphotype et le type de forêt (Tableau 26) montre que les espèces tutrices de M2 et de M3 sont très diversifiées. Au niveau famille, les espèces tutrices de M2 appartiennent à 17 à 30 familles et celles de M3 se répartissent dans 20 à 33 familles suivant le type de forêt. La diversité spécifique peut atteindre jusqu'à 55 espèces.

Tableau 26. Composition floristique des tuteurs par morphotypes par type de forêts (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude)

Type de forêt	Taxon	Morphotype	
		M2	M3
FM	Famille	17	29
	Genre	22	39
	Espèce	28	53
FMA	Famille	30	33
	Genre	45	46
	Espèce	55	55
FBA	Famille	19	20
	Genre	27	26
	Espèce	35	31

Ces chiffres révèlent pourtant que la diversité floristique des tuteurs inventoriés pour M2 est légèrement moins riche que celle de M3. Au niveau famille, les tuteurs de M2 appartiennent à 17 familles dans les forêts de montagne (FM), à 30 familles dans les forêts de moyenne altitude (FMA) et à 19 familles dans les forêts en basse altitude (FBA) contre 29, 33 et 20 respectivement dans les FM, FMA et FBA pour M. En termes de diversités générique et spécifiques, les espèces tutrices de M3 sont plus diversifiées que celles de M2 dans les FM (22 et 28 pour M2 ; 39 et 53 pour M3). Elles sont plus ou moins égales dans les FMA (45 et 55 pour M2 ; 46 et 55 pour M3). Dans les FBA, les espèces tutrices de M3 sont moins diversifiées que celles de M2 (27 et 35 pour M2 ; 26 et 31 pour M3). Cette différence s'explique par le fait que les individus de M2 inventoriés dans les 3 types de forêt sont toujours moins nombreux que les individus de M3 (cf Tableau 25).

De même, la diversité floristique des espèces tutrices dans les FMA est supérieure par rapport à celles dans les FM et dans les FBA car les individus jeunes et adultes de M2 et de M3 sont les plus abondants dans ce type de forêt.

3.1.1.3. Espèces tutrices potentielles

La comparaison entre les espèces tutrices potentielles de M2 et de M3 (Tableau 27) ne montre pas de différence significative. Les listes de leurs espèces tutrices potentielles dans chaque type de forêt affichent quasiment les mêmes espèces. La différence se situe seulement au niveau des rangs. C'est le cas de *Cyathea melleri*, *Pandanus coniferoïdes*, *Buxus monticola* et *Bremeria trichophlebia* dans les FM ; de *Cryptocarya crassifolia*, *Cryptocarya acuminata*, *Croton mongue* et *Cyathea decrescens* dans les FMA et de *Ravenala madagascariense* et *Croton mongue* dans les FBA. *Croton mongue* figure même dans la liste des espèces tutrices potentielles de M2 et de M3 dans les FMA et dans les FBA.

Tableau 27. Espèces tutrices potentielles de M2 et M3 par type de forêt (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

Morphotype	M2		M3	
Type de forêts	Espèce tutrice potentielle	N/ha	Espèce tutrice potentielle	N/ha
FM	<i>Cyathea melleri</i>	6	<i>Bremeria trichophlebia</i>	16
	<i>Dracaena reflexa</i>	6	<i>Ophiocolea floribunda</i>	13
	<i>Pandanus coniferoïdes</i>	6	<i>Diospyros sphaerosepala</i>	11
	<i>Buxus monticola</i>	4	<i>Pandanus coniferoïdes</i>	9
	<i>Bremeria trichophlebia</i>	4	<i>Cyathea melleri</i>	6
	<i>Tambourissa trichophylla</i>	4	<i>Buxus monticola</i>	6
FMA	<i>Cryptocarya crassifolia</i>	5	<i>Cyathea decrescens</i>	7
	<i>Croton mongue</i>	4	<i>Cryptocarya crassifolia</i>	4
	<i>Cryptocarya acuminata</i>	4	<i>Pittosporum polyspermum</i>	4
	<i>Cyathea decrescens</i>	3	<i>Croton mongue</i>	3
	<i>Harungana madagascariensis</i>	3	<i>Peponidium buxifolium</i>	3
	<i>Ilex mitis</i>	3	<i>Cryptocarya acuminata</i>	3
	<i>Uapaca densifolia</i>	3	<i>Syzygium dangyuanum</i>	3
FBA	<i>Ravenala madagascariense</i>	7	<i>Ravenala madagascariense</i>	6
	<i>Croton mongue</i>	4	<i>Arthrocarpus sp.</i>	5
	<i>Brochoneura acuminata</i>	3	<i>Croton mongue</i>	5
	<i>Canarium madagascariense</i>	3	<i>Ocotea cymosa</i>	5
			<i>Ficus lutea</i>	3
	<i>Anthostema madagascariensis</i>	3	<i>Anthostema madagascariensis</i>	3

La plupart de ces espèces tutrices potentielles présentent des traits communs.

Ce sont :

- des espèces avec des écorces tendres avec de grande anfractuosité comme les *Cyathea spp.*, *Ravenala madagascariense*, *Pandanus coniferoïdes* et *Dracaena reflexa*
- des espèces appartenant à des familles à latex comme *Anthostema madagascariensis*, *Buxus monticola*, *Croton mongue* (EUPHORBIACEAE), *Harungana madagascariensis*, *Brochoneura acuminata*, *Ficus lutea*, *Arthocarpus sp.* (MORACEAE), *Canarium madagascariense* (BURSERACEAE), *Pittosporum polyspermum* (PITTOSPORACEAE) et *Uapaca densifolia* (UAPACACEAE)
- des espèces à écorces avec de grande capacité de rétention d'eau comme *Cryptocarya crassifolia*, *Cryptocarya acuminata*, *Ilex mitis*, *Bremeria trichophlebia*, *Ophiocolea floribunda*. A Sandrangato *Cryptocarya acuminata* est appelée « tavolobelelo » et *Cryptocarya crassifolia* est connue sous le nom de « tavolo ralodaka » en référence à la grande teneur en eau qu'elles contiennent dans leurs écorces.

Par contre, 3 espèces parmi les espèces tutrices potentielles de M3 présentent des écorces lisses (*Tina chapelieriana*, *Diospyros sphaerosepala* et *Syzygium danguyanum*). Ce résultat traduirait que M3 n'est pas aussi sélectif que M2 en termes de choix d'espèce tutrice sur base des caractéristiques des écorces.



Photo 16. Espèces tutrices potentielles de Tsiperifery : a) *Pandanus coniferoïdes*, b) *Ravenala madagascariensis*, c) *Cyathea decrescens*.

Les lianes de M2 et M3 poussent sur des tuteurs autres que les espèces ligneuses. La composition floristique des espèces tutrices sont très diversifiées en fonction des types de forêts. Les espèces tutrices potentielles sont quasiment similaires au niveau d'un même type de forêt. Au niveau des 3 types de forêts, elles possèdent des caractéristiques communes. Ces résultats traduisent qu'il n'y a pas d'espèces tutrices potentielles spécifiques pour chaque morphotype. Les lianes de *Tsiprifery* grimpent surtout sur des tuteurs à écorces molles et épaisses et qui retiennent bien l'humidité.

3.1.2. Caractéristiques de la diversité des espèces compagnes

3.1.2.1. Abondance et composition floristique des espèces compagnes

Le nombre d'individus d'espèces associées aux 24 pieds de M2 est légèrement supérieur à ceux de M3. Ils sont respectivement de 498 et de 486. En ce qui concerne l'abondance par type de forêts (Tableau 28), les espèces compagnes des deux morphotypes sont plus nombreuses dans les FM (293 pour M2 et 287 pour M3). Elles sont moins abondantes dans les FBA (82 pour M2 et 79 pour M3). Les espèces compagnes de M2 sont donc plus abondantes que celles de M3 quelque soit le type de forêt.

Tableau 28. Abondance des espèces compagnes de M2 et M3 par type de forêt (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

Morphotype	Type de forêt			Total
	FM	FMA	FBA	
M2	293	128	82	498
M3	287	117	79	486

Il est à noter que dans ces 3 types de forêt :

- les espèces compagnes arborescentes sont en majorité constituées de régénérations naturelles ($5 > \text{DHP} > 1\text{cm}$).
- la strate inférieure est dominée par des herbacées principalement de la famille des ACANTHACEAE, POACEAE, CYPERACEAE et RUBIACEAE et des régénérations naturelles d'espèces arborescentes ($\text{DHP} < 1\text{cm}$).

En ce qui concerne la diversité floristique, la composition floristique des espèces compagnes de M2 et M3 (Tableau 29), révèle que les espèces associées à M2 sont plus diversifiées que celles de M3. Dans les 3 types de forêts, les espèces compagnes de M2 présente une diversité floristique plus importante que M3. Ainsi, dans l'ensemble des 4 sites, les 498 individus associés à M2 appartiennent à 42 familles qui se répartissent entre 87 genres et 141 espèces. Les 486 individus compagnes de M3 sont regroupés dans 41 familles contenant 82 genres et 125 espèces.

Tableau 29. Composition floristique des espèces compagnes de M2 et M3 par type de forêts (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

Type de forêt	Taxons	Morphotype	
		M2	M3
FBA	Famille	22	21
	Genre	29	27
	Espèce	32	30
FMA	Famille	28	27
	Genre	37	35
	Espèce	46	42
FM	Famille	32	32
	Genre	49	51
	Espèce	81	80
Total	Famille	42	41
	Genre	87	82
	Espèce	141	125

D'après ces résultats, l'abondance et la diversité floristique des espèces compagnes de M2 et M3 varient en fonction du morphotype mais surtout du type de forêts. Les différences en fonction du type de forêts peuvent être expliquées par le nombre de sites qu'ils contiennent mais également par la localisation des pieds cibles sur la pente. En effet :

- Les FMA regroupent 2 sites (Anorana et Tsiacompaniry), donc les espèces recensées sont les espèces associées à 12 individus. Mais même si l'on se

réfère à l'abondance par site, les espèces compagnes des morphotypes de Tsiazompaniry et d'Anorana sont encore le plus abondantes que dans les autres sites. De plus, les individus cibles de Tsiazompaniry ont pu être répartis dans les 3 niveaux de la toposéquence. Ainsi, la richesse floristique élevée des espèces compagnes dans ce type de forêt est liée à la variation de la composition floristique en fonction de la pente.

- Les FMA sont constituées d'un seul site (Sandrangato). Les individus de *Tsiperifery* ont été rencontrés uniquement dans les bas fonds. Aussi, la composition floristique des espèces compagnes dans ce site n'intègre pas la variation de la diversité floristique liée à la variation de la toposéquence.

- Les FBA sont aussi représentées par un seul site (Kianjavato). Les individus de *Tsiperifery* ont été repartis dans les bas fonds et dans les mi-versants. En effet, les espèces spécifiques aux crêtes n'apparaissent pas dans la liste des espèces compagnes de *Tsiperifery* de Kianjavato. De plus, cette forêt fait l'objet de débroussaillage régulier, pour l'entretien des collections de caféiers, qui réduit considérablement le nombre de régénération naturelle des espèces arborecentes.

3.1.2.2. Diversité spécifique des espèces compagnes des morphotypes

La liste floristique et la fréquence des espèces compagnes de M2 et M3 par morphotype par type de forêt sont données en Annexe 27. La classification de leurs espèces compagnes en fonction de leurs abondances par type de forêt (Tableau 30) montre que la classe des espèces compagnes très abondantes (ECTA) renferme moins d'espèces dans les 3 types de forêt. La classe des espèces compagnes moyennement abondantes (ECMA) regroupent plus d'espèces que celle des espèces compagnes peu abondantes (ECPA) dans les forêts de basse altitude (FBA) pour M2 et M3 et dans les forêts de moyenne altitude (FMA) pour M3. Ces deux morphotypes ne présentent pas de différence significative si l'on se réfère à l'abondance des espèces compagnes.

Tableau 30. Nombres d'espèces compagnes par classe d'abondance par morphotype et par type de forêt (ECTA : espèces compagnes très abondantes, ECMA espèces compagnes moyennement abondantes, ECPA espèces compagnes peu abondantes ; FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

Classe EC	Classe	Nb d'EC de M2			Nb d'EC de M3		
		FBA	FMA	FM	FBA	FMA	FM
ECTA	F ≥ 5%	5	4	3	6	5	3
ECMA	5 > F ≥ 2	15	17	35	14	24	26
ECPA	2 > F	12	25	43	10	13	51
Total		32	46	81	30	42	80

Ce résultat est soutenu par le test de lambda de Wilks (Tableau 31) qui compare M2 et M3 en considérant la fréquence et la diversité spécifique de leurs espèces compagnes respectives. Les tests réalisés au niveau de chaque type de forêt ont donné des valeurs de lambda élevées et des valeurs de p supérieures à 0,05 signifiant qu'il n'y a pas de différence significative entre les espèces compagnes de M2 et M3.

Tableau 31. Résultats du test de comparaison de M2 et M3 sur base de la diversité spécifique et fréquence des espèces compagnes (test de lambda de Wilks ; FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

	Lambda de Wilks	Valeur de p
FBA	0,985	0,554
FMA	0,97	0,441
FM	0,741	0,081

Malgré cette différence non significative entre M2 et M3, des espèces compagnes spécifiques à chaque morphotype (Tableau 32) ont été relevées suite à la comparaison de la liste des espèces compagnes des 2 morphotypes. Pourtant, ces espèces appartiennent toutes à la classe des ECPA (fréquence inférieur à 2%). Elles sont représentées au maximum par 3 individus. En conséquence, elles ne sont pas significatives pour caractériser la différence entre M2 et M3.

Les espèces compagnes des 2 morphotypes sont moins nombreuses dans les FBA que dans les FMA, et sont plus nombreuses dans les FM. Celles qui sont spécifiques à M2 sont plus nombreuses que celles de M3 dans les FMA et FM. Ces différences suivant les types de forêt pourraient être liée à la diversité floristique des espèces compagnes dans chaque type de forêt.

Tableau 32. Espèces compagnes spécifiques à M2 et M3 par type de forêt (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude)

Type de forêt	M2	F (%)	M3	F (%)
FBA	<i>Ocotea cymosa</i>	1,56	<i>Bathiorhamnus louvelii</i>	1,20
	<i>Polyscias</i>	1,56	<i>Burasaia madagascariensis</i>	1,20
	<i>Symphonia fasciculata</i>	1,56	<i>Diospyros gracilipes</i>	1,20
			<i>Drypetes madagascariensis</i>	1,20
			<i>Erythroxylon excelsum</i>	1,20
FMA	<i>Antidesma petiolare</i>	1,19	<i>Anthocleista madagascariense</i>	1,72
	<i>Diospyros gracilipes</i>	1,19	<i>Aphloia theiformis</i>	1,72
	<i>Dracaena reflexa</i>	1,19	<i>Canarium boivini</i>	1,72
	<i>Drypetes capuronii</i>	1,19	<i>Croton mongue</i>	1,72
	<i>Eugenia arthropoda</i>	1,19	<i>Ficus lutea</i>	1,72
	<i>Euphorbia tetraptera</i>	1,19	<i>Maesa lanceolata</i>	1,72
	<i>Ludia scolopioides</i>	1,19	<i>Phyllarthron madagascariense</i>	1,72
	<i>Macaranga myriolepidea</i>	1,19	<i>Pittosporum ochrosiaefolium</i>	1,72
	<i>Pauridiantha paucinervis</i>	1,19	<i>Syzygium danguyana</i>	1,72
	<i>Symphonia tanalense</i>	1,19	<i>Syzygium emirnense</i>	1,72
	<i>Tambourissa parvifolia</i>	1,19	<i>Tina dasycarpa</i>	1,72
	<i>Tisonia coriacea</i>	1,19	<i>Xylopia humblotiana</i>	1,72
	<i>Vepris ampody</i>	1,19		
	<i>Vepris humbertii</i>	1,19		
	<i>Weinmannia sp</i>	1,19		
FM	<i>Calantica cerasifolia</i>	0,35	<i>Bathiorhamnus louvelii</i>	0,34
	<i>Casearia nigrescens</i>	0,35	<i>Coffea sp1</i>	0,34
	<i>Cephalostachys sp</i>	0,35	<i>Dichaetanthera oblongifolia</i>	0,34
	<i>Dypsis nodifera</i>	0,35	<i>Dombeya spectabilis</i>	0,34
	<i>Erythroxylon sp</i>	0,35	<i>Ficus reflexa</i>	0,34
	<i>Grewia apetala</i>	0,35	<i>Macaranga cuspidata</i>	0,34
	<i>Memecylon longipetalum</i>	0,35	<i>Melanophylla alnifolia</i>	0,34
	<i>Polyalthia emarginata</i>	0,35	<i>Tina chapelieriana</i>	0,34
	<i>Polyscias cissiflora</i>	0,35	<i>Tricalysia analamazaotrensis</i>	0,34
	<i>Polyscias madagascariensis</i>	0,35	<i>Tricalysia cryptocalyx</i>	0,34
	<i>Psychotria tanalense</i>	0,35	<i>Croton myriaster</i>	0,68
	<i>Schefflera longipedicellata</i>	0,35	<i>Cyathea melleri</i>	0,68
	<i>Syzygium bernieri</i>	0,35	<i>Diospyros haplostylis</i>	0,68
	<i>Syzygium guineense</i>	0,35	<i>Filicium decipiens</i>	0,68
	<i>Mammea bongo</i>	0,69	<i>Gaertnera arenaria</i>	0,68
	<i>Ochrocarpos orthocladus</i>	0,69	<i>Gaertnera madagascariensis</i>	0,68
	<i>Psychotria ratovoarisonii</i>	0,69	<i>Uapaca densifolia</i>	0,68
	<i>Psychotria sp</i>	0,69	<i>Eugenia phillyreaefolia</i>	1,02
	<i>Sterculia tavia</i>	0,69	<i>Macaranga myriolepidea</i>	1,02
	<i>Zanthoxylum madagascariense</i>	0,69		
	<i>Dodonaea viscosa</i>	1,04		
	<i>Dombeya laurifolia</i>	1,04		

Quant aux espèces compagnes très abondantes (ECTA) ou espèces compagnes potentielles de M1 et M2 (Tableau 33), c'est l'inverse. En effet, les ECTA sont plus nombreuses dans les FBA et moins nombreuses dans les FM. Mais l'explication revient encore à la diversité spécifique des espèces compagnes dans chaque type de forêt.

Tableau 33. Espèces compagnes les plus abondantes (ECTA) de M2 et M3 par type de forêt (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

Morphotype	Type de forêt	ECTA	Fréquence (%)
M2	FBA	<i>Croton myriaster</i>	9,38
		<i>Arthocarpus sp.</i>	7,81
		<i>Melia azedarach</i>	7,81
		<i>Ravenala madagascariense</i>	6,25
		<i>Anthostema madagascariensis</i>	6,25
	FMA	<i>Cryptocarya crassifolia</i>	10,71
		<i>Uapaca densifolia</i>	7,14
		<i>Peponidium sp</i>	7,14
		<i>Suregada boiviana</i>	5,95
	FM	<i>Buxus monticola</i>	5,90
		<i>Phyllostachys bambusoides</i>	5,56
<i>Pauridiantha paucinervis</i>		5,56	
M3	FBA	<i>Brochoneura acuminata</i>	9,64
		<i>Anthostema madagascariensis</i>	8,43
		<i>Ravenala madagascariensis</i>	8,43
		<i>Arthocarpus sp.</i>	7,23
		<i>Coffea sp2</i>	6,02
		<i>Croton myriaster</i>	6,02
	FMA	<i>Suregada boiviniana</i>	8,62
		<i>Cryptocarya acuminata</i>	8,62
		<i>Uapaca densifolia</i>	6,90
		<i>Peponidium sp</i>	6,90
		<i>Cryptocarya acuminata</i>	5,17
	FM	<i>Ophiocolea floribunda</i>	11,26
		<i>Oncostemum lucens</i>	9,22
<i>Pauridiantha paucinervis</i>		8,87	

La liste des ECTA par type de forêt de M2 et de M3 contient en grande partie les mêmes espèces mais c'est le rang par rapport à la valeur de la fréquence qui varie. En effet, les analyses de la variance des morphotypes en fonction de la variation des ECTA intégrant leurs fréquences ont donné des valeurs de p non significatives dans les 3 types de forêts (cf Annexe 28). Ainsi, les ECTA ne constituent pas des critères écologiques pour différencier M2 de M3.

Les 4 critères relatifs aux espèces associées aux morphotypes de *Tsiprifery* considérés dans cette étude (composition floristique, diversité spécifique et fréquence de toutes les espèces compagnes, diversité spécifique et fréquence des espèces spécifiques à chaque morphotype et diversité spécifique et fréquence des ECTA) ne permettent pas différencier M2 et M3. Autrement dit, les espèces compagnes de M2 et M3 sont significativement similaires du point de vue composition floristique, diversité spécifique et fréquence des espèces. La variation de l'abondance et de la dominance de des espèces compagnes sont différentes selon le type de forêt.

Il est à noter que des espèces figurent à la fois dans la liste des espèces tutrices potentielles et dans la liste des ECTA. C'est le cas de *Arthocarpus sp.*, *Brochoneura acuminata*, *Anthostema madagascariensis*, *Buxus monticola*, *Cryptocarya acuminata*, *Cryptocarya crassifolia*, *Ophiocolea floribunda*, *Ravenala madagascariense*, *Uapaca densifolia*. En effet, comme il a été signalé plus haut, la majorité des espèces compagnes sont des régénérations naturelles d'espèces arborescentes, ce qui permet de déduire qu'elles sont en partie issues des graines des espèces tutrices.

3.2. Abondance et sex ratio des morphotypes

3.2.1. Abondance et sex ratio des morphotypes en fonction de la présence d'exploitation et de l'altitude

Les résultats de l'analyse de la variance (Tableau 34) montrent que l'exploitation des fruits influe significativement sur l'abondance de M2 et M3. Par contre, la variation de l'altitude n'a pas d'impact significatif.

Tableau 34. Valeurs de p des analyses de la variance de l'abondance des pieds mâles et femelles de M2 et M3 en fonction de la présence de l'exploitation et de l'altitude (significatif pour $p < 0,05$; Expl : présence d'exploitation, Alt : altitude).

	M2			M3		
	Expl	Alt	Expl*Alt	Expl	Alt	Expl*Alt
Mâle	0,019	0,991	1	0,0185	0,597	1
Femelle	0,004	0,963	1	0,001	0,694	1

L'analyse de la variance en fonction de la présence d'exploitation a donné des valeurs de p inférieur à 0,05 par rapport au paramètre « exploitation ». Ceci traduit une variabilité significative de l'abondance des morphotypes en fonction de la

présence d'exploitation. Ces résultats montrent aussi que l'abondance des pieds femelles est plus impactée que celle des pieds mâles ($p \sim 0,02$ pour les pieds mâles et $p < 0,005$ pour les pieds femelles). Les valeurs de p traduisent des variations hautement non significatives de l'abondance en fonction de l'altitude ($p > 0,1$).

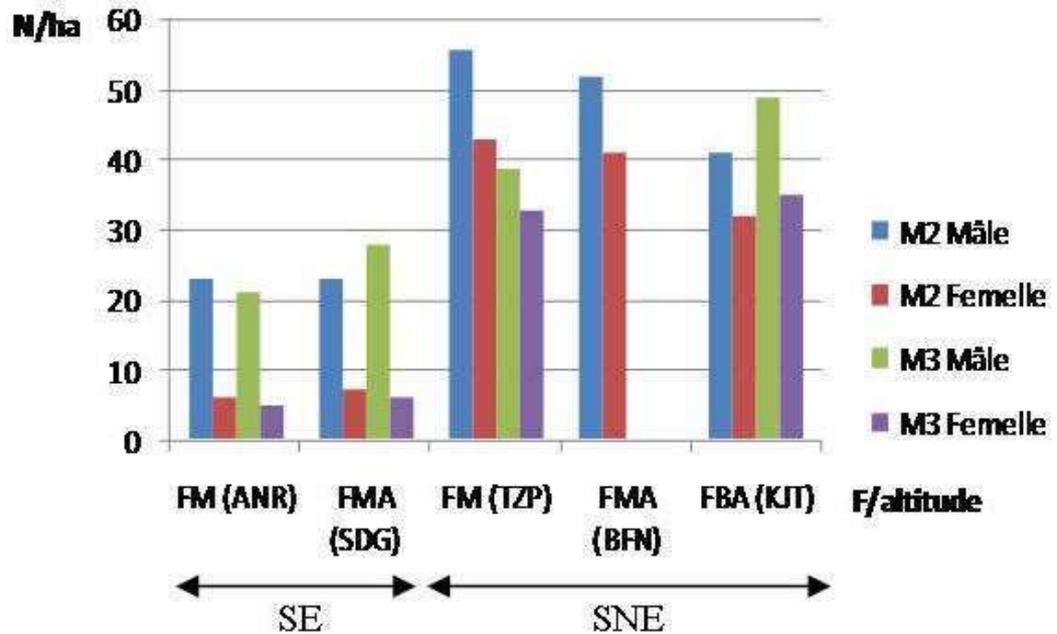


Figure 23. Abondance des pieds mâles et femelles de M2 et M3 dans les sites exploités (SE) et les sites non exploités (SNE) et par type de forêt (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

En conséquence, la distribution de l'abondance des individus matures mâles et femelles en fonction de la présence d'exploitation de *Tsiprifery* et de l'altitude (Figure 23) montre que :

- Les sites exploités abritent moins d'individus matures que les sites non exploités.
- L'abondance dans les sites se trouvant dans le même type de forêt est très différente.

Quelques soient le sexe et le morphotype considéré, les nombres de pieds matures recensés par hectare dans les SE de Sandrangato (SDG) et d'Anorana (ANR), sont inférieurs à ceux trouvés dans les sites non exploités de Beforona (BFN), Kianjavato (KJT) et Tsizompaniry (TZP). Par conséquent, l'exploitation des fruits a pour effet la diminution de l'abondance des individus matures. Aussi, cette activité diminue le potentiel de régénération par voie sexuée des morphotypes de *Tsiprifery* qui provoque une raréfaction des individus matures. En effet, Anorana fait partie du

bassin historique de collecte de *Tsiperifery* qui est le corridor d'Anjozorobe Angavo. L'exploitation dans cette zone a commencé depuis 2004 (Touati, 2012). Sandrangato se trouve dans le corridor d'Ankay, deuxième bassin de collecte. La cueillette de *Tsiperifery* dans ce corridor a débuté aux environs de 2008 (Touati, 2012). Ce laps de temps (8 à 12 ans) permettrait d'observer l'impact des premières exploitations sur l'abondance des pieds matures.

En tenant compte de la présence d'exploitation de fruits dans les sites, la distribution de l'abondance des pieds matures de *Tsiperifery* suivant l'altitude est plutôt similaire pour M2 et M3. L'altitude n'influe pas sur l'abondance des pieds matures de *Tsiperifery*. En effet, l'aire naturelle de distribution de *Tsiperifery* s'étend des forêts littorales jusque dans les forêts d'altitude (Razafimandimby et al., 2017).

En ce qui concerne le sex ratio, l'analyse de la variance des SR en fonction de la présence d'exploitation a donné une valeur de p inférieur à 0,001 ($<2e-16$ pour M2 et 0,00094 pour M3). Ce résultat indique une variation hautement significative du sex ratio en fonction de la présence d'exploitation de *Tsiperifery*. Par contre, il n'y a pas de variation significative des sexes ratios en fonction des morphotypes ($p=0,962$). L'influence de l'exploitation sur le SR se traduit par une diminution considérable du nombre de pieds femelles dans les SE. Les sexes ratio des morphotypes M2 et M3 dans les sites exploités (SE) sont inférieurs à ceux dans les sites non exploités (SNE). Ils sont respectivement de 0,3 pour M2 et 0,2 pour M3 dans les SE et de 0,7 à 0,8 dans les SNE. En effet, les pieds mâles sont 3 à 5 fois plus abondants que les pieds femelles dans les SE alors que le ratio est presque équilibré dans les SNE.

L'analyse de la variance des sexes ratios en fonction de l'altitude a donné des valeurs de p égales à 1 et à 0,625 respectivement dans les SE et dans le SNE. Ces valeurs de p supérieures à 0,05 illustrent des variations significatives des SR en fonction de l'altitude. Il en est déduit que l'altitude n'a pas d'effet sur les SR des morphotypes M2 et M3. M2 et M3 ne présente pas d'affinité spécifique avec ce paramètre. En effet, la comparaison des sexes ratios par altitude (Tableau 35) montre que le sex ratio de M2 dans les FM est égal à celui dans les FMA dans les SE pour M2 (SR = 0,3) et pour M3 (SR = 0,2). Dans les SNE, les sexes ratios de M2 sont identiques dans les 3 catégories d'altitude (SR = 0,8). Ceux de M3 varient de 0,7 à 0,8.

Tableau 35. Sex ratio des morphotypes M2 et M3 de *Tsiperifery* en fonction de la présence d'exploitation et de type de forêt (FM : Forêts de montagne, FMA : Forêts de moyenne altitude, FBA : Forêts de basse altitude).

Type de forêt	Morphotype	SE	SNE
FM	M2	0,3	0,8
	M3	0,2	0,8
FMA	M2	0,3	0,8
	M3	0,2	-
FBA	M2	-	0,8
	M3	-	0,7

3.2.2. Abondance et sex ratio des morphotypes suivant la toposéquence

L'abondance des 4 morphotypes de *Tsiperifery* dans les 3 niveaux de la toposéquence (Figure 24, 25, 26 et 27) varie en fonction des morphotypes. Pour M1 (Figure 24), les pieds mâles et les pieds femelles sont plus abondants sur les crêtes (CR) que sur les versants (MV). En effet, ce morphotype présente une affinité avec les crêtes.

Pour l'abondance de M2 par site par toposéquence (Figure 25), les individus matures dans les bas fonds (BF) et sur les versants (MV) sont en surnombre par rapport à ceux sur les crêtes (CR) à Beforona. Dans les autres sites, les pieds matures sont plus abondants dans les bas fonds. D'ailleurs, M2 a été rencontré uniquement dans les bas fonds à Anorana et à Sandrangato. Aucun individu mature de M2 n'a été recensé sur les crêtes à Kianjavato (KJT). Seulement 3 pieds mâles matures à l'hectare ont été inventoriés sur les crêtes de Tsiazompaniry (TZP). Il en est déduit que M2 a une affinité avec le bas fonds.

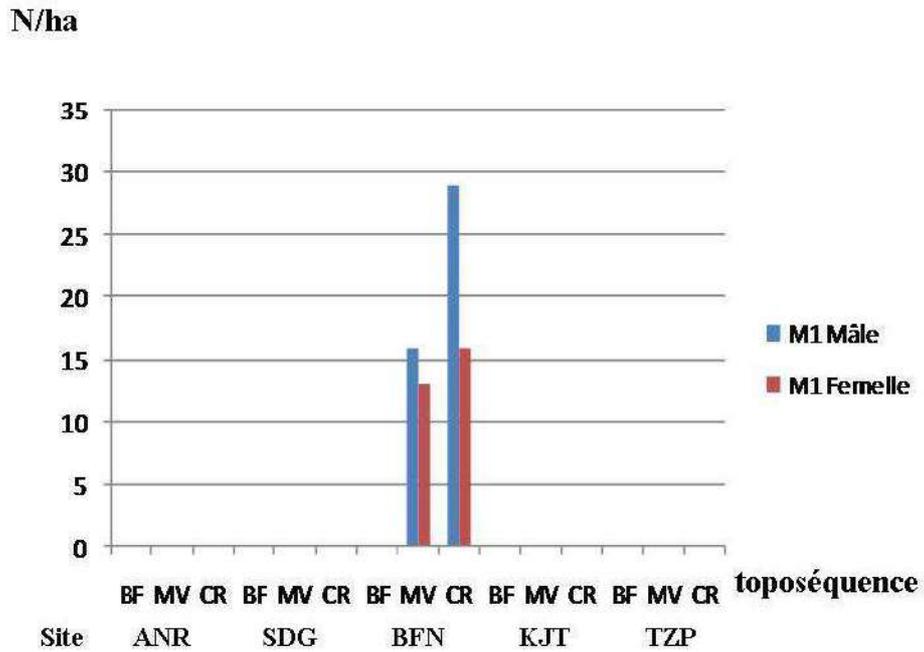


Figure 24. Abondance des pieds mâles et femelles de M1 suivant la toposéquence (BF : bas fond, MV : versant, CR : crête) par site.

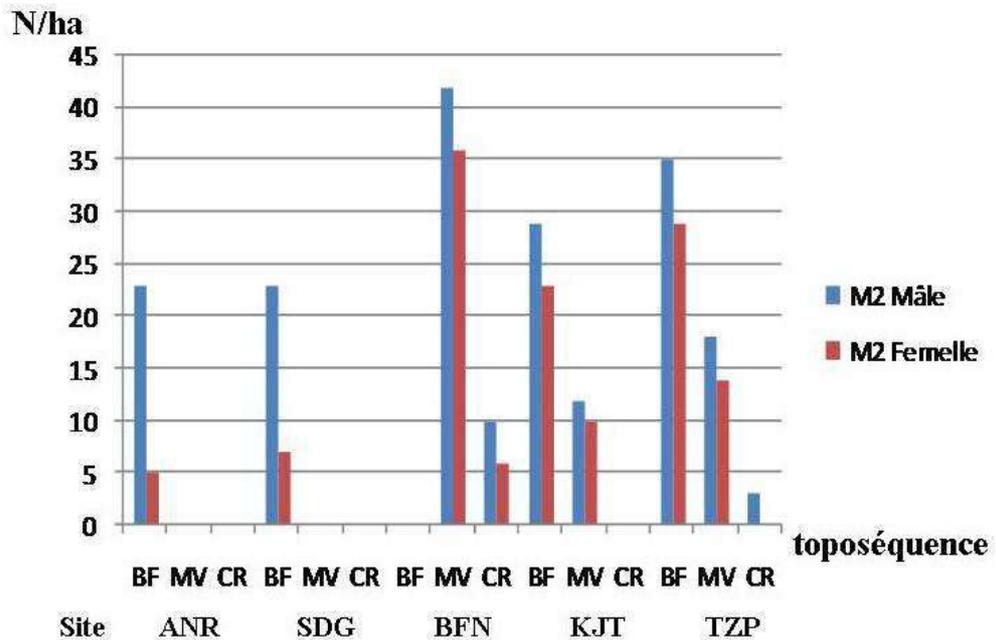


Figure 25. Abondance des pieds mâles et femelles de M2 suivant la toposéquence (BF : bas fond, MV : versant, CR : crête) par site.

En ce qui concerne l'abondance de M3 par site par toposéquence (Figure 26), les pieds matures ont été localisés dans les bas fonds (BF) et sur les versants (MV). Ils occupent uniquement les bas fonds à Anorana et à Sandrangato. Les individus matures,

aussi bien mâles que femelles sont plus abondants dans les bas fonds que sur les versants. Ces distributions révèlent que M3 a plus d'affinité avec les bas fonds et les versants.

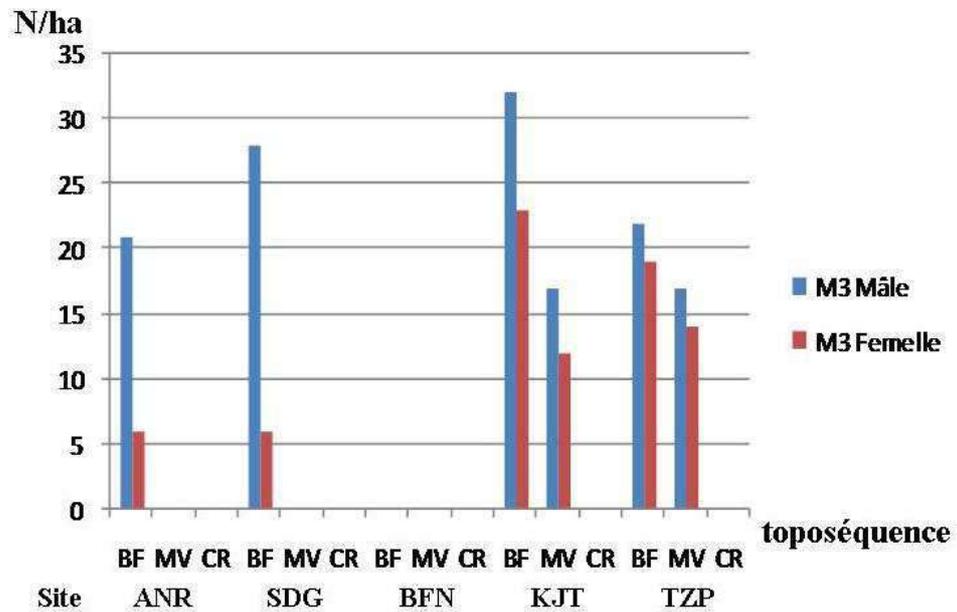


Figure 26. Abondance des pieds mâles et femelles de M3 suivant la toposéquence (BF : bas fond, MV : versant, CR : crête) par site

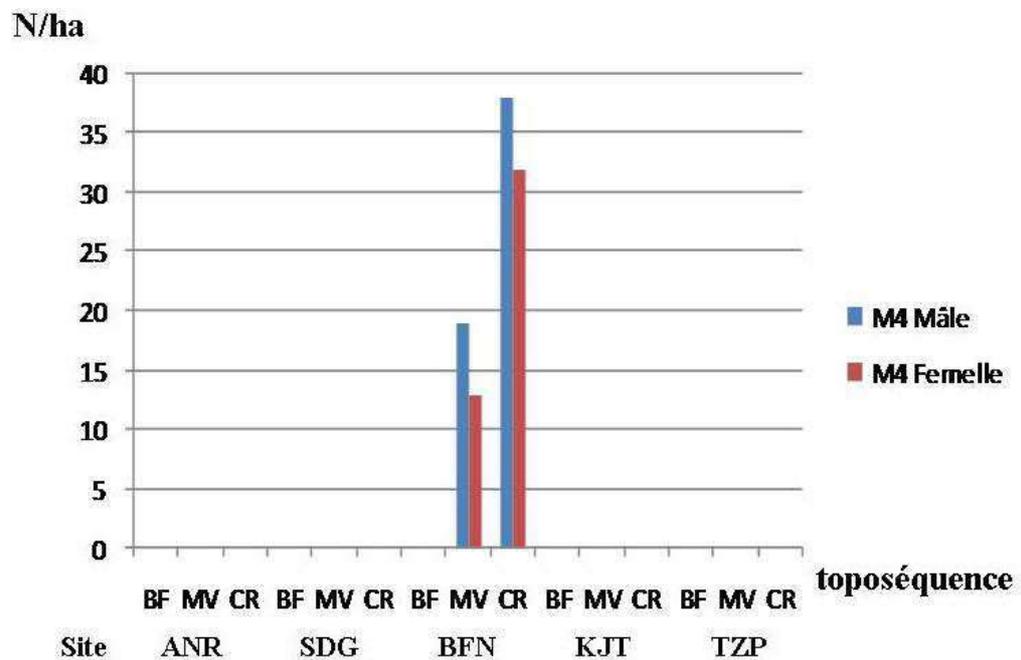


Figure 27. Abondance des pieds mâles et femelles de M4 suivant la toposéquence (BF : bas fond, MV : versant, CR : crête) par site.

Quant à l'abondance de M4 suivant la toposéquence (Figure 27). Les crêtes (CR) abritent plus d'individus matures par rapport aux versants. L'abondance sur les

crêtes représente quasiment le double de celle sur les versants. Ce morphotype a alors plus d'affinité avec les crêtes.

Les individus matures de M1 et M4 sont plus abondants sur les crêtes. Ils sont plus conséquents dans les bas fonds pour M2 et M3. Ces résultats renseignent sur l'influence de la toposéquence sur l'abondance des pieds matures de *Tsiperifery*. L'affinité par rapport à un niveau de la toposéquence n'est pas similaire pour les 4 morphotypes.

Pour le sex ratio (SR) des morphotypes par site suivant la toposéquence (Tableau 36), il ne semble pas être affecté par la toposéquence. Les SR des morphotypes au sein d'un même toposéquence dans chaque site sont sensiblement égaux. De même, la variation de ceux d'un même morphotype au sein d'un même site est très faible. Pour les morphotypes répertoriés à Beforona (M1, M2 et M4), le sex ratio sur les crêtes (CR) et les versants (MV) varie de 1/2 à 1/1 (0,6 à 0,9). Il est de 0,7 à 0,8 pour M2 et M3 à Kianjavato. Quant aux morphotypes de Tsiazompaniry (M2 et M3), il est de 1/1 (0,8 et 0,9) dans les bas fonds et sur les versants contre 0/1 sur les crêtes à cause de l'absence de pieds femelles sur cette partie de la toposéquence.

Tableau 36. Sex ratio des morphotypes de *Tsiperifery* suivant la toposéquence (BF : bas fond, MV : versant, CR : crête) par site.

Site	Toposéquence	Morphotype			
		M1	M2	M3	M4
Anorana	BF	-	0,3	0,2	-
	MV	-	-	-	-
	CR	-	-	-	-
Sandrangato	BF	-	0,3	0,3	-
	MV	-	-	-	-
	CR	-	-	-	-
Beforona	BF	-	-	-	-
	MV	0,8	0,9	-	0,7
	CR	0,6	0,6	-	0,8
Kianjavato	BF	-	0,8	0,7	-
	MV	-	0,8	0,7	-
	CR	-	-	-	-
Tsiazompaniry	BF	-	0,8	0,9	-
	MV	-	0,8	0,8	-
	CR	-	0,0	-	-

Ces résultats renseignent que la toposéquence influe plus sur l'abondance des pieds matures et moins sur le sex ratio des morphotypes de *Tsiperifery*. En se référant à l'abondance, l'affinité par rapport à un niveau de la toposéquence est différente pour chaque morphotype.

Ces résultats sur l'influence des paramètres écologiques sur l'abondance et sex ratio de *Tsiperifery* montrent que la présence d'activité d'exploitation a le même impact sur les populations de M2 et M3. Elle diminue l'abondance des pieds matures et modifie le sex ratio des morphotypes en faveur des pieds males. L'altitude n'influe pas sur l'abondance et le sex ratio.

Les résultats obtenus sur la phytosociologie de *Tsiperifery* et sur la variation de sa structure démographique en fonction des morphotypes et des paramètres stationnels tendent à montrer que les diversités écologiques observées au sein de la population de *Tsiperifery* ne sont pas liées à la diversité morphologique. Aussi, sur les 5 paramètres écologiques considérés (espèces tutrices, espèces compagnes, exploitation, altitude, toposéquence) la différence qui constitue des conditions écologiques qui permettent de distinguer les morphotypes est liée à leur affinité par rapport à un niveau de la toposéquence. M2 et M3 sont plus abondantes dans les bas fonds alors que M1 et M4 ont été rencontrés uniquement sur les crêtes.

4. DISCUSSION

4.1. Tuteurs des lianes de *Tsiperifery*

4.1.1. Diversité des tuteurs chez les morphotypes de *Tsiperifery*

Les résultats de cette étude ont montrés que les lianes de M2 et de M3 utilisent différents types de tuteurs : espèces arborescentes, arbres, rochers et bois morts. Ce résultat est conforme avec les résultats trouvés par d'autres auteurs :

- Les plantules de *Tsiperifery* peuvent grimper sur tout type de tuteur : troncs d'arbres vivants ou morts ou arbrisseaux, fougères arborescentes, rochers,...Les *Tsiperifery* sont appelés « Tsivirombato » qui signifie littéralement « liane des rochers » dans la région de Fianarantsoa parce qu'il y a beaucoup de lianes qui poussent sur des rochers dans cette zone (Touati, 2012).

- Dans les bas fonds de la forêt de Tsiazompaniry, 58 lianes de *Tsiperifery* par hectare, tout âge confondu, ont été rencontrées sur des bois morts (Razafimandimby, 2011).
- Pour la plantation du poivre noir (*P. nigrum*), l'utilisation de tuteurs morts comme le bois ou pilier en béton est très courante (La voix du Paysan, 2010).

4.1.2. Diversité des espèces tutrices des morphotypes de *Tsiperifery*

D'après les résultats de cette étude, la composition floristique des espèces tutrices de *Tsiperifery* varie d'un site à un autre mais elles sont aussi diversifiées dans les uns que dans les autres. Les inventaires des espèces tutrices de *Tsiperifery* en 2009 à Tsiazompaniry ont sortis 55 espèces regroupées dans 32 familles (Razafimandimby, 2011). Ce résultat se rapproche de la composition floristique de M3 (53 espèces avec 29 familles) et est assez écarté de celle de M2 (28 espèces réparties dans 17 Familles) dans les forêts de montagne dont fait partie la forêt de Tsiazompaniry. Cet écart peut être dû au fait que les inventaires de 2009 n'ont pas fait la distinction entre les deux morphotypes. De plus, les individus de M2 sont moins abondants dans les forêts de montagnes.

Il a été déduit de cette étude que les espèces tutrices potentielles de M2 et M3 sont des espèces arborescentes à écorces molles permettant la conservation de l'humidité. Ce résultat concorde avec les résultats des études antérieures sur le *Tsiperifery*. Selon Touati (2012), les plants fructifères sont majoritairement présents sur de grands tuteurs dont les écorces présentent des anfractuosités qui permettent une croissance plus rapide de la liane. De même, de tels caractères des espèces tutrices sont parmi les facteurs favorisant le taux de survie des plantules issues de bouturage réintroduites en forêt à Mandraka (Ramahavalisoa, 2016). *Peponiduim buxifolium*, *Bremeria trichophlebia* et *Buxus monticola* ont déjà fait partie des espèces tutrices potentielles de *Tsiperifery* inventoriés dans la forêt de Tsiazompaniry en 2009. Elles constituent respectivement 16%, 11% et 6% de la population des espèces tutrices de *Tsiperifery* (Razafimandimby, 2011).

En se référant à la liste de taxa dominantes dans les forêts humides donnée par Moat et Smith (2007), la plupart des espèces tutrices potentielles de *Tsiperifery* y figurent. C'est le cas de *Symphonia*, *Diospyros*, *Uapaca*, *Cryptocarya*, *Tina*, *Ilex mitis*, *Ophiocolea*, *Cyathea*, *Croton*, *Ficus*, *Pittosporum*, *Pauridiantha*, *Pandanus*,

Oncostemum, *Canthium* et *Bremeria*. Des études plus localisées stipulent que les espèces tutrices potentielles des morphotypes de *Tsiperifery* font parties des espèces abondantes dans les bas fonds, les habitats privilégiés de M2 et M3. *Bremeria trichophlebia*, *Buxus monticola*, *Peponidium buxifolium*, sont parmi les 5 espèces plus abondantes dans la forêt de Tsiazompaniry avec une abondance respectivement de 86, 76, 72 et 60 pieds à l'hectare pour les individus de plus de 5cm de diamètre (Rabevohitra et al., 2011). *Cyathea decrescens* et *Cyathea melleri* sont très abondants dans les bas fonds et bas de pente dans la forêt de Mandraka (Rajaonera, 2008), de Zahamena (Rasolohery et Andriamiarisoa, 2006) et dans la RNI de Betampona (Armstrong et al., 2011). *Pandanus coniferoides* et *Cyathea melleri* sont parmi les espèces les plus abondantes dans les forêts des bas fonds de la partie nord du corridor Anjozorobe Angavo (Goodman et al., 2007).

Ces comparaisons ont montré que les espèces tutrices potentielles de *Tsiperifery* sont parmi les espèces les plus abondantes dans son habitat naturel. En conséquence, l'identification des caractères communs aux espèces tutrices potentielles de *Tsiperifery* dans cette étude ne permet pas d'affirmer que le choix des tuteurs est sélectif. En effet, il peut être déduit que les jeunes lianes rampant au sol grimpent sur les premiers tuteurs qu'elles rencontrent.

4.1.3. Diversité des espèces compagnes des morphotypes de *Tsiperifery*

Les compositions floristiques des espèces compagnes inventoriées par type de forêt dans cette étude sont moins diversifiées comparés aux compositions floristiques des habitats similaires (Tableau 37). La composition floristique de la forêt de Tsiazompaniry (FM) et de Sahafina (FBA) trouvé par Rabevohitra et al. (2011), de la forêt d'Anjozorobe Angavo (FM) par Goodman et al. (2007) Zahamena (FMA) par Andriamalala et al. (2010) sont largement plus diversifiées que celle des espèces compagnes de *Tsiperifery* dans l'ensemble des 3 types de forêt.

Ces différences surtout au niveau des espèces pourraient être interprétées comme une affinité des morphotypes de *Tsiperifery* par rapport aux espèces compagnes. Pourtant, elles peuvent être causées par les différences entre les tailles d'échantillonnage. En effet, nos résultats sont issus d'inventaires dans des cercles de 4m de rayon autour de 24 individus pour chaque morphotype soit dans environ 0,03 ha, alors que les autres études ont été réalisées sur une surface d'au moins 1ha. De

plus, les espèces compagnes très abondantes (ECTA) qui pourraient être considérées comme espèces compagnes préférentielles sont parmi les taxa les plus dominantes dans leurs habitats respectifs. En effet, toutes les ECTA identifiées pour les deux morphotypes figurent parmi la liste des espèces les plus abondantes dans les forêts humides citée dans l'Atlas de la végétation de Madagascar (Moat et Smith, 2007) sauf *Artocarpus sp.*, *Melia azedarach*, *Mangifera indica*, *Coffea sp1* et *Coffea sp2*. de Kianjavato (FBA). Ce sont des espèces introduites dans la station. Par exemple, le genre *Anthostema* est un élément retenu par Humbert et al. (1965) pour caractériser la forêt humide de basse altitude.

Tableau 37. Comparaison entre la composition floristique des espèces compagnes (EC) de *Tsiperifery* et des habitats similaires

Taxon	EC <i>Tsiperifery</i> (FBA, FMA, FM)		Tsiazompaniry (Rabevohitra et al., 2011)	Anjozorobe Angavo (Birkinshaw et al., 2007)	Sahafina (Rabevohitra et al., 2011)	Zahamena (Andriamalala et al., 2010)
	M2	M3				
Famille	42	41	53	108	58	50
Genre	87	82	87	297	138	86
Espèce	141	125	176	558	161	192

Néanmoins, les résultats de cette étude qui ont montré que la phytosociologie associée à M2 et M3 est classique dans leurs habitats naturels présentent des similarités avec d'autres espèces de *Piper*.

- Les espèces associées à *Piper betleoides*, une espèce endémique d'Arunachal Pradesh (Est de l'Himalaya Indien), appartiennent à 42 familles et 72 espèces (Hazarika et al., 2014). De même, sur la base de la diversité et de la fréquence des espèces associées, Hazarika et al. (2014) ont démontré que les espèces associées les plus abondantes sont parmi les espèces plus dominantes dans le site. Ces auteurs ont conclu que *Piper betleoides* ne présente pas une phytosociologie particulière.

- La flore associée à *Piper capense* dans le parc national de Kahuzi-Biega au Congo démocratique est dominée par des herbacées (Mangambu et al., 2010). Cette espèce est fortement répandue au niveau des trouées. En effet, la lumière favorise son expansion comme la plupart des espèces herbacées en forêt.

4.2. Abondance et sex ratio

4.2.1. Abondance et sex ratio chez les espèces dioïques

L'abondance et le sex ratio des morphotypes dans les sites non exploités représentent la structure démographique originale des individus matures. Les 4 morphotypes de *Tsiperifery* ont des sexes ratios équilibrés ou avec une légère prépondérance des pieds mâles (SR = 0,7 à 0,8). Des résultats similaires ont été identifiés pour d'autres espèces dioïques. L'évaluation du sex ratio chez 44 espèces dioïques de la Nouvelle Zélande par Delph (1999) a révélé que les pieds mâles sont en surnombres chez 25 espèces, le sex ratio est équilibré chez 13 espèces et les pieds femelles sont en prépondérance seulement chez 6 espèces. Le sex ratio de *Geniostoma borbonica* est équilibré (Humeau et al., 2006). Le sex ratio est en faveur des pieds mâles chez des espèces dioïques des zones tropicales humides de la famille des Rubiaceae, des Polygonaceae, des Sapindaceae (Opler et Bawa, 1978), des Lauraceae et des Ebenaceae (House, 1992), des Euphorbiaceae (Thomas et La Frankie, 1993) et des Siparunaceae (Nicotra, 1998). Le sex ratio des 4 morphotypes de *Tsiperifery* sont alors similaires aux sexes ratios de la plupart des espèces dioïques des zones tropicales humides. D'ailleurs, les sexes ratios biaisés en faveur des mâles sont caractéristiques des espèces dioïques pérennes. (Lloyd et al., 1977 ; Tsang A.C. et al., 2005 ; Diallo et al., 2006).

4.2.2. Conditions stationnelles influant sur l'abondance et le sex ratio de *Tsiperifery*.

Les résultats des analyses de la variation de l'abondance et du sex ratio en fonction des paramètres stationnels ont mis en exergue que l'abondance des pieds matures varie en fonction de la présence de l'exploitation de fruits et de la toposéquence. M2 et M3 sont plus abondants dans les bas fonds. Ces résultats concordent avec ceux trouvés à Tsizompaniry et dans le corridor forestier d'Anjozorobe Angavo. Les inventaires menés en 2011 dans la forêt de Tsizompaniry a recensé 250 individus semenciers à l'hectare dans les bas fonds, et aucun individu sur les crêtes et sur les versants (Razafimandimby, 2011). Dans le corridor Anjozorobe Angavo, *Tsiperifery* est surtout présent dans les fonds de vallée et les bas de pente. Il arrive cependant que quelques individus isolés soient exceptionnellement présents dans les trouées, chablis, en hauts de pente ou sur les crêtes (Touati, 2012). C'est le cas des 3 pieds mâles à l'hectare rencontrés sur les crêtes à Tsizompaniry.

L'analyse de la distribution des morphotypes suivant la toposéquence ont montré que M2 et M3 sont fréquente dans les bas fonds. Des cas similaires ont été identifié par Schnitzler et Arnold (2010) pour *Clematis vitalba*, *Vitis vinifera* et *Lonicera periclymenum*. Ce sont des phanérophytes des forêts méditerranéennes qui sont sensibles aux périodes de sécheresse et au manque de nutriments. Elles ne sont fréquentes qu'en forêt alluviale ou dans d'autres types forestiers, probablement en situation d'humidité locale de fond de vallon ou à proximité de sources (Schnitzler et Arnold, 2010). Les phanérophytes sont des lianes pouvant atteindre des dimensions conséquentes, en hauteur, longueur et diamètre. Par comparaison à ces descriptions, il peut être avancé que les morphotypes de *Tsiperifery* sont des phanérophytes. Leurs affinités aux bas fonds pourraient être liées à la disponibilité en eau et en nutriments.

En ce qui concerne l'impact de l'exploitation, la raréfaction des pieds constatée par les cueilleurs d'Ambongamarina (Benard et al., 2014) a été vérifiée dans cette étude par la diminution considérable du sex ratio dans les sites exploités. Elle témoigne également l'effet de l'utilisation de la méthode de collecte destructrice qui se pratique par la coupe de la liane et/ou du tuteur dans ces sites. De tels impacts sont similaires pour différentes espèces objets de méthodes de collecte destructive, à l'exemple de:

- *Garcinia lucida* (CLUSIACEAE) est une espèce dioïque des pentes et des bas-fonds humides des forêts peu perturbées du sud du Cameroun. L'écorce et la graine sont exploitées. Les pratiques de récolte de l'écorce tendent à éliminer les plus grands individus reproducteurs (Guedje et al., 1998)

- *Prunus africana* (ROSACEAE) est une espèce ligneuse exploitée pour son écorce. A Madagascar, la récolte abusive a irréversiblement ravagé des peuplements (BIODEV, 1999) et a conduit à l'inscription de cette espèce dans l'Annexe II de la CITES rendant son exploitation interdite (Touati, 2012)

- *Euphorbia intisy* (EUPHORBIACEAE) était la meilleure liane à caoutchouc de Madagascar. L'exploitation abusive entre 1891 et 1914 pour l'exportation de latex vers l'Europe a causé sa disparition (Danthu et al., 2016).

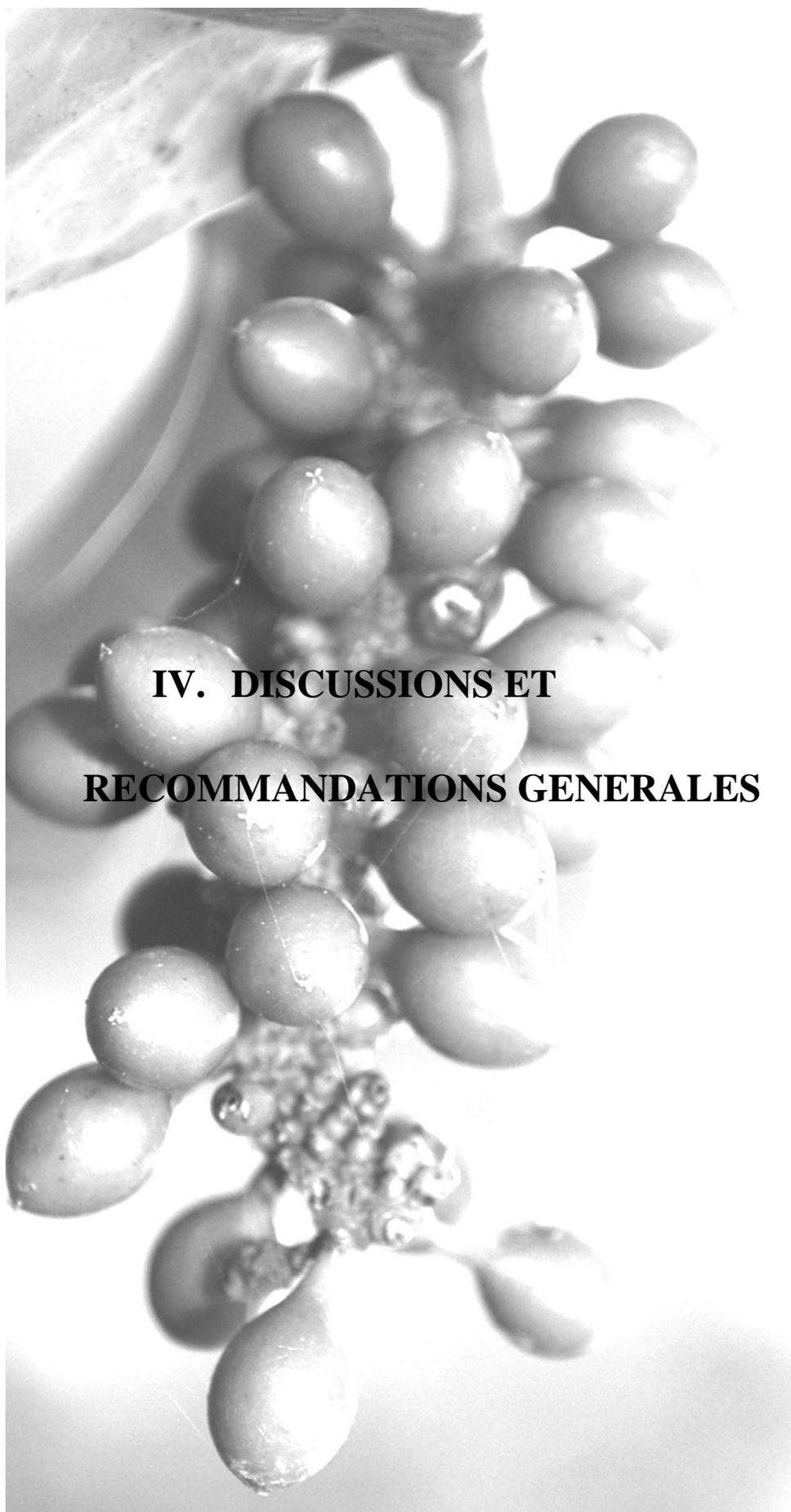
- *Mauritia flexuosa* (ARECACEAE) est un palmier des plaines péruviennes. L'abattage incontrôlé du palmier pour la cueillette de ses fruits a quasiment entraîné la disparition de cet arbre de valeur (Vasquez et Gentry, 1989).

5. CONCLUSION

Ce chapitre a pour objectif de caractériser les conditions stationnelles favorables à chaque morphotype de *Tsiperifery* à travers l'étude de la phytosociologie et l'étude de la structure de la population. L'étude de la phytosociologie a intégré les tuteurs et les espèces compagnes. Les tuteurs de M2 et M3 sont très diversifiés. Ce sont surtout des espèces ligneuses mais ils se servent aussi des tuteurs morts comme les rochers et les bois morts. Par rapport aux tuteurs vivants, aucune différence n'a été trouvée sur les compositions floristiques des 2 morphotypes. Ils croissent surtout sur des espèces arborescentes dont la structure des écorces permet une meilleure capacité de conservation de l'humidité. Quant aux espèces compagnes, leurs compositions floristiques sont similaires pour ces deux morphotypes sympatriques. Ce sont les espèces arborescentes les plus abondantes dans l'habitat naturel. Aussi, la phytosociologie n'est pas spécifique à chaque morphotype.

Quant à la structure démographique, 2 conditions stationnelles influent sur la structure démographique. La présence d'activité d'exploitation de *Tsiperifery* réduit nettement la taille des sous-populations mâle et femelle. L'impact est encore plus conséquent sur la sous-population femelle. M2 et M3 présentent une affinité aux bas fonds. Ils semblent être plus exigeants à la disponibilité en eau et aux nutriments, un caractère qu'ils partagent avec d'autres lianes phanérophytes. A Beforona, M1 et M4 sont plus abondants sur les crêtes. L'altitude n'influe pas sur la structure démographique de ces 2 morphotypes.

La distribution suivant la toposéquence est le seul critère écologique qui permet de dissocier les morphotypes de *Tsiperifery*. Les résultats obtenus dans cette étude constituent des informations très utiles à la gestion et valorisation durable de *Tsiperifery*. Ils renseignent sur le choix des tuteurs et les habitats favorables aux morphotypes ciblées par l'exploitation. Ces informations pourraient encore être plus précises si les sites d'étude étaient plus étendus.



**IV. DISCUSSIONS ET
RECOMMANDATIONS GENERALES**

1. DISCUSSIONS GENERALES

1.1. Vérification des hypothèses

Il a été démontré dans le premier chapitre que la diversité morphologique chez la population de *Tsiperifery* permet de les classer en 4 morphotypes sur base des descripteurs morphologiques, majoritairement qualitatives et qui sont repartis dans 2 grands groupes génétiques. Ainsi, l'hypothèse spécifique 1 qui suppose que « **la variabilité phénotypique au sein de *Tsiperifery* peut être caractérisée par des classes morphologiques et génétiques** » est alors vérifiée.

Le deuxième chapitre sur la diversité du cycle phénologique a révélé que le nombre de pics des phénophases et leurs durées permettent de diviser la population de *Tsiperifery* en 3 groupes. En conséquence, l'hypothèse spécifique 2 qui stipule que « **le cycle phénologique reproducteur de *Tsiperifery* varie d'un morphotype à un autre** » est partiellement acceptée.

Le dernier chapitre renseigne qu'aucune différence significative n'a pu être observée entre les conditions stationnelles des morphotypes, sauf par rapport à la toposéquence et que la variation du sex ratio n'est en aucun cas liée au morphotype. Ainsi, l'hypothèse spécifique 3 stipulant que « **les morphotypes sont caractérisés par des conditions écologiques différentes** » est vérifiée en partie.

Aussi, en réponse à la question de recherche « **Quels sont les critères qui permettent de caractériser la diversité phénotypique au sein de *Tsiperifery*?** », il peut être avancé que des critères morphologiques, génétiques, biologiques et écologiques permettent de caractériser la diversité phénotypique au sein de *Tsiperifery*. Cette étude a ainsi affiné les critères caractéristiques de la diversité naturelle au sein de *Tsiperifery* (Tableau 38).

Tableau 38. Critères caractéristiques de la diversité naturelle au sein de *Tsiperifery*

Diversité au sein de <i>Tsiperifery</i>	Morphologie	Génétique	Phénologie	Écologie
Critères	Feuille: Épaisseur et symétrie du limbe Fruit: longueur et forme des pédicelles, taille et forme des baies	ADN nucléaire ADN chloroplastique	Nombre et durée des phénophases	Distribution suivant la toposéquence

1.2. Caractéristiques intégrées des morphotypes

Le lien entre la diversité morphologique et la diversité génétique a été explicité dans le chapitre I. Les relations entre la diversité morphologique, le cycle phénologique et les paramètres stationnels ont été énumérées dans les chapitre II et III. Les classes morphologiques font ainsi le lien entre les différentes analyses réalisées.

Sur le plan morphologique, M2 et M3 diffèrent par l'épaisseur du limbe foliaire et par la forme de leur baie. Du point de vue génétique ils appartiennent au même clade que ce soit sur base des régions nucléaires ou des régions chloroplastiques. Dans les mêmes conditions environnementales, les saisons (mois) de chaque phénophase du cycle reproducteur des individus femelles et mâles de M2 et de M3 sont similaires. En termes de distribution suivant la toposéquence, ces 2 morphotypes sont très abondantes dans les bas fonds.

M1 se distingue facilement des 3 autres morphotypes par son limbe foliaire presque coriace à base symétrique, et ses pédicelles courts enflés à la base. Il possède des grosses baies ovoïdes comme M4. Les pics de floraison et de fructification de M1 s'étalent presque toute l'année. Il n'a été recensé que sur les crêtes de Beforona.

M4 a des feuilles à base dissymétrique comme M2 et M3 mais plus épaisses. Ses baies sont grosses et ovoïdes portées par des pédicelles droits. Il ne présente qu'un pic alterné d'une année. Ce rythme de la phénologie reproductrice de M4 est pourtant à vérifier car, comme mentionnée dans les limites d'étude, la durée des suivis phénologiques de 2 ans n'a pas permis de faire une répétition du suivi de la phénologie reproductrice. Il n'a été rencontré qu'à Beforona et est abondant sur les crêtes. De plus, les résultats des analyses génétiques révélant un conflit sur la position de M4 a montré l'avantage de la complémentarité entre analyses morphologiques et génétiques comme stipulé par Souza et al. (2005). Mais cette affirmation est limitée par le nombre assez faible d'échantillons analysés (cf limites de l'étude).

Les groupes M2 - M3 et M1 issus de la classification génétique sont ainsi gardés au niveau de la phénologie et écologie. Ce résultat concorde avec les résultats de Bornstein et al. (2014) sur *Piper abajoense* et *P. claseanum*. Ces deux espèces sympatriques des Antilles, morphologiquement proches diffèrent significativement par le décalage de leur période de floraison et de fructification (Bornstein et al., 2014). Aussi, la variation du cycle phénologique chez *Tsiperifery* est plus liée à la diversité génétique qu'à la diversité

morphologique. Elle est conditionnée par l'interaction entre diversité génétique et diversité des paramètres écologiques.

L'approche axée sur la caractérisation multicritère ou caractérisation intégrée est une approche très utilisée dans plusieurs domaines en ce qui concerne les ressources phytogénétiques. En agronomie, elle est utilisée pour mieux comprendre la conception de systèmes de grande culture biologiques (Fontaine et al., 2012), pour concevoir des systèmes de culture performants (Achard et al., 2010). En aménagement forestier, elle peut servir pour la définition des zones prioritaires de conservation, l'élaboration d'un réseau de réserves forestières intégrales et l'estimation de l'effet écologique de scénarios de transformation d'habitats forestiers (De Warnaffe et Devillez, 2002).

Pour la gestion durable d'une espèce / ressource précise, comme dans le cas de cette étude, plusieurs études ont utilisées cette approche :

- Pour le *Tsiperifery* (*Piper spp.*) de la forêt de Tsiazompaniry, l'étude de Razafimandimby (2011) s'est basée sur la structure démographique, la distribution et l'utilisation de la plante.
- Pour 10 espèces de *Piper* (*P. betleoides*, *P. attenuatum*, *P. betle*, *P. longum*, *P. mullesua*, *P. lonchites*, *P. attenuatum*, *P. arunachalensis*, *P. nirjulianum*, *P. mullesua*, *P. thomsonii*.) du Nord Est de l'Inde, l'étude de Chanchal et al. (2015) a été axée sur la relation entre la morphologie et la génétique.
- Pour les bois précieux du genre *Dalbergia* dans la région de MaMaBaie, Madagascar, Razafintsalama (2016), s'est basé sur les critères écologiques, génétiques et physiologiques des espèces.
- Pour *Ixora margaretae*, une espèce symbolique et menacée des forêts sclerophylles de la Nouvelle Calédonie, Verhaegen et al. (2012) ont utilisé des analyses écologiques, phénologiques et génétiques.

Ainsi, beaucoup de critères caractéristiques des plantes sont liés à leur gestion et valorisation durable. Le choix de ces critères dépend de l'espèce et de l'objectif à atteindre.

D'autres critères non considérés dans cette étude pourraient également permettre de caractériser la diversité phénotypique. C'est le cas de la composition chimique. Toutes les espèces de *Piper* contiennent de la pipérine, c'est d'ailleurs étroitement rattaché au nom du genre « *Piper* ». Des études ont mis en évidence les liens entre la diversité spécifique et la diversité de la composition chimique chez des espèces de *Piper* (Mundina et al., 1998 ; Santos et al., 2001 ; Dyer et Palmer, 2004, Salazar et al., 2016). Les résultats provisoires

sur *Tsiperifery* tendent à montrer que la composition chimique des huiles essentielles est liée aux morphotypes (Rambolarimanana, 2014 ; Andrianoelisoa et al., 2017). Il est fort probable que les caractéristiques organoleptiques soient liées à la diversité phénotypique sachant que la préférence des exportateurs pour les *Tsiperifery* “petites baies” qui regroupent M2 et M3 reposent sur le goût. En ce qui concerne la multiplication par bouturage, les 4 morphotypes ne présentent pas le même taux de réussite. Pourtant, c’est surtout la durée entre le prélèvement des boutures et la mise en terre qui est le plus influant (Rafitoharison, 2016). Cette méthode de multiplication par bouturage permet de maîtriser la production de plants femelles pour la restauration du sex ratio ou l’enrichissement en pieds productifs, donc une meilleure gestion et valorisation de cette liane endémique de Madagascar.

1.3. Structure démographique de *Tsiperifery* et sa gestion durable

Cette étude a montré que la structure démographique, notamment le sex ratio ne varie pas en fonction des morphotypes ni des groupes génétiques. Il est surtout déséquilibré par l’exploitation des fruits au désavantage des pieds femelles. Ce résultat confirme la raréfaction des pieds femelles dans les sites exploitées constatée par les cueilleurs et les collecteurs (Bénard et al., 2015 ; Razafimandimby et al., 2017). Pourtant, d’autres raisons peuvent être invoquées pour énumérer la prépondérance des pieds mâles chez les espèces dioïques (Allen et Antos, 1993 ; García et al., 1995) :

- des taux de croissances différents pour les deux sexes, les mâles ayant généralement des taux plus élevés que les femelles
- chez les espèces ayant une reproduction végétative, des coûts différents attachés à la reproduction sexuée limiteraient la croissance végétative, conduisant à un sex ratio biaisé des drageons
- de différences de maturités reproductives et de fréquence de floraison entre les 2 sexes, les mâles étant plus précoces et fleurissent aussi souvent
- une ségrégation spatiale des 2 sexes due à une différenciation de niches écologiques
- un taux de mortalité différent chez les gamètes mâles et femelles.

Les résultats de cette étude ont mis en exergue la raréfaction des pieds femelles de M2 et M3 dans les sites exploités. Ils montrent que les populations femelles sont triplement vulnérables par rapport aux populations mâles :

- Comme pour la plupart des espèces dioïques pérennes, les sexes ratios des populations intactes des morphotypes de *Tsiperifery* sont déséquilibrés en faveur des mâles (Lloyd et al., 1977 ; Tsang A.C. et al., 2005 ; Diallo et al., 2006).
- La dioécie au sein de *Tsiperifery* fait que ce sont uniquement les pieds femelles qui sont ravagés par la collecte de fruits.
- Grace à la multiplication végétative qui est fréquente et très développée chez le genre *Piper* (Greig et Mauseth, 1991; Souza, et al., 2009), l'élimination des pieds femelles fructifères réduit le potentiel de régénération des pieds mâles et femelles par voie sexuée et diminue considérablement le potentiel de régénération des pieds femelles par voie asexuée.

Ces résultats interpellent tous les acteurs de la filière *Tsiperifery* sur le danger de la méthode de cueillette qui consiste à couper les pieds fructifères. Cette pratique pourrait aboutir à la disparition des pieds femelles. La reproduction par voie végétative assure la régénération des pieds mâles. La disparition des pieds mâles n'est pas alors à craindre. En effet, les actions en vue de la gestion durable de la ressource en *Tsiperifery* devraient tenir compte de la diversité biologique liée au dimorphisme sexuel, à la diversité morphologique et à diversité génétique.

1.4. Limites de l'étude

1.4.1. Limites sur l'échantillonnage

La conduite de cette étude a été limitée par des problèmes d'échantillonnage. Dans le dispositif d'échantillonnage qui a amené à choisir les sites d'étude, les forêts littorales n'ont pas été représentées alors qu'elles font parties de l'aire naturelle de distribution de *Tsiperifery* (cf Carte 1). La cause de ce problème est surtout d'ordre financier : nous avons été contraintes de choisir des sites d'études proches d'Antananarivo. Ce choix est en effet, imposé par le fait que la conduite de cette étude a nécessité de fréquentes missions de terrain (collectes de données pour la morphométrie, supervisions des suivis phénologiques, inventaires). Néanmoins, les sites choisis ont des conditions écologiques et des modes de gestion diversifiés (cf Tableau 3), nous permettant de tenir compte de l'influence de l'altitude et de la toposéquence sur la diversité morphologique, génétique, phénologique et

écologique et d'évaluer l'impact de l'exploitation des fruits sur la structure démographique de la population de *Tsiperifery*. Les bassins de collecte traditionnels (Angavo : Anorana et Ankay : Sandrangato) ont été choisis pour représenter les sites exploités (cf Carte 1).

589 observations soit 5,29% sont encore manquantes sur les données issues de la morphométrie malgré que les collectes aient été effectuées pendant les périodes de floraison et de fructification. En effet, les observations ont été effectuées à des périodes différentes. Cela pourrait impacter sur leurs valeurs surtout pour les mensurations. En fait, la morphométrie a été réalisée sur des échantillons frais vu qu'il s'avère très difficile d'évaluer des caractères des fleurs sur des spécimens d'herbier (Trelease et Yuncker, 1950 ; Burger, 1971). C'est d'ailleurs la cause de l'abandon de la clé d'identification de De Candolle par les récentes études taxonomiques sur le genre *Piper*. La taille minuscule des fleurs apparemment uniformes constitue déjà un véritable défi pour le développement d'une classification infragénérique (Jaramillo et Manos, 2001).

Pour les analyses génétiques, l'insuffisance des échantillons en termes de nombre d'individus et de distribution pourrait limiter les résultats. D'ailleurs, l'insuffisance d'échantillonnage a été évoquée par Souza et al. (2005) pour expliquer l'origine du conflit entre les résultats des phylogénies nucléaires et chloroplastiques.

De plus, quelques individus marqués pour le suivi phénologique ont été abattus en cours d'étude. Ce cas a été principalement rencontré dans les sites hors des stations de FOFIFA (Anorana, Tsiazompaniry et Sandrangato).

1.4.2. Insuffisance de la littérature scientifique sur le genre *Piper*.

La plupart des recherches axées sur *Tsiperifery* sont en cours à l'exception des travaux très préliminaires ou partiels de Razafimandimby (2011), Touati (2012), Ratsaraefatrarivo (2012), Levesque (2012) ou Weil et al. (2014) (Razafimandimby et al., 2017). L'insuffisance des connaissances scientifiques sur *Tsiperifery* n'a pas seulement handicapé sa gestion durable, elle a aussi affecté la conduite de cette étude. En effet, la rareté de la littérature scientifique sur cette ressource a induit des difficultés lors de la conduite de cette étude, entre autre :

- sur le choix des dispositifs d'échantillonnage,
- sur la programmation des missions de collectes de données,
- dans la recherche de références scientifiques pour discuter les résultats obtenus.

C'est la raison pour laquelle les références utilisées pour discuter les résultats sont souvent des travaux menés sur des *Piper* à l'étranger et parfois même sur d'autres espèces similaires (lianes, PFNL).

1.4.3. Étude de la diversité du cycle biologique partiel

Dans cette étude, la caractérisation de cycle biologique n'a pas pu être effectuée intégralement malgré que le manque d'informations scientifiques sur la biologie ait été identifié parmi les problèmes qui devraient être résolus dans un objectif de gestion durable de *Tsiperifery*. Elle a été rapportée à l'étude de la diversité du cycle phénologique. La raison en est que le temps imparti à cette recherche n'a pas permis de réaliser une étude complète du cycle de développement étant donné que *Tsiperifery* fait partie des plantes forestières qui sont caractérisées par un long cycle biologique nécessitant un temps d'évaluation conséquent (Cateau et al., 2015). En exemple, l'étude du cycle biologique de *Piper borbonense* de la Réunion entamé depuis 2008 par le CIRAD à la Réunion n'est pas encore achevé jusque ici (<http://arbres-reunion.cirad.fr/>).

Néanmoins, la caractérisation de la diversité du cycle phénologique est une composante importante de la diversité biologique si l'on se réfère aux problèmes majeurs de la filière *Tsiperifery*. En fait, Touati (2012) et Levesque (2012) ont identifié que l'instabilité de l'offre en *Tsiperifery* et la mauvaise qualité des produits, notamment l'hétérogénéité de la maturation des fruits sont liées au cycle phénologique de la plante. Pourtant, la durée du suivi phénologique de 2 années n'a pas été suffisante pour déterminer si la phénologie reproductrice de M4 est bisannuelle ou irrégulière.

Malgré les limites auxquelles la conduite de cette recherche a fait face, la caractérisation de la diversité au sein de *Tsiperifery* a pu être effectuée suivant une démarche méthodologique intégrant différentes définitions de la diversité biologique : morphologie, génétique, cycle phénologique et écologie. Par ailleurs, la rareté des littératures sur *Tsiperifery* témoigne de l'originalité de cette étude en tant que première étude scientifique visant à caractériser la diversité au sein de *Tsiperifery*.

2. RECOMMANDATIONS

2.1. Recommandations et perspectives de recherche

Les lacunes en matière de connaissances scientifiques sur *Tsiperifery* sont nombreuses (Razafimandimby et al., 2017). Mais par rapport aux résultats obtenus dans cette étude et en vue de la valorisation durable de *Tsiperifery*, 5 recommandations et perspectives de recherche ont été identifiées.

2.1.1. Identification de critères distinctifs sur les feuilles juvéniles

Des études en vue de l'identification du sexe et des morphotypes sur les individus juvéniles devront être effectuées. Elles devraient amener à distinguer le sexe et le morphotype d'un pied juvénile de *Tsiperifery* ie un individu pourvu uniquement de feuilles cordiformes. En effet, les résultats de cette étude ont montré que le sexe et le morphotype peuvent être distingués seulement sur bases des organes reproducteurs. En conséquence, l'étude de la structure de la population a été rapportée à l'évaluation du « tertiary » sex ratio. Ces résultats sont exploitables pour les identifications botaniques sur des spécimens d'herbiers qui sont à priori issus de rameaux fertiles. Pourtant, l'identification du sexe et des morphotypes est importante dans les cas d'études relatives à la structure démographique et à la régénération naturelle. En plus, les études de Rafitoharison (2016) ont montré que les boutures issues de rameaux du houppier présentent un faible taux de reprise (5%) par rapport aux boutures issues des jeunes tiges à feuilles juvéniles (43%). Par conséquent, l'identification des individus juvéniles est incontournable pour une démarche vers la domestication. En effet, la collecte de boutures doit cibler des jeunes individus femelles des morphotypes à petites baies (M2 et M3).

Cette identification des individus juvénile ne concerne pas M1 qui possède des feuilles de tige de forme elliptique. Les feuilles de tige de M2, M3 et M4 sont cordiformes. Des variations sont observables au niveau de l'épaisseur, de la taille, de la pubescence, nervation mais on ne sait pas encore si ces variations sont liées au sexe, aux morphotypes ou aux conditions écologiques de la plante.

2.1.2. Résolution du conflit concernant M4 sur le plan génétique

Pour définir la position de M4, les quatre approches suivantes sont envisageables :

- en matière de phylogénique, il serait intéressant d'utiliser d'autres marqueurs moléculaires en vue de comparer et/ou d'ajouter les informations apportées par ces différents marqueurs moléculaires (Hughes et al., 2002),

- en matière d'échantillonnage, il faut envisager d'augmenter l'échantillonnage en termes de nombre d'espèces mais également en termes de nombre de caractères étudiés (marqueurs génétiques). Aussi, l'extension de l'échantillonnage dans d'autres sites où sont présents ces 3 morphotypes et/ou M1 et M4 est à envisager.
- la vérification si M4 produit des individus viables par voie sexuée selon la définition d'un hybride selon (Hutchinson, 1968). Dans l'optique d'une expérimentation en milieu contrôlé, cette approche est encore actuellement limitée par le fait que les essais sur la multiplication par voie sexuée pour *Tsiperifery* (semis de graine) a donné un taux de reprise nul quelque soit les morphotypes considérés (Andrianoelisoa et al., 2017). Ce ci étant, des recherches en vue de la mise au point de la méthode de multiplication par voie sexuée s'avère nécessaire.
- en se focalisant encore sur la théorie du croisement, l'étude du cycle phénologique reproducteur pourrait apporter des informations considérables car il affecte le succès reproducteur des espèces (Potter & Klooster 1999 ; Sitchet al., 2003 ; Jolly et al. 2004 ; Rotzeret al., 2004). En effet, la détermination des périodes de maturation des pollens et des ovules des 2 parents (dans notre cas M1 et M4) peut également être un indicateur pour vérifier l'hypothèse de l'hybridation. Mais cette approche est également conditionnée par la durée de vie des pollens.

2.1.3. Révision taxonomique des *Piper* de Madagascar et de l'Océan Indien

La révision taxonomique des poivres sauvages de Madagascar s'avère être nécessaire. En effet, comme vu dans la discussion du chapitre I, la confrontation des descriptions des morphotypes avec les clés d'identification des anciennes classifications taxonomiques sur les *Piper* de Madagascar (De Candolle, 1923 et Manjato et al., 2010) rapportent M1 à *Piper pachyphyllum*. L'endémicité de cette espèce mentionnée dans les travaux antérieurs de classification a été soutenue par les résultats des analyses génétiques. Par contre, des contrastes ont été observés pour M2, M3 et M4. Le cas de M4 peut s'expliquer l'insuffisance de zone d'observation, comme mentionné dans les limites de l'étude, et surtout par la forte probabilité qu'il s'agit d'un hybride. M2 et M3 sont rapportés à *P. borbonense* et à d'autres nouvelles espèces proposées par Manjato et al. (2010). Pourtant, les analyses génétiques ont montrées que les morphotypes de *Tsiperifery* sont différents de *P. borbonense*.

L'extension de la révision taxonomique aux *Piper* de l'Océan Indien mettraient les points sur l'endémicité de *Tsiperifery* à Madagascar et celle de *P. borbonense* à l'île de la Réunion. Elle renseignera aussi sur le *P. borbonense* des Comores (Soidrou et al., 2014) et dans les autres îles, si elle correspond à *Tsiperifery* ou à *P. borbonense* de la Réunion ou à d'autres nouvelles espèces.

Sur le plan méthodologie, les classes morphologiques obtenues dans cette étude sont les premières à être soutenues par des analyses statistiques et génétiques. La sélection des descripteurs distinctifs vérifiée avec des tests statistiques renforce la scientificité de cette approche. De même, les analyses génétiques seraient alors indispensables pour appuyer la classification morphologique. D'ailleurs, les informations apportées par les analyses génétiques sont d'un appui conséquent en révision taxonomiques (Souza-Chies et al., 2005). Les caractéristiques écologiques et phénologiques pourraient également constituer des critères distinctifs. En effet, la démarche méthodologique utilisée dans cette étude pourrait être adoptée pour la révision taxonomique des *Piper* de Madagascar ou de l'Océan Indien. Elle peut également être appliquée sur d'autres espèces. Pourtant, l'étude a été limitée par l'étendu de la zone d'étude. En effet, l'extension de la zone d'étude, notamment dans les parties Nord (régions Diana et Sava) et Sud (régions Atsimo Atsinanana et Anosy) et dans les forêts littorales de Madagascar représentera mieux les aires naturelles de distribution de *Tsiperifery*.

D'autres méthodes de caractérisation de la diversité des pollens (palynologie), de l'architecture des feuilles et des tissus (anatomie) et de la composition chimique de la plante (phytochimie) peuvent également être utilisées pour vérifier la classification.

2.1.4. Valorisation des connaissances sur la phénologie et poursuite des suivi-phénologiques

Les résultats de la caractérisation de la diversité du cycle phénologique sont aussi des informations importantes pour la conduite de recherches sur *Tsiperifery*. Dans le cadre de la recherche pour la domestication, la collecte de boutures pour la production de plants en pépinière doit se faire entre la fin de fructification et le début de floraison de chaque morphotype : au mois de Décembre pour M1, aux mois d'Août, de Février et de Mars pour M2 et M3. En fait, en dehors des périodes de reproduction toute l'énergie de la plante est détournée vers la croissance végétative c'est-à-dire vers l'enracinement et le bourgeonnement (Périlleux, 2008), ce qui pourrait en effet améliorer le taux de reprise des

boutures. Les travaux de recherche ayant besoin de distinguer le sexe des individus (évaluation du sex ratio par exemple) sont à faire durant les périodes de pics de floraison.

Les informations sur la phénologie constituent alors des bases importantes pour la valorisation et la gestion durable des espèces. Pourtant, la valorisation de ces informations pour le cas de *Tsiperifery* est encore limitée. Les suivis n'ont duré que 2 ans et ont été faits mensuellement à cause du manque de moyen lié à la difficulté d'accessibilité des sites d'étude. Or, de longues séries d'observations sont indispensables pour bien cerner les mécanismes qui gouvernent actuellement les différentes phases phénologiques des espèces. Elles le sont plus encore pour comprendre et « prédire », dans la mesure du possible, la réaction des écosystèmes forestiers aux variations du climat déjà observées et prévues pour l'avenir (Lebourgeois, 2006). Les suivis devraient donc être poursuivis au-delà de la durée de cette recherche.

2.1.5. Etude de la distribution des morphotypes

Des études axées sur la distribution des morphotypes devraient être entamées. En effet, en vue de la mise en place de plan de gestion durable, les pressions pesant sur chaque morphotype sont différentes. Par exemple, les morphotypes à petites baies (M2 et M3) sont les plus ciblés par la collecte pour l'exportation des fruits. Les cartographies de la distribution de *Tsiperifery* (Razafimandimby, 2011 ; Raherinjatovoarison, 2017) n'ont pas considéré la diversité morphologique et génétique. Elles s'agissent de la détermination des niches écologiques favorables aux *Tsiperifery* sur base des paramètres climatiques, de l'altitude et de la présence de couverture forestière. Cette étude a montré que la distribution des morphotypes varie en fonction de l'altitude. Sur les trois types de forêts considérés, M1 et M4 ont été rencontrés uniquement dans les forêts de moyenne altitude. Ainsi, la modélisation de la niche écologique de *Tsiperifery* devrait désormais tenir compte de la diversité morphologique jusqu'à ce que la classification taxonomique soit validée. Aussi, les spécimens d'herbier utilisés pour la modélisation devraient être classés selon les classes morphologiques (morphotypes). De plus, de telle carte servira de base pour l'échantillonnage en vue de la révision taxonomique. Enfin, des vérifications sur terrain seront nécessaires pour aboutir à une cartographie de la distribution des espèces *Tsiperifery* à Madagascar. Cette dernière constitue une information scientifique incontournable pour la gestion durable des ressources génétiques de *Tsiperifery*.

Les lacunes de connaissances scientifiques sur *Tsiperifery* touchent différents domaines scientifiques étant donné que les études axées sur cette ressource sont encore

rare et assez récentes (Razafimandimby et al., 2017). En effet, la recherche a encore beaucoup à apporter.

2.2. Recommandations et perspectives pour la gestion et la valorisation durable de *Tsiperifery*

Les PFNL peuvent être récoltés sans provoquer de perturbation de l'environnement forestier (Lebel, 2008). Leurs exploitations constituent une option écologique de développement économiquement acceptable, qu'elle permettrait une meilleure prise en considération de la biodiversité et de sa conservation (Arnold et al., 2001). En effet, la gestion et la valorisation durable de *Tsiperifery* est faisable moyennant quelques actions telles l'éradication de la méthode de collecte destructrice, le renforcement de la population de *Tsiperifery* et l'amélioration de la qualité des produits mis en vente afin de prétendre à un meilleur prix et assurer la durabilité de la filière et l'extension des zones d'intervention des projets de domestication de *Tsiperifery*.

2.2.1. Utilisation de méthodes de collecte non destructrices

La coupe des lianes pour la collecte de fruits a pour effet la raréfaction des pieds femelles. L'utilisation de cette méthode devrait être abandonnée par les cueilleurs. Pour ce faire :

- D'abord, les cueilleurs devront être sensibilisés sur l'impact négatif de cette méthode. Ils ont déjà constaté la difficulté de trouver des pieds fructifères. L'abondance des pieds femelles dans les sites exploités et sites non exploités constitue un argument de persuasion en plus.
- Ensuite, des méthodes de cueillette évitant de couper les lianes devront leur être proposées entre autres la grimpe moyennant des techniques sécurisantes et l'utilisation d'échenilloir. Ils devront ainsi être formés à l'utilisation de ces techniques et de ces matériels.
- Puis, l'abaissement des lianes pour faciliter la collecte en est aussi une option mais sa faisabilité et son impact sur le potentiel de production des lianes n'ont pas encore été étudiés. Des essais dans ce sens devraient être mis en œuvre. Les lianes pourraient par exemple être mises sur des tuteurs naturels de taille raisonnable pour la cueillette ou mise en système de treille.

L'utilisation de ces techniques de collecte évitant la coupe de la liane et du tuteur permettrait de :

- collecter uniquement les grappes matures et échelonner la collecte sur un même pied et d'avoir ainsi des produits homogènes en maturité, un indicateur de qualité sur le marché international.,
- laisser des graines pour assurer la régénération naturelle par voie sexuée. La proportion à laisser n'est pas encore connue. Des recherches dans cet axe devraient être effectuées,
- fixer les zones d'exploitation étant donné que les cueilleurs peuvent revenir sur chaque pied à chaque période de collecte, ce qui contribuerait à limiter les pillages dans les aires protégées,
- contribuer à la conservation de l'habitat naturel étant donné que si les tuteurs de *Tsiperifery* ne sont pas coupés, ceci diminuerait la création de trouées dans les forêts,
- associer aux produits une image de produit « biologique et écologique » surtout que les consommateurs internationaux sont de plus en plus sensibles à la qualité des produits, aux conditions de production et à l'histoire du producteur (AFD, 2012 ; Gloanec et Porphyre, 2012).

2.2.2. Restauration, enrichissement et domestication

Le sex ratio dans les forêts exploitées est très déséquilibré en faveur des pieds mâles et les pieds femelles risquent de disparaître. Des activités en vue du renforcement de la population de *Tsiperifery* devront alors être réalisées. Elles consisteront à restaurer le sex ratio ou à enrichir les sites dévastés par la réintroduction d'individus femelles. Elles constituent un compromis pertinent conciliant préservation et valorisation durable de *Tsiperifery*. Elles permettraient d'assurer à la fois une production stable de fruits facile à contrôler en quantité et en qualité et de réduire les prélèvements en milieu naturel. La production de plantules femelles sera basée sur la multiplication par bouturage donnant un taux de reprise acceptable pouvant atteindre 70% (Rafitoharison, 2016 ; Razafimandimby et al., 2016). Cette méthode de multiplication donne des clones et permet ainsi de cibler les pieds femelles. Des essais de réintroduction en forêt ont été menés à Mandraka depuis 2014 ; le taux de reprise est acceptable (69,4%), l'écorce rugueuse des tuteurs favorise le développement des racines crampons (Ramahavalisoa, 2016 ; Razafimandimby et al., 2016).

En effet, pour restaurer la structure de la population, le sex ratio devrait être équilibré ou légèrement en déséquilibre en faveur des pieds mâles. Dans l'optique d'une

augmentation de la production en milieu naturel, il faudrait procéder par l'enrichissement. Il consiste à introduire plus d'individus femelles de manière à déséquilibrer le sex ratio en faveur des pieds femelles et d'avoir ainsi plus de pieds productifs. L'enrichissement devrait être focalisé sur M2 et M3 sachant que ces deux morphotypes sont ciblés par la cueillette. La domestication présente en plus des avantages de l'enrichissement une méthode de conservation ex situ. Pourtant, la domestication d'une espèce végétale est un long processus qui va de la production des plants, en passant par l'adaptation, l'évaluation de la qualité des produits, la perception et l'adoption par les paysans cultivateurs aux appréciations des consommateurs finaux (Razafimandimby et al., 2017). En effet, la domestication de *Tsiperifery* ne sera effective qu'à long terme. Elle nécessite la conduite d'une recherche interdisciplinaire.

Quelque soit l'approche utilisée, il faut retenir que M2 et M3 poussent mieux dans les bas fonds. Le choix des tuteurs devrait se faire de façon à favoriser le développement des lianes et déjà viser la facilitation de la cueillette. Des tuteurs morts ou vivants pourront être utilisés mais ils devraient être à écorce molle et rugueuse et à une hauteur raisonnable.

2.2.3. Amélioration de la qualité de produits

Les résultats obtenus de l'étude phénologique peuvent être utilisés à des fins de valorisation et de gestion durable de *Tsiperifery*. Pour l'amélioration de la qualité des produits, les campagnes de collectes devraient coïncider avec les périodes des pics de maturation des morphotypes à petites baies (M2 et de M3), qui sont actuellement appréciés sur le marché international. De telle stratégie optimiserait l'homogénéisation des produits en termes de maturation et diversité morphologique. Aussi, il pourrait y avoir 2 campagnes de collecte dans les bassins de collecte. L'ouverture des campagnes devrait tenir compte du décalage de la maturation des fruits en fonction des sites.

A part l'instabilité de l'offre pour le marché international à cause de la raréfaction des pieds fructifères (Razafimandimby et al., 2017), la valorisation durable de *Tsiperifery* est menacée par la dégradation de la qualité des produits mis en vente. Les procédés de traitement post-récolte est en partie à l'origine de cette dégradation (Weil, 2014) mais il y a aussi l'hétérogénéité des lots en terme de morphotype et en terme de maturité. En fait, à cause de la raréfaction des pieds fructifères à petites baies (M2 et M3) ou de l'ignorance, les cueilleurs récoltent des *Tsiperifery* à grandes baies dont le goût n'est pas aussi apprécié que celui des petites baies. De plus, une fois la liane abattue, toutes les grappes sont

cueillies alors que les baies sont à différents stades de maturation. En effet, pour améliorer la qualité des produits et assurer la régénération naturelle par voie sexuée:

- Les cueilleurs devraient être sensibilisés sur l'impact négatif de la dégradation de la qualité sur l'avenir du marché.
- Ils devraient être aptes à distinguer les morphotypes ne serait ce que via la taille des baies. Ils devront ainsi être formés sur la distinction des morphotypes
- Les campagnes de collectes devront coïncider avec les pics de maturation des fruits dans chaque zone d'exploitation afin de rentabiliser les cueillettes.

En outre, les consommateurs européens sont de plus en plus sensibles à la qualité des produits, à leur origine, aux conditions de production et à l'histoire du producteur. Les impacts économiques (une meilleure répartition de la valeur ajoutée), sociaux (une meilleure considération des cueilleurs dans la filière) et environnementaux (préservation de la ressource et des écosystèmes) positifs sur les territoires considérés dans une perspective de développement durable sont ainsi pris en considération (AFD, 2012 ; Gloanec et Porphyre, 2012). En effet, l'amélioration de la qualité pour *Tsiperifery* devrait intégrer ces nouvelles exigences. Par conséquent, la production de *Tsiperifery* de bonne qualité devrait respecter les critères suivants :

- La cueillette se fait sans la coupe de la liane ni du tuteur
- Les lots sont homogènes en termes de morphotypes (composés uniquement des fruits de petites baies ie M2 et M3) et de maturité (collectés durant les pics de maturation)
- La repartition de la valeur ajoutée est équitable pour les différents acteurs de la filière.

Pour ce qui est de l'impact des traitements post-récolte, des recherches devront être effectuées en vue de déterminer le mode de traitements post récolte qui donne une meilleure qualité. Ainsi, des analyses sensorielles devront être réalisées sur des produits issus de différents modes de traitements (séchage direct, séchage indirect, échaudage). Le résultat de ces recherches ainsi que les critères cités précédemment devront être vulgarisés au niveau des différents acteurs de la filière afin d'optimiser la qualité des produits mis en vente.

2.2.4. Mise en place d'une marque collective pour une meilleure organisation de la filière Tsiperifery

En amont de la filière, les cueilleurs de *Tsiperifery* sont faiblement rémunérés par rapport au prix de vente final. Sur le marché international, ce produit jouit d'une bonne réputation basée sur des qualités organoleptiques reconnues en lien avec son origine et sur sa rareté qui l'inscrivent au rang des épices confidentielles et haut de gamme. En effet, distributeurs et exportateurs valorisent l'origine exotique « Madagascar ». De même, sur le marché international, l'émergence de préoccupations sociétales comme la préservation de l'environnement, l'équité, la valorisation d'un patrimoine est d'actualité, surtout pour les produits de niche comme le *Tsiperifery*.

Ces constats amènent à recommander la mise en place d'une marque collective liée à la qualité et à l'origine. Cette approche par la certification de l'origine et de la qualité apporte des impacts économiques, sociaux et environnementaux positifs sur les territoires dans une perspective de développement durable (Gloanec et Porphyre, 2012). Aussi, les avantages du recours à un signe de qualité et de l'origine pour les producteurs sont :

- un meilleur positionnement en terme de négociation engendré par la différenciation du produit sur le marché et donc d'un degré de substituabilité faible voire nul si la spécificité du produit est reconnu par les consommateurs
- une capacité organisationnelle de la filière accrue permettant une meilleure gestion de la qualité du produit et des stratégies de commercialisation plus efficaces
- un gain de crédibilité vis-à-vis des autres acteurs de la filière et des politiques.

Le recours à un signe de qualité et de l'origine pouvant lier la qualité du *Tsiperifery* à son origine endémique de Madagascar, à l'exemple des quelques IGP (Indication Géographique de Provenance) déjà structurées en Afrique comme celles concernant le poivre de Penja et le miel blanc d'Oku au Cameroun ou le café de Ziama en Guinée [28], permettrait d'améliorer les débouchés commerciaux, d'augmenter les revenus des acteurs locaux de la filière.

En effet, la démarche collective suppose l'établissement de partenariat entre les cueilleurs et les collecteurs, entre ces derniers et les unités de traitement / exportateurs, l'amélioration des connaissances et le renforcement de capacités de tous les acteurs

impliqués dans cette valorisation. Outre les acteurs économiques, l'action collective nécessite également l'implication de l'administration forestière, en sa qualité de gestionnaire et de contrôleur de l'exploitation des produits forestiers.

Selon l'Agence française de développement (2014), le processus à mettre en place comporte les étapes suivantes: (i) définir la typicité du *tsiperifery* et sa qualité intrinsèque ; (ii) définir et préciser les déterminants de la qualité (mode de récolte, traitement post-récolte,...) ; (iii) rédiger un cahier des charges (règles de collecte, de transformation, de conservation..); (iv) délimiter la zone de production ; (v) organiser l'interprofession (récoltants, collecteurs, exportateurs) ; (vi) appuyer les organismes chargés d'accorder et de contrôler l'appellation.

2.2.5. Extension des zones d'intervention des projets oeuvrant pour la gestion durable de *Tsiperifery*

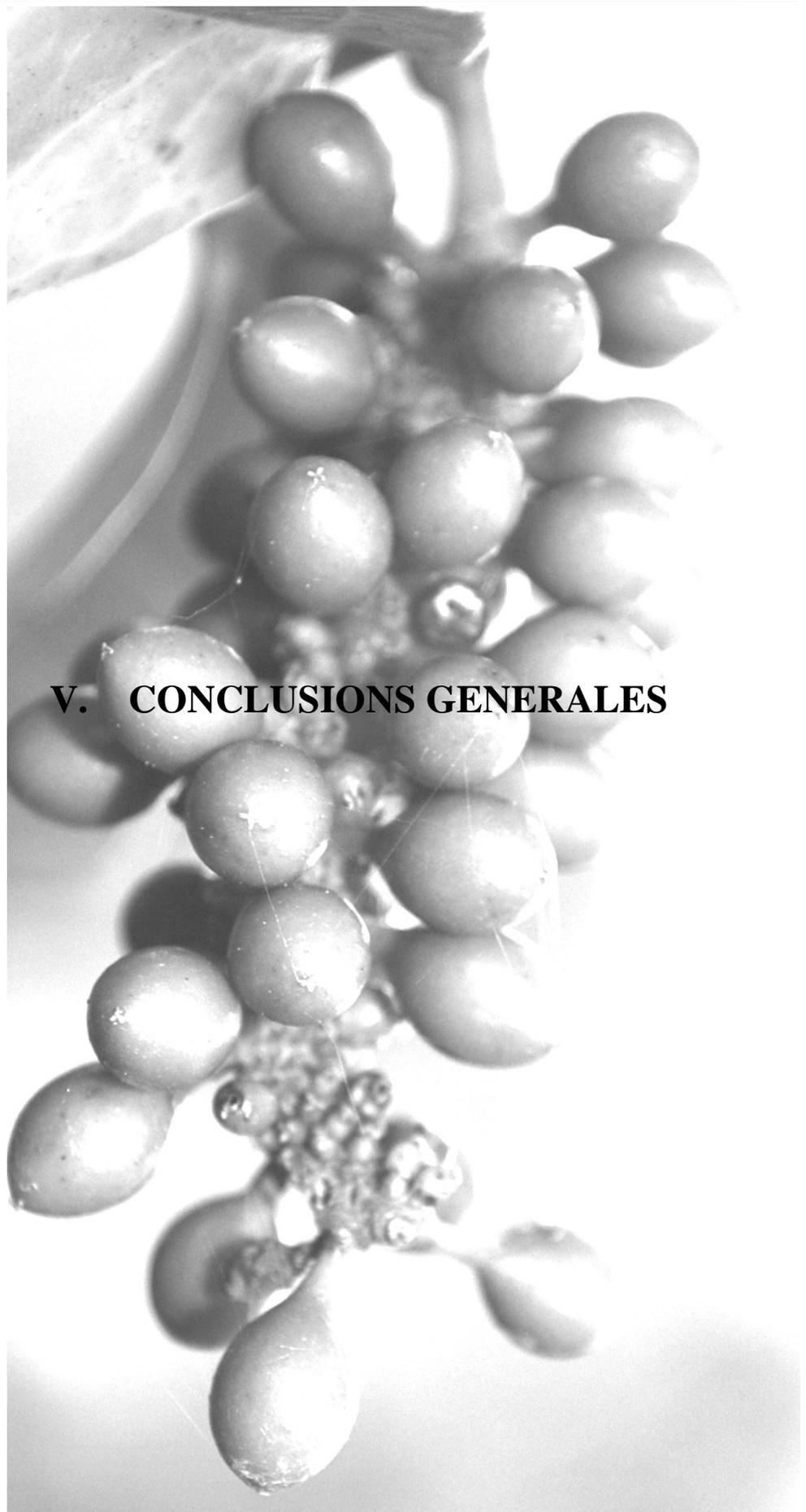
Les projets oeuvrant pour la gestion durable de *Tsiperifery* devront être renforcés via l'extension de leurs zones d'intervention. Deux projets visant la valorisation durable de *Tsiperifery* sont actuellement en cours. Il s'agit de :

- CAPETsip ou Création d'associations paysannes d'exploitation durable de *Tsiperifery* (2016 – 2018). Ce projet intervient dans 5 fokontany de la Commune Rurale Ambonganarina en lisière du corridor Anjozorobe-Angavo. Il est mis en œuvre pas le FOFIFA- DRFGRN en collaboration avec le CIRAD.
- DomeTsip ou Domestication des lianes de *Tsiperifery* en bordure des Aires Protégées de Madagascar. Ce projet travaille dans le Fokontany Andapa II, Ambodivoangy et Ampasina Maningory, Commune Ampasina Maningory, à proximité de la réserve de Tampolo, région Analanjirofo ; dans le Fokontany Masiaposa, Commune Andapa, région Sava ; et dans le Fokontany Ambodivoangy, Commune de Kelilalina, à la périphérie de la Reserve naturelle de Ranomafana. Il est conduit par le CIRAD en collaboration avec le FOFIFA et l'Université d'Antananarivo (ESSA-Forêts et MBEV).

Ces deux projets ont pour objectif d'améliorer les conditions de vie des habitants des villages en bordure de forêts par la valorisation des résultats de recherches en vue de la domestication et l'exploitation durable de *Tsiperifery*. Les recherches sur l'écologie et traitement post récolte du *Tsiperifery* menées par le FOFIFA, le CIRAD et l'Université d'Antananarivo ont permis de proposer des techniques d'exploitation durable de ces lianes de *Tsiperifery* reposant sur quatre activités complémentaires :

- La production de plants de *Tsiperifery* par bouturage
- L'enrichissement de parcelles de collecte
- La mise au point de pratiques de cueillette non destructive
- Le séchage et le tri des fruits pour augmenter la marge bénéficiaire.

Ces deux projets interviennent dans les aires naturelles de distribution de *Tsiperifery* mais ne couvrent pas les bassins de collecte traditionnels (Anjzorobe-Angavo, Ranomafana et Moramanga-Anosibe An'Ala) au sein desquels les populations de *Tsiperifery* sont les plus touchées par des collectes abusives (Razafimandimby et al., 2017). CAPETsip travaille dans le bassin de collecte historique de *Tsiperifery* d'Anjzorobe-Angavo et Dometsip dans le bassin de collecte de Ranomafana. En effet, aucune activité en vue de la gestion durable de *Tsiperifery* n'est menée dans le bassin de Moramanga-Anosibe An'Ala. Pourtant, les résultats de cette étude ont montré que les populations de *Tsiperifery* dans cette zone (Sandrangato) sont vulnérables. Leur sex ratio est largement déséquilibré en faveur des pieds males. Ainsi, la mise en œuvre d'un projet de gestion durable de *Tsiperifery* dans ce bassin s'avère importante en vue de la gestion durable des *Tsiperifery* à Madagascar. De même, des dires d'acteurs affirment que les bassins d'exploitation s'étendent actuellement dans les forêts humides de Taolagnaro et de Midongy du Sud. En effet, les activités proposées pour l'exploitation durable devraient être réalisées dans ces nouveaux bassins. Une collaboration entre les différents acteurs de cette filière notamment les scientifiques, opérateurs économiques, administrations, communautés locales et ONGs de développement serait alors nécessaire.



V. CONCLUSIONS GENERALES

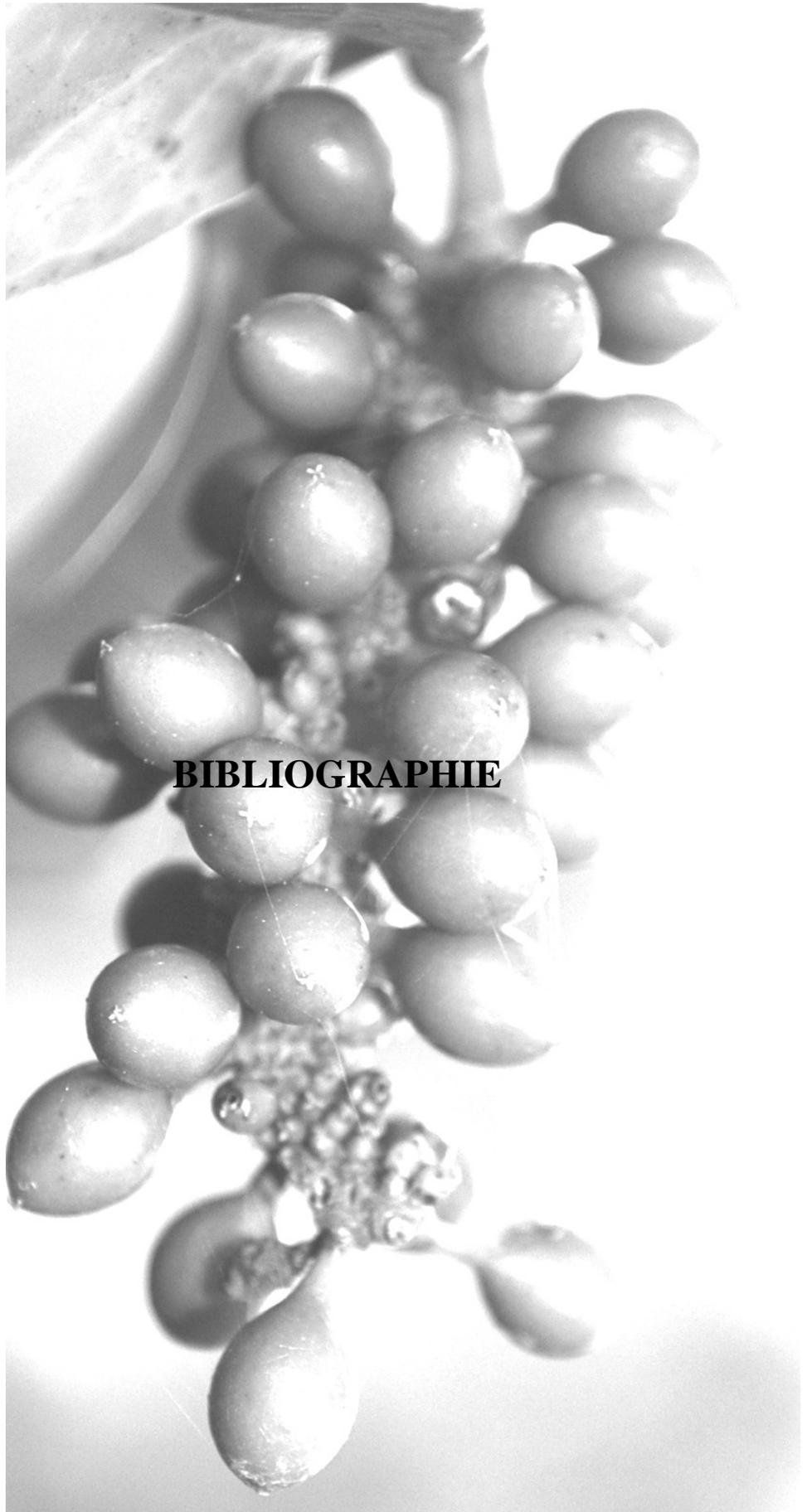
Tsiperifery est une ressource phytogénétique d'importance économique, sociale et environnementale. La collecte abusive accompagnée de l'insuffisance de connaissances scientifiques rendent vulnérables la ressource, la filière et les acteurs de la filière, surtout les cueilleurs. Cette étude a apporté des connaissances scientifiques qui permettent d'accompagner la gestion et la valorisation durable de cette ressource. Elle a contribué à faire de l'exploitation de *Tsiperifery* une option écologique de développement économiquement acceptable. Ces connaissances ont été axées sur la caractérisation de la diversité phénotypique de *Tsiperifery* à travers la diversité morphologique et génétique, la diversité du cycle phénologique de la reproduction et la diversité écologique.

La caractérisation de la diversité morphologique et génétique a été réalisée sur des échantillons collectés sur des pieds marqués sur site. La diversité morphologique a été mise en exergue moyennant la morphométrie et des analyses statistiques dans le logiciel R. Les analyses ont montré que les individus de *Tsiperifery* se répartissent dans 4 morphotypes. Les critères distinctifs des morphotypes sont surtout des descripteurs qualitatifs localisés au niveau des feuilles et des baies. Les descripteurs des inflorescences mâles et femelles sont moins discriminants. Les analyses génétiques ont été basées sur le génome nucléaire (région ITS) et le génome chloroplastique (*psbJ-petA*). Les résultats ont montré que les individus constituent deux clades monophylétiques sur base de ces deux génomes. La distribution des morphotypes dans les clades a soutenu la classification morphologique pour M1, M2 et M3, que M2 et M3 sont génétiquement proches. La position de M4 a fait l'objet d'un conflit qui amène à la déduction que c'est un hybride de M2 et M1. La diversité phénotypique au sein de *Tsiperifery* a été ainsi caractérisée par des classes morphologiques et génétiques étroitement liées.

La caractérisation de la diversité de la phénologie reproductrice chez *Tsiperifery* a été issue d'observations directes sur terrain et de suivis phénologiques mensuels durant 2 ans. Les résultats ont montré que la floraison et la fructification des morphotypes de *Tsiperifery* s'étalent toute l'année. La variation de l'abondance des fleurs et des fruits à différents phénophases ont permis d'identifier 2 pics annuels de floraison et de fructification pour M1, M2 et M3. Le premier a lieu pendant l'été et la deuxième pendant l'hiver. Les pics ne se présentent que tous les 2 ans pour M4. La distribution mensuelle des pics de phénophases reflète une similarité entre M2 et M3. Les pics de M1 est plus étalée par rapport à ceux de M2 et M3. Le cycle phénologique reproducteur chez *Tsiperifery* varie en fonction des morphotypes. Des décalages en fonction des sites et de l'altitude ont été aussi observés.

La caractérisation de la diversité écologique a été focalisée sur la phytosociologie et la structure démographique des morphotypes. Les données ont été collectées par des inventaires par échantillonnage. Pour la phytosociologie, les 4 morphotypes de *Tsiperifery* grimpent sur des tuteurs morts et des espèces arborescentes très diverses dans les forêts. Il n'y a pas d'espèces tutrices spécifiques à chaque morphotypes ; les pieds de *Tsiperifery* semblent être plus adaptés aux espèces à écorces molles, rugueuses qui sont abondantes dans leurs habitats. Aucune variation significative n'a été observée entre les espèces associées à chaque morphotype. Les espèces associées potentielles sont parmi celles qui sont les plus abondantes dans l'habitat naturel. En termes d'affinité à un paramètre écologique, M2 et M3 sont abondants dans les bas fonds tandis que M1 et M4 se développent mieux sur les crêtes. En ce qui concerne la structure démographique, elle est similaire pour les quatre morphotypes. L'exploitation des fruits réduit la taille des populations mâles et femelles. Les sexes ratios sont naturellement équilibrés ou légèrement déséquilibrés en faveur des pieds mâles. Ce déséquilibre est encore aggravé par l'exploitation des fruits pour M2 et M3. Les conditions écologiques favorables au développement des 4 morphotypes sont similaires sauf pour la toposéquence.

La diversité naturelle observée au sein de *Tsiperifery* se traduit par une variation des principaux traits morphologiques, génétiques, phénologiques et écologiques. La caractérisation effectuée dans cette étude intègre ces différents aspects de la diversité et les résultats obtenus permettent de mieux définir cette ressource. Ces informations sont encore loin d'être suffisantes, mais elles ont permis de donner des axes d'orientations plus précis pour la recherche et de dégager des recommandations opérationnelles en vue de la gestion et valorisation durable de cette ressource phytogénétique d'importance économique, sociale et environnementale. Ces recommandations sont basées sur une stratégie impliquant scientifiques, opérateurs économiques, administrations et communautés locales.



1. ABDELHAMID, K., & CHABANE, R. (2012), Effet du biotope sur la diversité floristique et le polymorphisme phénotypique des groupements à *Tamarix africana* Poir. dans les zones arides de la région de Khenchela (Est Algerien). *Journal of Agriculture and Environment for International Development*, 106(2), 123-137.
2. ABRAHAM, A., RABAKONANDRIANINA, RAHARIMANIRAKA, L.N., RAKOTONDRABENJA, V., RAMILJAONA, O. (2003), La collecte et l'analyse des données statistiques sur les produits forestiers non ligneux une étude pilote à Madagascar. FAO, Département des Forêts, Rome, 129 pages.
3. ACHARD, R., LAVIGNE, C., ALVAREZ, S., GAUQUIER, A., DUGUET, R., & BLANCHARD, M. (2010). Evaluation multicritère de plantes de couverture pour une utilisation dans les vergers et bananeraies de Martinique. *Les Cahiers du PRAM*, (8), 7-12.
4. ADEPOJU, A.A., & SALAU, A.S. (2007), Economic valuation of non-timber forest products (NTFPs). Munich Personal RePEc Archive (MPRA).
5. AFD (Agence française de développement) 2014. L'AFD et les indications géographiques protégées - valoriser les savoir-faire et accroître les revenus des producteurs. AFD, Paris.
6. AHENKAN, A., & BOON, E. (2011), Non-timber forest products (NTFPs): Clearing the confusion in semantics. *Journal of Human Ecology*, 33(1), 1-9.
7. AKPO, L.E. (1997), Phenological interactions between tree and understory herbaceous vegetation of a sahelian semi-arid savanna. *Plant ecology*, 131(2), 241-248.
8. ALLEN, G. A., & ANTOS, J. A. (1993). Sex ratio variation in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *The American Naturalist*, 141(4): 537-553.
9. ANDERSON J.E.M., PÉREZ R.M. (2000), Can non-timber forest products match tropical conservation and development objectives? *Ecology Economics* 39, p 437-447.
10. ANDRIANOELISOA H., RAZAFIMANDIMBY H., LEONG POCK TSY J.M., RANDRINAIVO R., RAKOTONDRAOELINA H., MANJATO N., RAMBOLARIMANANA H. (2017), Le *Tsiperifery*, poivre sauvage endémique de Madagascar, une richesse innovante dans la filière épice malgache. In Duchaufour H. et al. " Recherche interdisciplinaire pour le développement et la biodiversité des espaces ruraux malgaches. *FSP PARRUR* 3: 107-132.

11. ARMSTRONG, A. H., SHUGART, H. H., & FATOYINBO, T. E. (2011). Characterization of community composition and forest structure in a Madagascar lowland rainforest. *Tropical Conservation Science*, 4(4) : 428-444.
12. ARNOLD, J.M. & PÉREZ, M.R. (2001), Can non-timber forest products match tropical forest conservation and development objectives? *Ecological economics*, 39(3), 437-447.
13. ATATO, A., WALA, K., DOURMA, M., BELLEFONTAINE, R., WOEGAN, Y.A., BATAWILA, K., & AKPAGANA, K. (2012), Espèces lianescentes à fruits comestibles du Togo. *Fruits*, 67(5), 353-368.
14. AUBERT, S., RAZAFIARISON, S., BERTRAND, A. (2003), Déforestation et systèmes agraires à Madagascar: les dynamiques des tavy sur la côte orientale, Editions Quae, Versailles, France.
15. AUDIGIER, V., HUSSON, F., JOSSE, J. (2016), A principal component method to impute missing values for mixed data. *Advances in Data Analysis and Classification*, 10(1), 5-26.
16. BALLE, S. (1942), Revisión des Piperaceae du Congo Belge. *Bulletin du Jardin botanique de l'Etat, Bruxelles/Bulletin van den Rijksplantentuin, Brussel*, 367-405.
17. BELCHER, B. & SCHREKENBERG, K. (2007), Commercialisation on non-timber forest products : a reality check ; *Development Policy Revue* 3, p 355-377.
18. BENARD, A.G., ANDRIANOELISOA, H.S., RAZAFIMANDIMBY, H., AUBERT, S., & DANFLOUS, J.P. (2014), Synthèse bibliographique sur la filière poivre sauvage à Madagascar. www.agritrop.cirad.fr.
19. BIODÉV, (1999), Etude de la filière flore sauvage : *Pygeum africanum*. Rapport final, Unité de coordination du PEII/forêt, Ministère des Eaux et Forêts. 71 p.
20. BLANC, P. (1996), Disjonctions et singularités dans les flores hygrophiles de sous-bois en Afrique. In *Phytogéographie tropicale. Réalités et perspectives. Colloque de Phytogéographie tropicale, réalités et perspectives*, January 1996, Paris (France). ORSTOM.
21. BORSTEIN, A.J. (1989), Taxonomic studies of the Piperaceae. *Journal of the Arnold Arboretum* 70, 1–55.
22. BORNSTEIN, A.J., SMITH, J.F., & TEPE, E.J. (2014), Two New Species of *Piper* from the Greater Antilles. *Systematic Botany*, 39(1), 10-16.

23. BOUGHALEM, M., ABDELLAOUI, A., & MOUSSA, K. (2014), Variabilité spatiale de l'infiltrabilité sur les versants marneux de l'Isser-Tlemcen (Algérie). *Revista de geomorfologie* 16, 71-77.
24. BRISSON, N., GARY, C., JUSTES, E., ROCHE, R., MARY, B., RIPOCHE, D., ZIMMER, D., SIERRA, J., BERTUZZI, P., BURGER, P., BUSSIERE, F., CABIDOCHÉ, Y.M., CELLIER, P., DEBAEKE, P., GAUDILLERE, J.P., HERAULT, C., MARAUX, F., SEGUIN, F.B. ET SINOQUET, H. (2002), An overview of the crop model STICS, *European Journal of Agronomy*, 18, 309-332.
25. BURGER, W. C. (1972), Evolutionary trends in the Central American species of *Piper* (Piperaceae). *Brittonia*, 24(4), 356-362.
26. CATEAU, E., LARRIEU, L., VALLAURI, D., SAVOIE, J.M., TOUROULT, J., & BRUSTEL, H. (2015), Ancienneté et maturité: deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *Comptes rendus biologies*, 338(1), 58-73.
27. CAVENDISH, W. (2000), Rural livelihoods and non-timber forest products; University of Oxford and Imperial College.
28. CHANCHAL, C., THONGAM, B., & HANDIQUE, P.J. (2015), Morphological diversity and characterization of some of the wild *Piper* species of North East India. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 62(2), 303-313.
29. CHAO-YUN, H., YUN-HONG, T., LI-SONG, H., LE-HE, T., HAI-PING, C., XIA-WEI, Q., HUA-SONG, W. (2015), *Piper peltatifolium*, a new species of Piperaceae from Hainan, China. *Phytotaxa*, 236(3), 291-295.
30. CHARTIER, M., DRESSLER, S., SCHÖNENBERGER, J., MORA, A.R., SARTHOU, C., WANG, W., & JABBOUR, F. (2016), The evolution of afro-montane *Delphinium* (Ranunculaceae): Morphospecies, phylogenetics and biogeography. *Taxon*, 65(6), 1313-1327.
31. CHAT, J., JÁUREGUI, B., PETIT, R.J., & NADot, S. (2004), Reticulate evolution in kiwifruit (*Actinidia*, Actinidiaceae) identified by comparing their maternal and paternal phylogenies. *American journal of botany*, 91(5), 736-747.
32. CHENG, Y.Q., XIA, N.H., & GILBERT, M.G. (1999), Piperaceae. Flora of China, Cycadaceae through Fagaceae. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri, USA, 110-129.
33. CHESSEL, D., THIOULOUSE, J., & DUFOUR, A. B. (2004), Introduction à la classification hiérarchique. Fiche de Biostatistique-Stage7. Disponible à l'adresse Internet: <http://pbil.univlyon1.fr/R/stage/stage7.pdf>.

-
34. CHUINE, I. ET BEAUBIEN, E. (2001), Phenology is a major determinant of temperate tree range, *Ecology Letters*, 4, p. 500-510.
 35. CHUINE, I., SEGUIN, B., &LEBOURGEOIS, F. (2005), Un réseau d'observations phénologiques pour la gestion du changement climatique in G. Landmann, S. Landeau (2005), De l'observation des écosystèmes forestiers à l'information sur la forêt, Paris , www.symposcience.org , p 61-112.
 36. CITES, (2016), Interprétation et application de la Convention Commerce d'espèces et conservation Ébènes (*Diospyros spp.*), palissandres et bois de rose (*Dalbergia spp.*) de Madagascar : rapport de Madagascar. Soixante sixième sessions du Comité permanent Genève (Suisse), 11 au 15 janvier 2016. 22 pages.
 37. CLEGG, M.T., GAUT, B.S., LEARN, G.H., & MORTON, B. R. (1994), Rates and patterns of chloroplast DNA evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(15), 6795-6801.
 38. CORNET, A. (1974). Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar.
 39. COUPLAN, F. (2009), Le régal végétal: plantes sauvages comestibles. Vol. 1. Editions Ellebore.
 40. CRONN, R.C., SMALL, R.L., HASELKORN, T., & WENDEL, J.F. (2002), Rapid diversification of the cotton genus (*Gossypium*: Malvaceae) revealed by analysis of sixteen nuclear and chloroplast genes. *American journal of botany*, 89(4), 707-725.
 41. DALY, C., GIBSON, W.P., TAYLOR, G.H., JOHNSON, G.L., & PASTERIS, P. (2002), A knowledge-based approach to the statistical mapping of climate. *Climate research*, 22(2), 99-113.
 42. DANTHU, P., RAZAKAMANARIVO, H., DEVILLE-DANTHU, B., RAZAFY, F.L., LE ROUX, Y., PENOT, E. (2016), The brief and forgotten history of forest rubber in Madagascar, yet first subject of controversy between biodiversity conservation and natural resource exploitation, *Bois et Forêts des Tropiques*.328, 27-43.
 43. DE BEER, J.H. & MC DERMOTT, M.J. (1989), The economic value of non-timber forest products in southeast Asia ; Netherlands Committee for IUCN.
 44. DE CANDOLLE, A. P. (1819), Théorie élémentaire de la botanique, ou exposition des principales de la classification naturelle et de l'art de décrire et d'étudier les végétaux.
 45. DE CANDOLLE, C. (1868), Théorie de la feuille. Ramboz et Schuchardt.

46. DE CANDOLLE, C. (1923), PIPERACEARUM Clavis analytica, Candollea 1, 65-415.
47. DE FIGUEIREDO, R.A., & SAZIMA, M. (2000), Pollination biology of Piperaceae species in southeastern Brazil. *Annals of Botany*, 85(4), 455-460.
48. DE FIGUEIREDO, R.A., & SAZIMA, M. (2007), Phenology and pollination biology of eight Peperomia species (Piperaceae) in semideciduous forests in Southeastern Brazil. *Plant Biology*, 9(01), 136-141.
49. DELPH, L. F. (1999). Sexual dimorphism in life history. In *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (pp. 149-173). Springer Berlin Heidelberg.
50. DE WARNAFFE, G. D. B., & DEVILLEZ, F. (2002). Quantifier la valeur écologique des milieux pour intégrer la conservation de la nature dans l'aménagement des forêts: une démarche multicritères. *Annals of forest science*, 59(4), 369-387.
51. DIALLO O. B., BASTIDE B., POISSONNET M., DAO M.C.E., SANOU J., & HOSSAERT McKEY M. 2006. Mise en évidence d'une androdioécie morphologique et d'une "hétérostigmatie" chez *Sclerocaryabirrea* (A. Rich.) Hochst. *Fruits*, 61 : 1-8.
52. DOYLE, J.J. (1992), Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany*, 144-163.
53. DOYLE, J. J. & DOYLE J. L. (1987), A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical bulletin*, 19, 11-15.
54. DYER L.A., PALMER A.D.N. (2004). *Piper*: a model for studies of phytochemistry, ecology, and evolution. Kluwer Academic, Boston, 1: 214.
55. ESCARRÉ, J., HOUSSARD, C., & LACOSTE, A. (1998), Strategies d'allocation des ressources et sex-ratio chez les espèces végétales dioïques: exemple du *Rumex acetosella* L. (Polygonacées) et comparaison avec d'autres espèces. *Acta Botanica Barcinonensia*, 45, 323-343.
56. ESCOFIER, B., & PAGES, J. (2008), *Analyses factorielles simples et multiples: objectifs, méthodes et interprétation*. Dunod.
57. FAO (2016), *Evaluation des ressources forestières mondiales 2015 : Comment les forêts de la planète changent-elles? Deuxième édition*. FAO, Rome. 54p.
58. FERGUSON, C.J., & JANSEN, R.K. (2002), A chloroplast DNA phylogeny of eastern Phlox (Polemoniaceae): implications of congruence and incongruence with the ITS phylogeny. *American Journal of Botany*, 89(8), 1324-1335.

-
59. FLEMING, T.H. (1985), Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology*, 66(3), 688-700.
 60. FONTAINE, L., FOURRIE, L., GARNIER, J. F., MANGIN, M., COLOMB, B., CAROF, M., & MAURICE, R. (2012), Connaître, caractériser et évaluer les rotations en systèmes de grandes cultures biologiques. *Innovations Agronomiques*, 25, 27-40.
 61. GAJUREL, P.R., RETHY, P., KUMAR, Y., SINGH, B. (2008), *Piper* species (Piperaceae) of North East India (Arunachal Pradesh). Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehra Dun, India.
 62. GARCIA, M.B., & ANTOR, R.J. (1995). Sex ratio and sexual dimorphism in the dioecious *Borderea pyrenaica* (Dioscoreaceae). *Oecologia*, 101(1): 59-67
 63. GENTRY, A.R. & DONNISON, C. (1987), Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes; *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78, 273-295.
 64. GLOANEC C. et PORPHYRE V. (2012), Les démarches de qualité en Océan Indien, Rapport de synthèse, CIRAD-Qualireg.
 65. GOODMAN S. M., RASELIMANANA A. P., WILME L. (2007). Inventaires de la faune et de la flore du couloir forestier d'Anjozorobe-Angavo. *Serie Sciences Biologiques n° 24*. Ministère de l'Education Nationale et de la Recherche Scientifique. 217 p.
 66. GREENWOOD, P. J., & WHEELER, P. (1985). The ecology of sex. *Evolution: Essays in Honour of John Maynard Smith*, 287-299.
 67. GREIG, N. and MAUSETH, J.D. (1991), Structure and function of dimorphic prop roots in *Piper auritum* L. *Bul. Torrey Bot. Club*, 118: 176-183.
 68. GROUZIS, M., MILLEVILLE, P. (2000). Madagascar: la forêt en danger. Institut de recherche pour le développement (IRD), fiche, 112p.
 69. GUEDJE, N. M., VAN DIJK, H., & NKONGMENECK, B. A. (1998), Ecologie et exploitation de quelques produits forestiers non ligneux (PFNL) de la forêt humide du sud-Cameroun. Séminaire FORAFRI, Libreville CIRAD.
 70. HAZARIKA H., GAJUREL P.R., RETHY P. (2014), Phytosociological analysis of *Piper betleoides* C.DC. an endemic species of Indian eastern Himalayas, Arunachal Pradesh. *International Journal of Recent Scientific Research* 5 (9): 1560-1570.

-
71. HOLLING C. (1986), The Resilience of Terrestrial Ecosystems : Local Surprise and Global Change, W. CLARK & R. MUND (dir.), chap. Sustainable development of the biosphere, Cambridge University Press, UK.
 72. HOUSE S. (1992). Population density and fruit set in three dioecious tree species in Australian tropical rain forest. *Journal of ecology* 80 : 57–69.
 73. HUGHES, C.E., BAILEY, C.D., & HARRIS, S.A. (2002), Divergent and reticulate species relationships in *Leucaena* (Fabaceae) inferred from multiple data sources: insights into polyploid origins and nrDNA polymorphism. *American Journal of Botany*, 89(7), 1057-1073.
 74. HUMEAU, L., STRASBERG, D., & PAILLER, T. (2003). Dioécie cryptique chez *Geniostoma borbonica*, espèce pionnière endémique de La Réunion. *Canadian journal of botany*, 81(9) : 897-904.
 75. HUSSON, F., JOSSE, J., & PAGES, J. (2010), Analyse de données avec R- Complémentarité des méthodes d'analyse factorielle et de classification. In 42èmes Journées de Statistique (p. nc).
 76. HUTCHINSON, J.W. (1968), Plastic stress and strain fields at a crack tip. *Journal of the Mechanics and Physics of Solids*, 16(5), 337-342.
 77. JANZEN, D.H. (1976), Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7(1), 347-391.
 78. JARAMILLO, M. A., & MANOS, P. S. (2001). Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *American Journal of Botany*, 88(4), 706-716.
 79. JARAMILLO, M. A., CALLEJAS, R., DAVIDSON, C., SMITH, J. F., STEVENS, A. C., TEPE, E. J. (2008), A phylogeny of the tropical genus *Piper* using ITS and the chloroplast intron *psbJ-petA*. *Systematic Botany*, 33(4), 647-660.
 80. JOLLY W.M., NEMANI R., RUNNING S.W., (2004), Enhancement of understory productivity by asynchronous phenology with overstory competitors in a temperate deciduous forest, *Tree Physiology*, 24, 1069-1071.
 81. KOECHLIN, J., GUILLAUMET J. L., ET MORAT P., (1974). Flore et végétation de Madagascar. J.Cramer, Vaduz, 687p.
 82. LA VOIX DU PAYSAN (2010), Où et comment cultiver le poivre. La voix du Paysan - Mensuel de l'entrepreneur rural. <http://www.lavoixdupaysan.org/lejournal/>
 83. LÊ, S., J. JOSSE, AND F. HUSSON (2008), Factominer: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* 2 (1), 1–18.

84. LEBEL, F., LANGLAIS, G., VEZINA, A. (2008), Mise en valeur des produits forestiers non ligneux. Centre d'expertise sur les produits agroforestiers.
85. LEBOURGEOIS, F. (2006). Sensibilité au climat des Chênes sessile et pédonculé dans le réseau RENECOFOR. Comparaison avec les hêtraies. Revue Forestière Française, 53(1), 29-44.
86. LEBOURGEOIS, F., DIFFERT, J., CHUINE, I., ULRICH, E., CECCHINI, S., LANIER, M. (2006), Observations phénologiques des arbres forestiers : concepts, intérêts et problématiques actuelles. RDV techniques n° 13 - été 2006 – ONF Département Recherches. Fontainebleau.
87. LEONG, J.M., LUMARET, R., MAYNE, D., VALL, A.O.M., ABUTABA, Y.I. & DANTHU, P. (2009), Chloroplast DNA phylogeography suggests a West African centre of origin for the baobab, *Adansonia digitata* L. (Bombacoideae, Malvaceae). Molecular Ecology, 18(8), 1707-1715.
88. LEVESQUE, A. (2012), Etude de différents schémas de vie mis en œuvre sur le *Tsiperifery*-poivre sauvage malgache, Qualireg, La Réunion, 98 p.
89. LLOYD, D. G., & WEBB, C. J. (1977). Secondary sex characters in plants. The botanical review, 43(2): 177-216.
90. LOUBRY, D. (1994), Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française. Unpublished PhD Thesis, Université Paris VI, Paris.
91. MAMATHA, B.S., PRAKASH, M., NAGARAJAN, N., BHAT, S. (2008), Evaluation of the flavor quality of pepper (*Piper nigrum* L.) cultivars by GCMS, electronic nose and sensory analysis techniques, J. Sens. Stud. 23 (4) 498–513.
92. MANGAMBU M., NOIHA N.V., ZAPFACK L., SONKÉ B. (2010), Phytosociological study of a population of *Piper capensis* in mountain forest (RD Congo). International journal of environmental studies, 67(3), 417-430.
93. MANJATO, N., RAMAHEFARIVELO, A., DAVIDSON, C., PHILLIPSON, P. (2010), The Malagasy species of *Piper* (Piperaceae), in: Jeannoda V. H., Razafimandimbison S. G., Petra De Bolck, Résumés du XIX^e congrès de l’AETFAT Madagascar, 25-30 Avril 2010, Antananarivo, Madagascar, pp. 284.
94. MARQUIS, R.J. (1988), Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arielanum*: causes and consequences. Ecology, 69(5), 1552-1565.
95. MARSHALL, E. (2005), Commercialization of non-timber forest products: first steps in analyzing the factors influencing success, Flores Revue 5, p 128-135.

-
96. MATHIEU G. (2007), Phénoclim, quand les plantes parlent du climat. *La Garancevoyageuse* 77 : 11-14.
 97. MAYERS, J. (2006), Poverty reduction through commercial forest. What evidence? What prospects? *The Forest Dialogue*, School of Forestry and Environmental Studies, Yale University, New Haven.
 98. MENGA, P., NASI, R., BAYOL, N., & FAYOLLE, A. (2012), Phénologie et diamètre de fructification du wengé, *Millettia laurentii* De Wild: implications pour la gestion. *Bois et forêts des tropiques*, 312(2), 31-41.
 99. MOAT J., SMITH P. (2007), *Atlas de la végétation de Madagascar*, Royal Botanical Garden Kew. 124 pages.
 100. MOUTON, J.A. (1976), La biométrie du limbe: mise au point de nos connaissances. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 123(3-4), 145-157.
 101. MUNDINA, M., VILA, R., TOMI, F., GUPTA, M. P., ADZET, T., CASANOVA, J., & CAÑIGUERAL, S. (1998). Leaf essential oils of three panamanian *Piper* species. *Phytochemistry*, 47(7):1277-1282.
 102. NGUYEN, T. Q. (2006), Forest devolution in Vietnam: differentiation in benefits from forest among local households. *Forest Policy and Economics*, 8(4), 409-420.
 103. NICOTRA A. (1998). Sex ratio variation and spatial distribution of *Siparuna grandiflora*, a tropical dioecious shrub. *Oecologia*, 115(1-2): 102-113.
 104. NOUMI, V.N., ZAPFACK, L., & SONKE, B. (2011), Ecological behaviour and biogeography of endemic species of the genus *Piper* L. in Africa: A case of the Guineo-Congolese region. *African Journal of Plant Science*, 5(4), 248-263.
 105. OPLER P. & BAWA K. S. (1978). Sex ratios in tropical forest trees. *Evolution* 32 : 812-821.
 106. ORGANISATION des Nations Unies (1992), *Convention sur la diversité biologique*. Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement.
 107. PAGES, J. (2004), Analyse factorielle de données mixtes. *Revue de statistique appliquée*, 52(4), 93-111.
 108. PERRIER, X., FLORI, A., BONNOT, F. (2003). Data analysis methods. In: Hamon, P., Seguin, M., Perrier, X., Glaszmann, J.C. Ed., *Genetic diversity of cultivated tropical plants*. Enfield, Science Publishers. Montpellier. pp 43 -76.
 109. PERILLEUX, C. (2008), Les fruits ne sont pas ceux du hasard: la floraison est un processus finement contrôlé! Université de Liège - <http://planet.ulg.ac.be>.

-
110. PETCHEY, O.L., & GASTON, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
111. PETERS, C. (1999), Recherche écologique en vue d'une exploitation durable des produits forestiers non ligneux: généralités ; FAO.
112. PHILLIPS, O., GENTRY, A. H. (1993), The useful plants of Tambopata, Peru: I. Statistical hypotheses tests with a new quantitative technique. *Economic Botany*, 47(1), 15-32.
113. PLOTKIN, M., FAMOLARE, L. (1992), Sustainable harvest and marketing of rainforest products.
114. PNUE, (2012), Résumé de la situation environnementale à Madagascar : Document d'appui à la formulation du Bilan Commun du Pays. PNUE. 15 p.
115. POTTER C.S. ET KLOOSTER S.A. (1999), Dynamic global vegetation modelling for prediction of plant functional types and biogenic trace gas fluxes, *Global Ecology and Biogeography*, 8, 473-488.
116. PRIMACK, R. B., & RATSIRARSON, J. (2005), Principe de base de la Conservation de la Biodiversité. MacArthur, ESSA et CITE, Antananarivo. 294 p.
117. PRINCE, L.M. (2015), Plastid Primers for Angiosperm Phylogenetics and Phylogeography. *Applications in Plant Sciences*, 3(6), 1400085.
118. QIU, Y.L., & PALMER, J.D. (1999), Phylogeny of early land plants: insights from genes and genomes. *Trends in plant Science*, 4(1), 26-30.
119. QUIJANO-ABRIL, M.A., Callejas-Posada, R., & Miranda-Esquivel, D. R. (2006), Areas of endemism and distribution patterns for Neotropical *Piper* species (Piperaceae). *Journal of Biogeography*, 33(7), 1266-1278.
120. RABEVOHITRA, R. (1995), Assesment of Plant Diversity and Conservation Importance of East Coast Low Elevation Malagasy Rainforest. DRFP-FOFIFA.
121. RABEVOHITRA, R., RAZAFIMANDIMBY, H., RAPANARIVO, S. (2011), Rapport scientifique final du projet SEP 339 : Inventaires forestier et floristique de deux écosystèmes fortement menacés de Madagascar : forêts fragilisées des Hautes Terres (Tsiazompaniry- Analamanga, Belalimanga- Bongolava) et forêts ombrophiles de basse altitude sur latérites (Sahafina- Atsinana). DRFP – FOFIFA. (www.sud-expert-plantes.ird.fr)
122. RAFITOHARISON, N.E., (2016), Définition et mise en place d'un protocole de multiplication du *Tsiperifery* (*Piper spp.*) à Beforona en vue de sa domestication. ;

-
- Mémoire de Master, ESSA, Mention Foresterie et Environnement ; Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar, 91 p.
123. RAHARIJAONA, A.S. (2015), L'importance de l'identification juridique des participants à la gestion durable du *Tsiperifery* : Cas d'Anjozorobe, Mémoire Master, Université d'Antananarivo, Madagascar, 144 p.
124. RAHERINJATOVOARISON, D. (2017), Modélisation de l'aire de distribution de *Tsiperifery* (*Piper spp.*) pour sa gestion durable à Madagascar. Mémoire M2, Mention Foresterie et Environnement, Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Université d'Antananarivo, Madagascar, 51 p.
125. RAHIMAN, B.A. (1987), Geographical distribution of the genus *Piper* Linn. in India. *Current Science*, 56(13), 666-668.
126. RAJAONERA M.L. (2008). Mise en place d'un état de référence et d'un plan de suivi écologique permanent des vestiges de forêt primaire de la Station Forestière de Mandraka. Mémoire de fin d'études, Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Antananarivo, Madagascar. 115 p.
127. RAJOELISON G.L. (1997), Etude de la forêt tropicale humide Malagasy : exemple de la forêt littorale exploitée de Tampolo (Fenoarivo Antsinanana). ESSA-Forêts Université d'Antananarivo. 138 p.
128. RAKOTOMALA, F.A., RABENANDRASANA, J.C., ANDRIAMBAHINY, J.E., RAJAONSON, R., ANDRIAMALALA, F., BURREN, C., RANAIVOSOA, R. 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 multidate d'images Landsat entre 2005, 2010 et 2013. *Revue Française de Photogrammétrie et de Télédétection*, 211(212), 212.
129. RAKOTONDRALAMBO, R.S.O. (2006), Diversités morphologique et génétique de *Centella asiatica* à Madagascar. Département de Biologie et Ecologie Végétale, Opt. Physiologie Végétale, Université d'Antananarivo, agritrop.cirad.fr, 86 p.
130. RAMAHAVALISOA, F. F. (2016), Evaluation des conditions écologiques affectant la croissance de *Piper sp.* (*Tsiperifery*) en enrichissement, Mémoire de Master, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar, 91 p.
131. RAMBOLARIMANANA T. (2014). Variabilités chimiques du *Tsiperifery* ou poivre sauvage de Madagascar: cas d'Anosibe An'ala et de Beforona (Région Alaotra Mangoro). Mémoire de DEA. Foresterie–Développement–Environnement.

-
- Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques. Université d'Antananarivo. Madagascar. 84 p.
132. RANAIVOSON A.L. (1986), Elaboration de clé d'identification des espèces de la forêt d'Ambohimanga Rova, basée sur les caractéristiques des feuilles. Mémoire d'Ingéniorat, ESSA-Forêts, Université d'Antananarivo, Madagascar.
133. RASOLOHERY, A. et ANDRIAMIARISOA, R. L. (2006). Inventaire des fougères de Zahamena, Madagascar. Missouri Botanical Garden- Madagascar Research and Conservation Program. 111 p.
134. RATSARAEFATRARIVO, M.H.T. (2012), Etude de variabilité spécifique de *Piper sp. (Tsiperifery)* dans les versants Ouest et Est du corridor Anjozorobe-Angavo et quelques paramètres caractéristiques de qualité des grains secs de cette espèce dite: « poivre sauvage » ou « voatsiperifery », Mémoire de Certificat d'Aptitude Pédagogique de l'Ecole Normale, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar, 72 p.
135. RAVINDRAN, P.N., BALAKRISHNAN, R., NIRMAL, B.K. (1992), Numerical taxonomy of South Indian *Piper* L. (Piperaceae) 1, Cluster analysis. *Rheedea* 2:55–61.
136. RAVINDRAN P.N., NIRMAL B.K. (1996), Numerical taxonomy of South Indian *Piper* L. II. Principal component analysis of the major taxa. *Rheedea* 6:75–86
137. RAZAFIMANDIMBY, H. (2011), Etudes écologique et ethnobotanique de *Tsiperifery (Piper sp.)* de la forêt de Tsiazompaniry pour une gestion durable, Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar, 48 p.
138. RAZAFIMANDIMBY, H., QUESTE, J., LEONG, J.M., RAFITOHARSON, N.E., RAMAHAVALISOA, F.F., DANTHU P. (2016), Multiplication végétative du *Tsiperifery*, un premier pas vers la domestication. Symposium Qualireg 2016, 5^e édition, La Réunion, Poster.
139. RAZAFIMANDIMBY, H., BENARD, A.G., ANDRIANOELISOA, H., LEONG J.M., TOUATI, G., LEVESQUE, A., WEIL M., RANDRIANAIVO, R., RAMAMONJISOA, L., QUESTE, J., AUBERT S., DANFLOUS, J.P., DANTHU, P. (2017), *Tsiperifery*, the wild pepper from Madagascar, emerging on the international spice market whose exploitation is unchecked: current knowledge and future prospects. *Fruits*, 72(6), 331-340.

-
140. RAZAFINTSALAMA A.A.M. (2016), Etude intégrée des espèces de bois précieux du genre *Dalbergia* dans la région de MaMaBaie (Makira – Masoala – Baie d’Antongil) en vue de contribuer à la gestion durable de leurs ressources génétiques. Thèse de Doctorat. Ecole Doctorale Gestion des Ressources Naturelles et Développement. Université d’Antananarivo. 97 p.
141. ROTZER T., GROTE R. ET PRETZSCH H. (2004), The timing of bud burst and its effect on tree growth, *International Journal of Biometeorology*, 48, 109-118.
142. SALAZAR, D., JARAMILLO, M. A., & MARQUIS, R. J. (2016). Chemical similarity and local community assembly in the species rich tropical genus *Piper*. *Ecology*, **97**(11) : 3176-3183.
143. SAMAIN, M. S., MATHIEU, G., WANKE, S., NEINHUIS, C., & GOETGHEBEUR, P. (2008), *Verhuellia* revisited-unravelling its intricate taxonomic history and a new subfamilial classification of Piperaceae. *Taxon*, 583-587.
144. SAMAIN, M. S., VANDERSCHAEVE, L., CHAERLE, P., GOETGHEBEUR, P., NEINHUIS, C., & WANKE, S. (2009), Is morphology telling the truth about the evolution of the species rich genus *Peperomia* (Piperaceae)?. *Plant Systematics and Evolution*, 278(1-2), 1.
145. SAMAIN, M. S., VRIJDAGHS, A., HESSE, M., GOETGHEBEUR, P., RODRÍGUEZ, F. J., STOLL, A., & WANKE, S. (2010), *Verhuellia* is a segregate lineage in Piperaceae: more evidence from flower, fruit and pollen morphology, anatomy and development. *Annals of botany*, 105(5), 677-688.
146. SANG, T. (2002), Utility of low-copy nuclear gene sequences in plant phylogenetics. *Critical reviews in Biochemistry and molecular biology*, 37(3), 121-147.
147. SANTOS P.R.D., MOREIRA D.L., GUIMAR~AES E.F. and KAPLAN M.C. (2001). Essential oil analysis of 10 Piperaceae species from the brazilian atlantic forest. *Phytochemistry* 58:547–551.
148. SHAW, J., LICKY, E.B., BECK, J.T., FARMER, S.B., LIU, W., MILLER, J., & SMALL, R.L. (2005), The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American journal of botany*, 92(1), 142-166.
149. SCHNELLE, F. (1955), *Pflanzen-phanologie*.
150. SCHNITZER, S.A. (2005), A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist*, 166(2), 262-276.

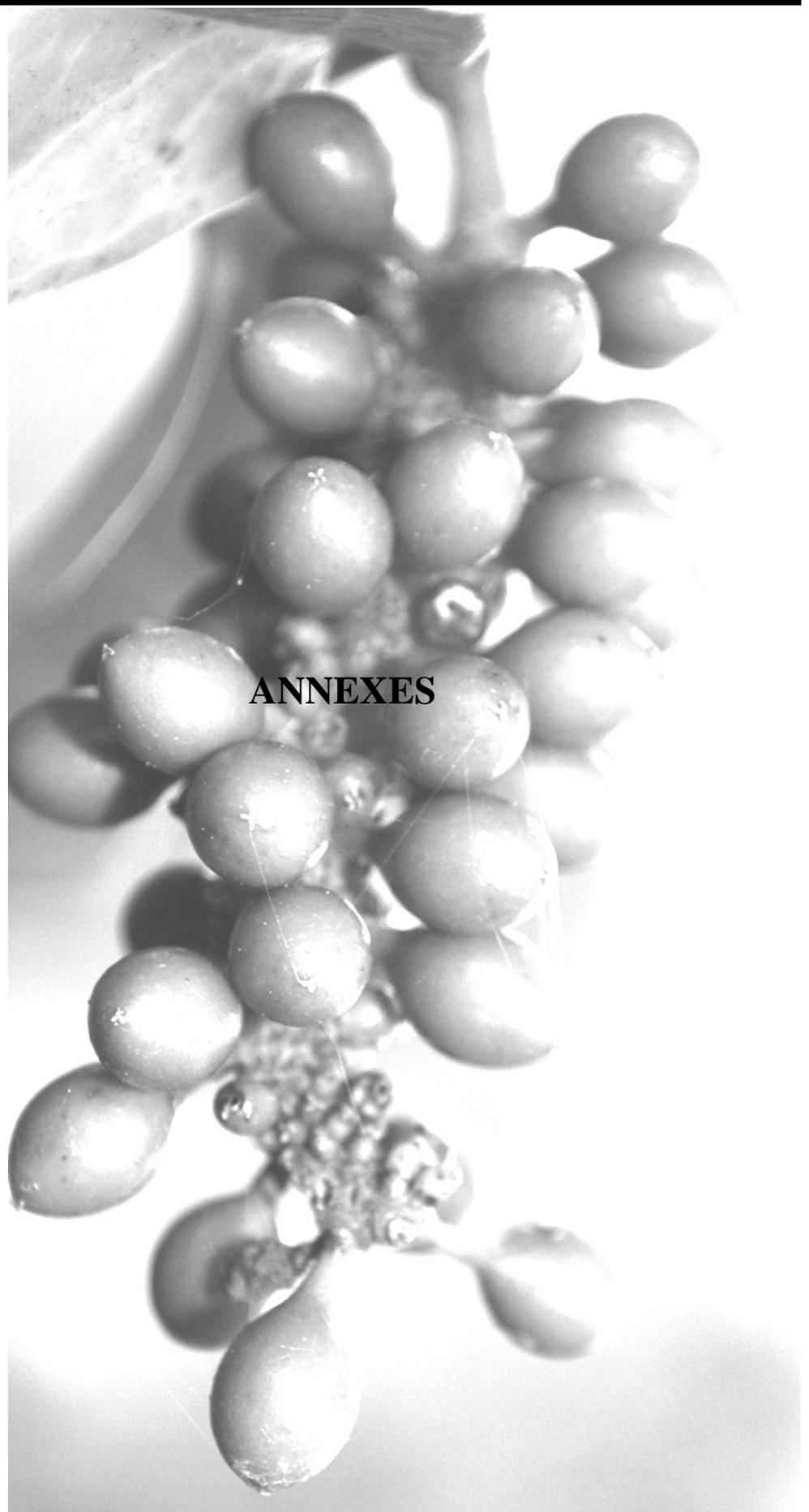
-
151. SCHNITZLER, A., & ARNOLD, C. (2010), Contribution des lianes à la biodiversité forestière méditerranéenne. *ecologia mediterranea*, 36(1) : 5-24.
152. SCHNITZER, S.A. & BONGERS, F., (2002), The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*. 17, 223-230.
153. SCHWEIGGERT, U., CARLE, R., SCHIEBER, A. (2007), Conventional and alternative processes for spice production - a review. *Trends in Food Science & Technology* 18 (5) 260–268.
154. SITCH, S., SMITH, B., PRENTICE, I.C., ARNETH, A., BONDEAU, A., CRAMER, W., THONICKE, K. (2003), Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 9(2), 161-185.
155. SMITH, J.F., STEVENS, A.C., TEPE, E.J., & DAVIDSON, C. (2008), Placing the origin of two species-rich genera in the late cretaceous with later species divergence in the tertiary: a phylogenetic, biogeographic and molecular dating analysis of *Piper* and *Peperomia* (Piperaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 275(1-2), 9-30.
156. SOIDROU, S. H., BOUSTA, D., LACHKAR, M., HASSANE, S. O., EL YOUBI-HAMSAS, A., EL MANSOURI, L., BENJILALI, J., EL-HAJAJI H., FARAH, A. (2014). Immunomodulatory Activity of Phenolic Fraction from *Piper borbonense* and *Cassytha filiformis* growing in Comoros Islands. In *Chemistry: The Key to our Sustainable Future* Springer, Dordrecht. 105-112.
157. SOUZA-CHIES, T.T., YOCKTENG, R., & NADOT, S. (2005), Systématique moléculaire comparée en France et au Brésil du genre *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Cahiers Agricultures*, 14(2), 209-215.
158. SUDMOON, R., TANEE, T., & CHAVEERACH, A. (2011), *Piper protrusum* (Piperaceae), a new species from southern Thailand based on morphological and molecular evidence. *Journal of Systematics and Evolution*, 49(5), 468-475.
159. TEBBS, M.C. (1989), Revision of the *Piper* in the New World 1. Revision of characters and taxonomy of *Piper* section *Macrostachys*. *Bulletin of the British Museum*, 20 (2):117–158
160. TEBBS, M.C. (1990), Revision of the *Piper* in the New World 2. Revision of *Piper* Section *Churumayu*. *Bulletin of the British Museum*, 19:117–158
161. TEBBS, M.C. (1993), Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World 3. The taxonomy of *Piper* sections *Lepianthes* and *Radula*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany*, 23, 1-50.

-
162. TEPE, E.J., RODRÍGUEZ-CASTAÑEDA, G., GLASSMIRE, A. E., & DYER, L.A. (2014), *Piper kelleyi*, a hotspot of ecological interactions and a new species from Ecuador and Peru. *PhytoKeys*, (34), 19.
163. TEPE, E.J., VINCENT, M.A., & WATSON, L.E. (2004), Phylogenetic patterns, evolutionary trends and the origin of ant-plant associations *Piper* section *Macrostachys*: Burger's hypotheses revisited. *Piper: a model genus for studies of phytochemistry, ecology, and evolution*, 156-178.
164. TEPE, E.J., RODRÍGUEZ-CASTAÑEDA, G., GLASSMIRE, A.E., & DYER, L.A. (2014), *Piper kelleyi*, a hotspot of ecological interactions and a new species from Ecuador and Peru. *PhytoKeys*, (34), 19.
165. THIES, W., & KALKO, E.K. (2004), Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos*, 104(2), 362-376.
166. THOMAS S. & LAFRANKIE J. (1993). Sex, size, and interyear variation in flowering among dioecious trees of the Malayan rain forest. *Ecology*, 74: 1529–1537.
167. TILMAN, D. (1996), Biodiversity: population versus ecosystem stability, *Ecology*, 77, 350–363.
168. TOUATI, G. (2012), Etat des lieux de la filière du poivre sauvage de Madagascar – Un produit forestier non ligneux exploité pour la commercialisation, Mémoire de fin d'étude, Ecole supérieure d'Agro-Développement International, Cergy-Pontoise, France, 78 p.
169. TRELEASE, W. & YUNCKER, T. G. (1950). The Piperaceae of Northern South America (Vol. 1). University of Illinois Press.
170. TSANG A. C. W. & CORLETT R. T. (2005). Reproductive biology of the *Ilex* species (Aquifoliaceae) in Hong Kong China. *Botany* 83 : 1645-1654.
171. TUCKER, S.C. (1982), Inflorescence and floral development in the Piperaceae, III. Floral ontogeny of *Piper*. *American Journal of Botany* 69: 1389.
172. VALENTIN-SILVA, A., DE MIRANDA COELHO, V.P., VENTRELLA, M.C., & VIEIRA, M.F. (2015), Timing of pollen release and stigma receptivity period of *Piper vicosanum*: New insights into sexual reproduction of the genus. *American journal of botany*, 102(4), 626-633.

-
173. VAN DER HEIJDEN, G.M., & PHILLIPS, O.L. (2008), What controls liana success in Neotropical forests?. *Global Ecology and Biogeography*, 17(3), 372-383.
174. VAN VALEN, L. (1976), Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 233-239.
175. VÁSQUEZ, R. & GENTRY, A.H. (1989), Use and misuse of forest-harvested fruits in the Iquitos area. *Conservation Biology*. 3, 350-361.
176. VERHAEGEN, D., ASSOUMANE, A., SERRET, J., NOE, S., FAVREAU, B., VAILLANT, A., & TASSIN, J. (2013), Structure and genetic diversity of *Ixora margaretae* an endangered species. *Tree genetics & genomes*, 9(2), 511-524.
177. WANKE, S., VANDERSCHAEVE, L., MATHIEU, G., NEINHUIS, C., GOETGHEBEUR, P., & SAMAIN, M. S. (2007), From forgotten taxon to a missing link? The position of the genus *Verhuellia* (Piperaceae) revealed by molecules. *Annals of Botany*, 99(6), 1231-1238.
178. WEIL, M., DESCROIX, F., SING, A.S.C., BOULANGER, R., HOARAU, M., LEVESQUE, A., & BOHUON, P. (2014). Postharvest treatments of wild pepper (*Piper spp.*) in Madagascar. *Fruits*, 69(5), 371-380.
179. WEISING, K., NYBOM, H., PFENNINGER, M., WOLFF, K., & KAHL, G. (2005), DNA fingerprinting in plants: principles, methods, and applications. CRC press.
180. YUNCKER, T.G. (1953). The "Piperaceae" of Argentina, Bolivia and Chile (Vol. 27). Universidad Nacional de Tucuman, Instituto Miguel Lillo.

WEBIOGRAPHIE

- http://www.plantes-botanique.org/genre_piper, plantes & botanique (10/08/2017)
- http://arbres-reunion.cirad.fr/especes/piperaceae/piper_borbonense_miq_c_dc, Arbres, arbustes,...de la forêt humide réunionnaise : description et méthode de multiplication (10/08/2017)
- <http://www.tropicos.org/Name/40009192?projectid=17>, Catalogue of the plants of Madagascar (08/10/2017)
- <http://data.rebioma.net/>, Réseaux de la Biodiversité de Madagascar, (08/10/2017)
- <http://www.unep.org/french/wed/2010/biodiversity.asp>., L'état de la biodiversité : Consensus scientifique sur la biodiversité et le bien-être humain. PNUE, (2010) (25/10/2016)
- <http://uicn-france.fr/liste-rouge-mondiale-especes-menacees/>. La liste rouge mondiale des espèces menacées. IUCN (version 2016.2), (2016), (02/02/2017)
- <http://www.tela-botanica.org>, Le réseau de la botanique francophone (11/08/2017)
- <http://www.gbif.org/species>, *Global Biodiversity Information Facility* (11/2008/17)
- <https://fr.wikipedia.org/wiki/Wikipédia>, L'encyclopédie libre (01/09/2017)
- <http://www.meteomadagascar.mg/>, Météo Madagascar
- <http://www.agritrop.cirad.fr/>, l'archive ouverte des publications du Cirad
- <http://www.catalogueoflife.org/col/search/scientific/genus/Piper/species/areil anum/>, Catalogue of life: indexing world's known species, (07/2017).



Annexe 1 : Article publié dans le journal FRUITS Novembre-Décembre 2017, 72(6), 331-340

FRUITS 72(6), 331-340 | ISSN 0248-1294 print, 1625-967X online | <https://doi.org/10.17660/th2017/72.6.1> | © ISHS 2017

Original article



Tsiperifery, the wild pepper from Madagascar, emerging on the international spice market whose exploitation is unchecked: current knowledge and future prospects

H. Razafimandimby^{1,2,3}, A.-G. Benard^{1,2}, H. Andrianoelisoa^{1,2}, J.-M. Leong Pock Tsy², G. Touati⁴, A. Levesque⁵, M. Weil⁵, R. Randrianaivo^{2,6}, L. Ramamonjisoa^{2,7}, J. Queste^{2,8}, S. Aubert^{2,8}, J.P. Danflous⁹ and P. Danthu^{2,10}

¹ Département des Recherches Forestières et Piscicoles, FOFIFA, BP 904 Antananarivo, Madagascar

² DP Forêts et Biodiversité Madagascar, BP 853, Antananarivo, Madagascar

³ Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Université d'Antananarivo, BP 175 Antananarivo, Madagascar

⁴ ISTOM, 32, Boulevard du Port, 95094 Cergy-Pontoise, France

⁵ CIRAD UMR QualiSud, Station Ligne Paradis, 7 Chemin de l'Irat, 97410 Saint-Pierre, BP 180, Réunion, France

⁶ Département de Recherche Technologiques, Centre National des Recherches Appliquées au Développement Rural, BP 904, Antananarivo, Madagascar

⁷ Silo National des Graines Forestières, BP 5091, Antananarivo, Madagascar

⁸ CIRAD, UR Green, Campus de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France

⁹ CIRAD, UR Innovation, Station de Bassin Plat, BP 180, 97455 Saint-Pierre Cedex, La Réunion, France

¹⁰ Direction Régionale du CIRAD à Madagascar, BP 853, Antananarivo, Madagascar, et CIRAD DGD-RS, Campus de Lavalette, 34398 Montpellier Cedex 5, France

Summary

Introduction – A new spice on the international market. *Tsiperifery* is a wild pepper from Madagascar belonging to the genus *Piper*. This new culinary spice, which is gaining gourmet notoriety due to its unique organoleptic properties and its endemic and exotic origin, is attracting a growing number of actors to harvest and trade it. **Scientific challenges** – This growing appetite for *tsiperifery* is making collection of the plant unsustainable and contributing to the degradation of Malagasy forests with the felling of lianas, as well as host trees, and subsequent deforestation. Little is known about the plant, and its trade has developed in the relative absence of any scientific knowledge. There is not even the most basic of information available regarding its geographic distribution, taxonomy, ecology or reproductive mode. Moreover, *tsiperifery* is regarded simply as black pepper by Madagascar and international regulations. **Socio-economic challenge** – Poorly paid harvesters. The peppercorns are harvested by pickers from the poorest sector of the local population, earning them a valued income, which is nonetheless derisory compared to the gains made by the other market players. **Results and discussion** – Lay the bases for a sustainable management of *tsiperifery*. This finding indicates that scientific backing aimed at reducing uncertainties about the biology, exploitation and transformation of the plant is required to establish the bases for sustainable management of the plant. We suggest supporting the sector in producing sustainably exploited *tsiperifery* by exploring different innovations, which would include creating a 'label' that guarantees the product's quality through association with its origin and implementing a participative process for domesticating the plant. **Conclusion** – Advocating for the involvement of

Significance of this study

What is already known on this subject?

- *Tsiperifery*, wild pepper of Madagascar, is a new spice on the international market. There is hardly any scientific knowledge on this plant.

What are the new findings?

- This paper offers a multidisciplinary review of the existing scientific knowledge and a diagnosis of its exploitation.

What is the expected impact on horticulture?

- *Tsiperifery* is a credible candidate to large-scale cultivation in Madagascar, once its domestication is mastered.

all stakeholders. Research has limited impact in a context devoid of economic and political partners, and funders. Without the involvement of major stakeholders, it will be no time before *tsiperifery* finds its way into the CITES Appendix II.

Keywords

Madagascar, *tsiperifery*, wild pepper, *Piper* spp., sustainable exploitation, non-timber forestry products

Résumé

Le *tsiperifery*, le poivre sauvage de Madagascar

Introduction – une épice nouvelle sur le marché international. Le *tsiperifery* est un poivre sauvage de Madagascar appartenant au genre *Piper*. Ses qualités organoleptiques uniques, son origine endémique et



exotique lui ont conféré, récemment, une forte notoriété sur le marché international et ont incité nombre d'acteurs à s'investir dans sa récolte et son commerce. *Enjeux scientifiques* – En conséquence de cet engouement, la collecte du *tsiperifery* est un facteur de dégradation des forêts malgaches: abattage des lianes, voire des arbres-support, déforestation. La filière s'est organisée alors que très peu de connaissances scientifiques sont disponibles. Des informations aussi basiques que son aire de répartition, sa taxonomie, son écologie, ses modes de reproduction ne sont pas actuellement disponibles. Par ailleurs, aucune réglementation malgache ne reconnaît le *tsiperifery*, assimilé au poivre noir. *Enjeux socio-économiques* – une filière qui rémunère mal les récolteurs locaux. La récolte est réalisée par les populations locales (parmi les plus pauvres de Madagascar) qui en retirent un revenu appréciable, même s'il est faible comparé aux plus-values des autres acteurs de la filière. *Résultats et discussion* – poser les bases d'une gestion durable du *tsiperifery*. Ce constat nous suggère une démarche de recherche d'accompagnement visant à réduire les incertitudes sur la biologie de la plante, son exploitation, sa transformation. Nous proposons d'accompagner la filière vers une exploitation durable en explorant différentes innovations: une démarche de création d'un signe de qualité et d'origine et la mise en œuvre d'un processus participatif de domestication. *Conclusion* – plaider pour l'implication de tous les acteurs. Toutefois, sans appui ou relais politique, des partenaires économiques ou des grands bailleurs, la recherche ne pourra pas éviter que le *tsiperifery* rejoigne, à brève échéance, l'Annexe II de la CITES.

Mots-clés

Madagascar, *tsiperifery*, poivre sauvage, *Piper* spp., exploitation durable, produits forestiers non-ligneux

A new culinary spice on the international market

Wild pepper from Madagascar (known locally as *tsiperifery*, or better still *voatsiperifery*, the most common commercial tag) has been known to the Malagasy for a long time. It was discovered in 2004 by European celebrity chefs, in particular Olivier Roellinger, a multi-award winning chef, and Gérard Vives, the first to import it to Europe (Couplan, 2009; Vives, 2010). Today, its reputation is well established amongst Europe's restaurateurs, chefs and gourmet spice merchants. All of them rapidly adopted it, ensuring its promotion to the sound of lyrical praise which plays on the product's organoleptic merits, as well as its rare, original, exotic and mysterious nature associated with its endemism to Madagascar and the difficulties of collecting it (Table 1).

Since 2010, this spice has therefore been the object of particular interest and growing demand on the international market (Touati, 2012). However, whilst *tsiperifery* is currently riding a gourmet wave as a luxury epicurean product available in the finest delicatessens and associated with delectable dishes served in the most celebrated restaurants, at the other end of the value chain, in the eastern forests of

Madagascar, it is the object of unchecked collection, contributing to the destruction of the ecosystems without providing a fair share of profit to the poorest of the island's population (Touati, 2012).

The sector has been established without any scientific knowledge of the condition of the resource (availability, diversity), of the impact of collection on the resource, on the setting up of operations, or on the modes of post-harvest processing (notably, drying).

A consortium of Malagasy and French researchers overseen by the Dispositif de Recherche et de Formation en Partenariat Forêts et Biodiversité (Platform in partnership for research training forests and biodiversity) is addressing the issue through an interdisciplinary approach to produce the first objective elements regarding *tsiperifery*. In so doing, they aim to provide the scientific contribution to a sustainable exploitation of this remarkable pepper, taking consideration of the ecological, social and economic imperatives of its harvest, post-harvest processing and trading.

This paper aims to review the knowledge of *tsiperifery* from scratch and to draft from it a research project which the authors intend to implement. It draws on the earliest scientific elements from the authors' own investigations via preliminary and incomplete student research studies (Touati, 2012; Razafimandimby, 2011; Ratsaraefatrivo, 2012; Levesque, 2012). A single scientific article has been published to date by Weil *et al.* (2014), that has been supplemented by information gathered from the internet and, less formally, from the stakeholders in the supply chain.

Abusive exploitation of a traditional forestry product

Tsiperifery, an old familiar of the Malagasy people

Whilst the organoleptic properties of *tsiperifery* are only just finding their way into Western cuisine, it has been well-known to the Malagasy population for its culinary and therapeutic properties, for a very long time.

A survey amongst people living locally to the forest of Tsiacompaniry – a zone with difficult access about 100 km from the capital – who collect and use *tsiperifery* traditionally shows that they use the plant for its culinary and medicinal powers. They are also known to attribute the species with esoteric properties (Table 2). This survey assigned a usage-index corresponding to the formula devised by Phillips and Gentry (1993) of 100%, meaning that every informant questioned stated they had already used at least one part of the plant for one of the different uses mentioned in Table 2. This result shows a very good empirical knowledge of the resource and a wide range of uses by local inhabitants, even if the motivations are different.

Different vernacular names for this plant are associated with its various uses. References to its culinary use are very prevalent, as this pepper is used in place of the traditional *sakay* (chilli in Malagasy): *sakaiala* (forest chilli) and *sakarivonala* (forest ginger), *sakarivondambo* (bushpig ginger). The plant morphology and some of its other cultural uses are also detectable in indigenous names for the plant: *vahibe* (great liana), *tsimahalatsaka* (which wards off rainfall and lightning strikes). And yet, paradoxically, in relation to its main use, the most commonly accepted indigenous name for this spice, as well as its commercial name, is associated with its wound healing properties: *tsiperifery*, meaning literally 'which makes wounds non-existent'. It is also known as '*voatsiperifery*', which means 'fruit of *tsiperifery*'.

TABLE 1. Quotes from French and Anglo-Saxon chefs and spice merchants promoting *tsiperifery* with online prices of *tsiperifery*.

<p><i>Gérard Vives</i> (<i>Vives</i>, 2010): “[...] its aroma bears hints of black pepper and cubeb with woody and earthy notes but with added fresh citrusy and minty notes. Its flavour is very crisp and lingering. It’s got a bite which isn’t fierce but piercing and tenacious. It’s a rare product!”</p>
<p><i>Bien Manger</i>, http://www.bienmanger.com/ (accessed Feb. 29, 2016): “Its name comes from ‘<i>Vo</i>’ which means fruit and ‘<i>tsiperifery</i>’ which is the name of a plant in Madagascar. This wild-tailed pepper has a complex woody nose, and bitter, spicy aromas. A climber growing up big trees in the tropical rainforest in the South East of the island, it’s picked entirely by hand by communities of villagers. [...] It’s the ideal accompaniment for grilled red meats, enhanced by its woody aroma! It’s marvellous with pork and lamb, foie gras mi-cuit, and even red fruit salad or a moelleux of chocolate.” Price: 87 to 174 € kg⁻¹ according to the packaging.</p>
<p><i>Epices Roellinger</i>, http://www.epices-roellinger.com/ (accessed Mar. 1, 2016): “<i>Piper borbonense</i>, of the same family as <i>Piper nigrum</i>, <i>voatsiperifery</i> is a real pepper found in the south of Madagascar. It grows between 10 to 20 metres on creepers in the crown of big trees. Its harvest is so difficult and dangerous that sometimes pickers prefer to cut the trees down... It’s a gentle and aromatic pepper, and suits those who don’t like the ‘meaty’ side to <i>Piper nigrum</i>. I like to use it with sea food, steamed vegetables and fruit. It can be eaten whole.” Price: 202 € kg⁻¹.</p>
<p><i>Les épices rient!</i>, http://www.lesepicesrient.fr/ (accessed Feb. 29, 2016): “[...] This little peppercorn is full of surprises, a real pepper of distinction! Its nose takes you on a veritable plant journey which begins on a blend of full bodied notes of freshness and warmth. The journey continues on the taste buds with the finest of aromatic but the lightest of spicy hints. Wild pepper from Madagascar has no bite: an exquisite spice, full of finesse, it tickles the tongue artfully. We can’t get enough of it!” Price: 197 € kg⁻¹.</p>
<p><i>Spice Trekkers</i>, http://spicetrekkers.com/ (accessed Mar. 23, 2016): “A truly unique wild cubeb sourced from Madagascar. Its growing notoriety amongst Western chefs testifies to the incredibly aromatic profile of this pepper. Ready to take the world by storm. Like cubeb, black and long peppers, <i>voatsiperifery</i> is a true pepper. The woody and floral fragrance of these dense red-brown peppercorns evokes citrus. It has been called upon in Madagascar’s culinary culture for centuries and is ideal for seasoning fish and seafood recipes. Its subtle sweetness and moderate heat are great for desserts and chocolate. For a great red meat seasoning, blend <i>voatsiperifery</i> pepper with other varieties. At one time this was an extremely rare spice. But it is gradually becoming a staple spice for adventurous and inventive cooks.” Price: 250 US\$ kg⁻¹.</p>
<p><i>Sous Chef</i>, http://www.souschef.co.uk/ (accessed Feb. 22, 2016): “<i>Voatsiperifery</i> is an incredibly rare pepper with a strong, pine forest nose, and medium heat – distinguished by light, zesty flavours. <i>Voatsiperifery</i> pepper grows in the hot and humid South-Eastern Madagascan rainforests, where the pepper vines can reach 20 m tall, and only grow in the wild, making picking very difficult. The unripe berries are all hand-harvested by local village communities, and left to dry in the sun which turns the berries black [...]. <i>Voatsiperifery</i> is a beautiful pepper – and a great to lift any dish, whether meat or fish, particularly rich oily fish, or pork. The pepper is also good in sweet dishes, whether sprinkled over a fruit salad, or used to cut through the richness of a chocolate cake.” Price: 100 to 133 £ kg⁻¹.</p>

TABLE 2. Uses of *tsiperifery* by Malagasy people: results of an enquiry amongst 101 pickers (in the areas surrounding Anjozorobe, Ankai and Fianarantsoa), 27 collectors and 11 exporters located in Antananarivo and Toamasina). Only the most frequent replies, reported at least five times, were taken into account (adapted from Razafimandimby [2011]).

Usages	Parts of plant used	Preparations	Uses
Culinary	Fruits	Paste of fresh crushed fruit blended with oil	– ingredient of sakay (chilli pepper) – spice of <i>ravitoto</i> (traditional dish of crushed manioc leaves) – curry substitute
		Whole or ground dried fruit	– spice for enhancing meats, sausages and fish
Pharmacopoeia	Leaves	Ground	– poultice for wound healing
	Fruits	Whole or crushed	– antitussive, bronchial infections
		Ground only	– for treating male sexual disorders (generic use for sakay)
	Stems	Infusion of stems	– used externally for gangrene, scabies and skin lesions – for post-natal infections
Herbal tea		– for treating venomous animal bites – restoring liver function	
Esoteric	Leaves	Ground leaves	– wards off lightning strikes provoked by an <i>ombiasy</i> (sorcerer)
	Stems and roots	Herbal tea	– ingredients for potions and ointments against magical spells
	Leaves	Leaf thrown in the air	– prevents rainfall

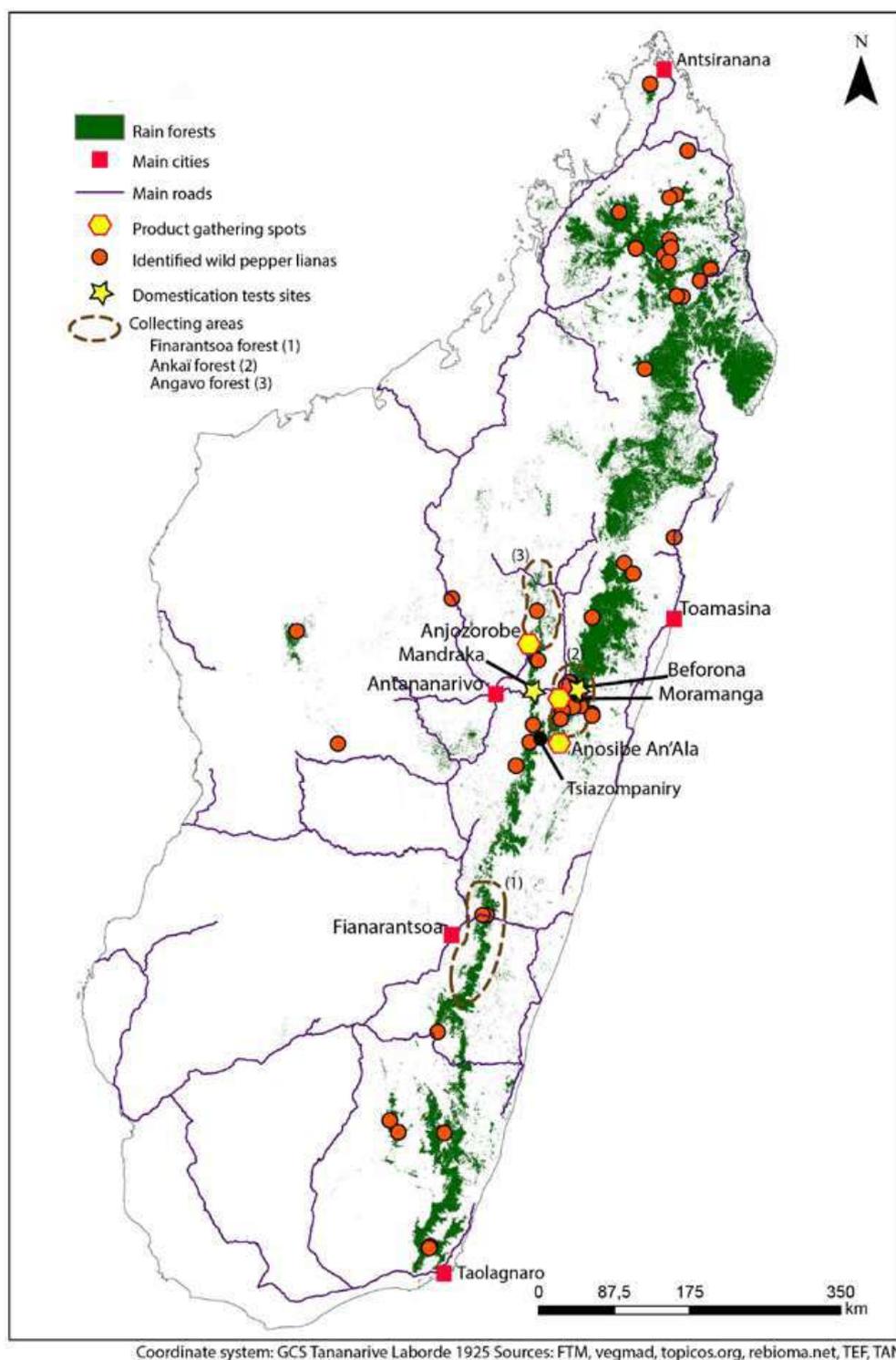


FIGURE 1. Mapping trial of the sites where *tsipirifery* was present, and the gathering spots and sampling points of specimens referenced in the herbaria (TEF and TAN) of Madagascar.

It is sold on local markets (small markets neighbouring the forests), medium-sized markets (in the towns located near the collection points) and regional markets (in Antananarivo and Fianarantsoa).

A wild liana of the rainforest

Whilst certain information regarding the plant, its biology and its ecology is available, there is still a lot of basic knowledge lacking. Currently, information as basic as the boundaries of *tsiprifery*'s distribution is not completely fixed. Figure 1 is an attempt to synthesize current knowledge on its distribution, based essentially on the word of the collectors and the collection points of specimens deposited in Madagascar's two national herbaria (TEF of the Centre National de Recherches Appliquées au Développement Rural, and TAN of the Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza). It shows that *tsiprifery* can be found in the majority of the evergreen forests in eastern Madagascar right from Antsiranana at the northerly tip down to Taolagnaro in the south.

The plant is a liana, which climbs up to 10 to 12 metres on a support, generally large trees (Figure 2a). It appears that certain species of tree take prevalence over others as supports: *Peponidium buxifolium*, *Bremeria trichophlebia*, *Dichaetantera arborea*, *Cryptocarya* spp., *Ocotea* spp., *Syzygium* spp. (Razafimanandimby, 2011). The liana climbs up the support attaching itself by roots which are produced at the nodes (Figure 2b). The leaves are simple and alternate. Leaf dimorphism can be seen to occur in the same plant. The or-

thotropic stems growing from the collar bear cordate leaves (Figure 2c) whilst the plagiotropic branches in the crown have elliptical to oblong shaped leaves (Figure 2d). The plant is dioecious. Male and female inflorescences are composed of solitary spikes opposite the leaf (Figures 2e-f). Its fruits consist of small berries ranging in color at maturity from red to orange (Figure 2g). These berries retain their pedicels, which detach themselves from the stalk on drying (like the cubeb). This explains why they are sometimes referred to as 'tailed pepper of Madagascar'. They flower annually. Optimal fruiting time is between October and December.

These botanical elements confirm that *tsiprifery* belongs to the *Piper* genus (Piperaceae family). This genus contains more than 2,000 known species throughout the world (Quijano-Abril *et al.*, 2006; Jaramillo *et al.*, 2008), less than 600 of which have been described (Jaramillo and Manos, 2001). However, the taxonomic classification of *tsiprifery* is unclear. The last valid revision of the Malagasy peppers established by De Candolle in 1923 (De Candolle, 1923; Decary, 1946) divides *tsiprifery* into three species: *Piper borbonense* C.DC, *Piper pyriforme* Vahl, and *Piper pachyphyllum* Baker. In 1946, Decary (1946) named *Piper borbonense*, what produces "a sort of cubeb pepper" amongst Madagascar's stimulant plants. Manjato *et al.* (2010) produced a new classification in 2010 which remains provisional and unpublished, identifying thirteen species of *Piper* in Madagascar including *P. pachyphyllum*, *P. borbonense*, *P. helmi*, and four new endemic species, which may

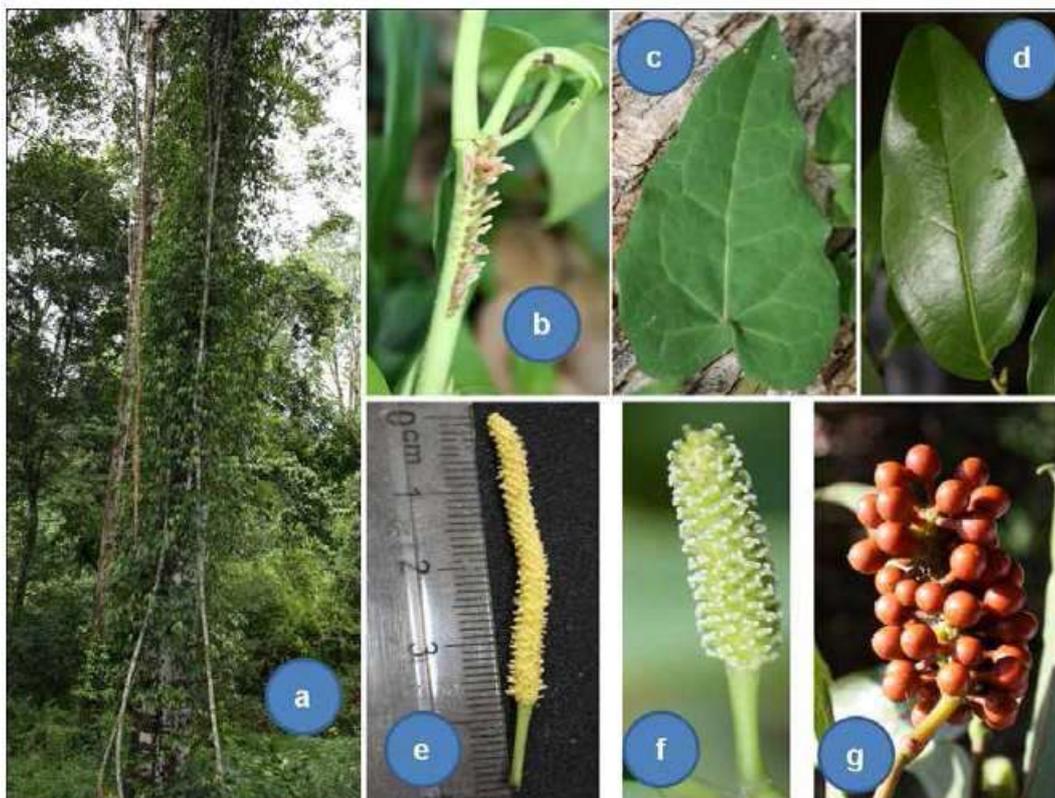


FIGURE 2. Botanical elements: a) *tsiprifery* on its support; b) clinging roots; c) cordate leaves; d) elliptical leaves; e) male inflorescence; f) female inflorescence; g) mature bunch of fruit (Photos by Razafimanandimby).

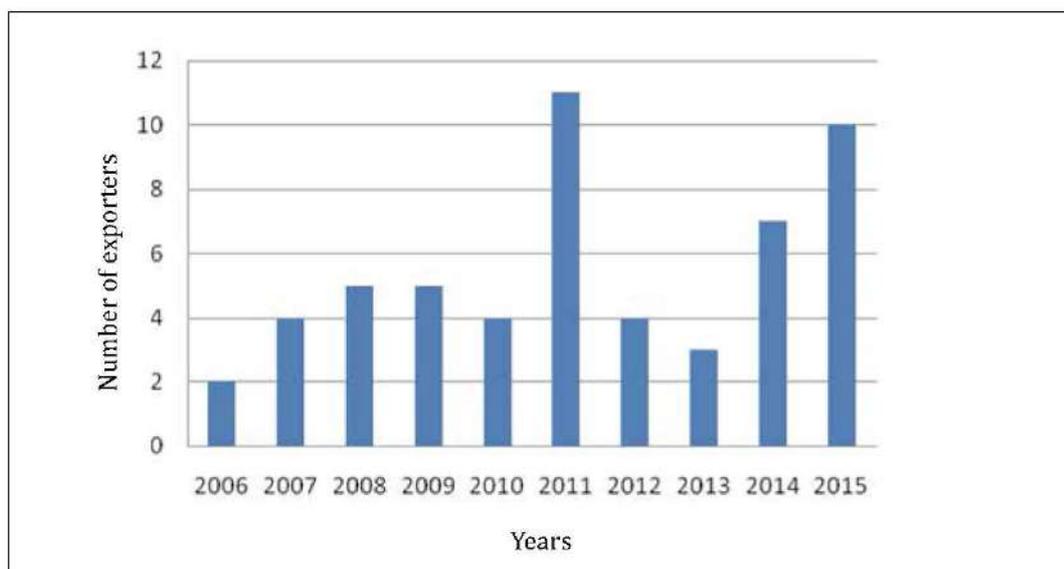


FIGURE 3. Progression in the number of exporters of *tsiperifery* supplied by the catchment area of Anjozorobe-Angavo from 2006 to 2015.

correspond to descriptions of *tsiperifery*. It is obvious from these infrageneric classification studies of the *Piper* genus in Madagascar that “*tsiperifery*” as a generic denomination very likely applies to more than one species.

Studies using the tools of molecular biology are in progress to clarify this information and provide answers as to: whether the variations observed represent infrageneric or infraspecific diversity; whether *tsiperifery* are really endemic to Madagascar; what the genetic association of *tsiperifery* is with *P. borbonense* from Reunion Island; what the relationship is between genetic diversity and organoleptic quality, and whether there is a potential in genetic selection for improving the quality of products, offering prospects for domestication of *tsiperifery*.

A recent and systematic operation

Local entrepreneurs and exporters promptly identified the economic potential of *tsiperifery* and snapped it up. Since its inception in 2004, the export sector has been rapidly developing. In one of the oldest picking catchments, at Anjozorobe-Angavo, the number of handlers has risen from two in 2006 to around ten at present, varying widely from one year to another (Figure 3). Added to these local businesses, a number of foreign companies have developed their own sectors, trading nonetheless in what seems to be low volumes (Touati, 2012).

Touati (2012) estimated around 50 t the total exports of *tsiperifery* (dry peppercorns) in 2011. In 2014, an estimated weight of 25 t was exported. These figures need to be treated with caution, as they are estimates provided by the sector participants. Since wild pepper is at present unregulated, it is presently exported as black pepper and therefore not referenced under Madagascar's exports (Raharijaona, 2015). However, these figures give a rough idea of the quantities exported, which show that the trade in *tsiperifery* addresses a niche market compared with other spices exported by Madagascar, such as cloves and vanilla (Danthu *et al.*, 2014).

It seems nevertheless that picking exceeded the natural production capacity of the first areas exploited. As a consequence, handlers have extended their collecting areas and opened up new supply catchments. The exported peppercorns still come mainly from two areas: the natural forests of Angavo (worked since 2006) and Ankaï (worked since 2009) (Figure 1). An operation began in the Flanarantsoa corridor in 2009 (Figure 1) but it appeared to have ceased in 2012 (Touati, 2012).

Within these collecting areas, and external to the local traditional market, the *tsiperifery* operation is organized as a supply chain with four levels at most (Figure 4). The *tsiperifery* operation still seems to be driven predominantly by a logic of short term gain and maximum profit.

The pickers are the first link in the supply chain. They are local peasant farmers with meagre earnings, who live in or bordering on the forest, and subsist on food crops, supplemented by what they can earn from collecting non-timber forest products such as honey and pepper. At the beginning of the picking season, the pickers are approached by the handlers, the second link in the chain.

These handlers are not specialised; they act as intermediaries and deal in a wide diversity of local products (chilli peppers, guavas, ginger...) selling them on to exporters and national distributors located in the urban centres (mainly in Antananarivo and Toamasina), who make up the third level in the supply chain. The produce is then sold in retail shops across the island and exported on the international market.

The handlers manage the operations of sorting, drying, storing and transporting the fruits. It is rare that they deliver fresh *tsiperifery* to their clients because of the increasing remoteness of the growing zones and because drying and then transporting the dry peppercorns improves the operation's profitability. Indeed, dry batches do not rot, are cheaper to transport, sell for more and are easier to keep. Some even use their storage facility to speculative ends.

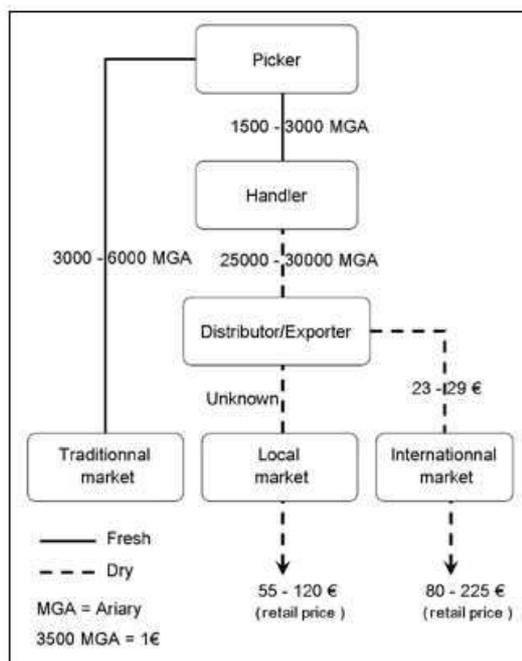


FIGURE 4. Structure of the sector and retail price scale (Ariary kg⁻¹) for fresh and dry *tsiperifery* in the picking catchment of Angavo forest in 2015.

There are no contractual relationships between pickers, handlers and exporters. At each level of the sector, batches can be sold to a higher bidder, not to mention an opportunistic buyer. The lack of structure in the sector limits the possibilities for technical support, which might result in improvements to the technical, environmental and social qualities of the product.

There is an extreme inequity in the distribution of added value between participants in the wild pepper supply chain (Figure 4). It apportions the smallest earnings to the poorest located at the upper reaches of the operation and generates more profit for those downstream. The picker sells 1 kg fresh peppercorns to the handler for 3,000 Ariary (MGA) (0.80 €). Considering the fresh berries contain 80% moisture, this amount is roughly equivalent to 15,000 MGA (4 €) per kilo of dry *tsiperifery* (Figure 4). Dry *tsiperifery* in Europe and the USA can sell for anything up to and above 200 € kg⁻¹ in delicatessens and online (Table 1; Figure 4). Consequently, the picker receives 2% of the product's final value. Whilst this is a rough calculation, it shows that the operators upstream in the wild pepper sector come off very badly compared with other export operations, such as the clove sector, in which the producer receives up to 15% of the product's final value: the producer is paid 20,000 MGA kg⁻¹ cloves, equivalent to 5.70 €, and it is sold <100 € kg⁻¹ on the European wholesale market (Danthu *et al.*, 2014; Demangel, 2011).

The authors believe that the impact of uncontrolled expansion in the sector on a badly identified resource about which neither the availability nor the biology is known needs to be assessed. Similarly, the impact on the biological resource, but also the distribution of earnings between the different participants should be ascertained.

A resource faced with multiple threats

Environmental risks associated with destructive picking practices

Previously *tsiperifery* would have been picked at an opportune time whilst out in the forest for other activities (hunting, collecting other produce), but now it is collected systematically. This excessive strain is aggravated by a destructive method of picking, which consists in ripping away the fruiting creeper from its host and even cutting the support along with the liana to access the berries. This picking method leads to the rarefaction of female rootstock in the growing zones. Whilst it endangers the resource itself, it also harms the forest ecosystems and exhausts the picking catchment area in the short-term.

Moreover, the abundance of *tsiperifery* vines is viewed by the locals as an indication of soil fertility and as such a sign that the soil is right for slash and burn (*havy* in Malagasy, a widespread agricultural practice in the eastern forestry corridor [Aubert *et al.*, 2003]). Consequently, it is not unusual to see an area richly supplied in *tsiperifery* either stripped bare or transformed into paddy field (Levesque, 2012). Timber poaching further encourages new openings in the canopy, thus depriving wild pepper vines of both potential hosts (Touati, 2012; Razafimandimby, 2011), as well as the shade essential for the growth of the vine, resulting in the destruction of their ecosystem to which they are very sensitive (Razafimandimby, 2011).

On this basis stands the difficult issue of balancing the preservation of the ecosystems and a sustainable exploitation of *tsiperifery*.

Variations in the product quality, a threat to the reputation of *tsiperifery*

The organoleptic quality of *tsiperifery* is considered very unreliable by those involved in the operation, notably exporters and retailers, but also consumers, when questioned. This irregularity and sometimes mediocrity in the quality could in the long run damage the reputation of *tsiperifery*, deterring buyers and impacting on the incomes of the sector's different operators.

Handlers and exporters point the finger at postharvest treatments and irregularities in the maturity of the picked berries as a reason for this decline in quality, what has been validated by Weil *et al.* (2014). However, there might be other factors such as genetic variability and the environment (climate, terroir, soil, phyto-sociology) behind this variability. Handlers and exporters also complain about the instability of supply connected to unreliable provision. Quantities collected vary substantially throughout the year, and from one year to the next. Some operators explain this irregularity by the inter-annual variation in production of lianas and others put it down to resource rarefaction. The latter argument is supported by the fact that pickers have to trek further and further into the forest, each year, to find new fruiting vines. The foraging expedition that used to take one hour now takes more than six, and in order to ensure a good crop, some pickers in certain zones now spend four to seven days camping out in the forest to reach areas suspected to be well-supplied with lianas.

One field of knowledge, just opened up by Weil *et al.* (2014), raises questions about the quality of the products. The impact of postharvest treatments and the irregularity in the maturity of the berries on the quality of *tsiperifery* vines

remain to be explored, as well as the influences of biological determinants (genetic and morphological diversity) and the ecological conditions for expressing the organoleptic quality.

Research implicated in the development of a sustainable sector

At the present time, a context combining significant uncertainty and urgency hangs over *tsiperifery* exploitation in Madagascar. Information and data collected to date lead us to conclude that the various stakeholders in the sector, pickers, handlers, economic operators and public authorities operate without reliable knowledge of the plant ecology, the extent of real stock, the sustainable level of picking, the different picking practices, or the impact of treatments on the quality of the product and the durability of the sector. This lack of knowledge and the absence of some form of coordination in the sector are two limiting factors. A companion research project may go some way to addressing these factors. Reducing uncertainties about the biology of the plant, its exploitation and transformation may improve the relevancy of stakeholders' decisions and actions.

However, at its current rate of degradation, the resource cannot wait for scientific knowledge to be fully conclusive before the process of circulating innovations is implemented. It seems imperative to accelerate the innovation process by grounding the research on *tsiperifery* in a combined partnership between scientists, economic operators, administrative bodies and local communities. Adopting the so-called paradigm of post-normal science (Funtowicz and Ravetz, 1993) would enable the delay in knowledge production to be bridged. A consultative participatory approach in which researchers collaborate with all stakeholders should bring about an improvement in efficiency of the innovation process (Joly and Lemarié, 2000) and simultaneously accompany the emergence of sustainable adaptive governance (Dietz *et al.*, 2003) in the *tsiperifery* sector.

The proposed strategy takes its inspiration from Douthwaite *et al.* (2001) 'Follow the Technology' concept. It consists of relating to local communities and economic operators credible technical solutions which, whilst not completely finalised, offer 'plausible promises' of success. Follow-up and evaluation of adoption, refusal or adaptation of these technical solutions will feed into the recurring innovation process. Preliminary results currently in the pipeline will allow the authors to consider implementing the concept at a local level at several sites and in two complementary and connected spheres: (i) development of a 'label' of quality and origin of *tsiperifery*, and (ii) a process of domestication drawn from a pool of selected plant matter.

We are currently working on these two major areas of research within various projects funded by (or accountable to) different financing bodies: the European Union through projects supported by the European Development Fund (EDF), the French Ministry of Foreign Affairs and International Development (PISCCA fund for civil society: 'Innovative projects from Civil Societies and Coalitions of Actors'). Whilst these projects involve research, implicating particularly the present authors' collective, they also require the actors in the supply chain to join forces, specifically those downstream (entrepreneurs/exporters). The priority in these projects is to improve the competitiveness, organization, sustainability, ethics and reputation of the sector, with specific reference to the upstream element (pickers/collectors).

A process for creating a 'label' of quality and origin, the basis for sustainable management

Wild pepper from Madagascar ranks highly amongst the premium quality, niche market spices (Couplan, 2009; Vives, 2010). The reputation it enjoys on the international market is based on its organoleptic qualities, its unique origin and rarity. Distributors and exporters thus tap into the exoticism of Madagascar.

The boom in international demand for 'quality' products whose origin is known to the consumer coincides with the emergence of societal concerns such as environmental conservation, fair trade and enhancement of cultural heritage. Developing a recognized seal of quality may therefore contribute to the sustainability of *tsiperifery* pepper. Obtaining a quality label is a voluntary procedure carried out by a group to promote a product by highlighting a distinctive comparative advantage. The reason for this distinction may be in the production, processing or marketing of the product. There are many different types of voluntary quality labels for food products. Amongst those which are well-known to European consumers are, for example, the labels of origin such as protected geographical indication (PGI), and protected designation of origin (PDO), the various national and European organic farming logos and the Fairtrade certification. According to Amsallem (2010), Gloanec and Porphyre (2012), and Barjolle *et al.* (2013), the certification of quality associated with origin brings benefits in three spheres: environmental, social and economic.

Pepper from Penja (Cameroon), white honey from Oku (Cameroon) as well as coffee from Zياما (Guinea), were the first officially protected geographical indications (PGI) in Africa. This approach appears to be conducive to improving market opportunities and increasing incomes for the different participants in local operations, including the pickers (AFD, 2014). Such an approach may also benefit *tsiperifery* from Madagascar.

The implementation process of a geographical indication is well established and, as applied to *tsiperifery*, would consist in the following stages (AFD, 2014):

- (i) define the intrinsic qualities of *tsiperifery*;
- (ii) define and clarify the factors determining these qualities (means of harvesting, postharvest treatments, etc.);
- (iii) draft detailed technical specifications (plant management, good picking practices, processing and preserving related regulations, etc.);
- (iv) delineate favorable production areas;
- (v) identify all concerned value-chain stakeholders (pickers, handlers, exporters); and
- (vi) apply to the bodies responsible for granting and regulating the label.

However, there are potential obstacles inherent in the process, such as the fact that Madagascar is not a member of the OAPI (Organisation Africaine de la Propriété Intellectuelle) which registered the first PGI mentioned above. Furthermore, providing for a geographical indication process in developing countries requires certain key issues to be addressed, starting with a system to achieve dialogue and negotiation among stakeholders (Cormier-Salem and Rousset, 2009; François *et al.*, 2009). A set of specifications must then be determined ('code of practice') that would explicitly link sustainable production and processing methods with the acquisition of anticipated qualities (intrinsic and extrinsic) of the local produce (Cormier-Salem and Rousset, 2009).

The stakeholders in the operation would further be required to organize themselves in such a way as to support and make a concerted commitment to their product (François *et al.*, 2009).

With regard to *tsiperifery* wild pepper, the entire process would currently be difficult to accomplish. Some prerequisites are lacking, such as the official PGI registration process in Madagascar, as well as quality characterization and delimitation of the production zone, all of which depend on further research. However, some promising assets are present. Firstly, the operation relies on the involvement of a very small number of players. The product is highly profitable for pickers, processors and traders. Research is already actively participating. Some developments could therefore be envisaged through a process of capacity building (AFD, 2014). From this perspective, the first stage could be to back the creation of a collective body of *tsiperifery* pickers.

Domestication for sustainable management

The second field of action research that the collective proposes to open up is the domestication of *tsiperifery* (Ceuppens, 2014). This would ensure fruit production which is both stable and easy to manage in quality and quantity, and reduce the rate of picking from the natural environment. In the long run, domestication enables a process of improvement in the intrinsic quality of the plant and the produce.

However, the domestication of a forest species is a complex procedure (Simons and Leakey, 2004). Where *tsiperifery* is concerned, it requires interdisciplinary research to be applied to different aspects of the activity: (i) geneticist, quality experts, chemists and biologists to define and select a superior quality plant material; (ii) agronomists and ecologists to improve propagation methods; (iii) technologists and agronomists to ensure the proficiency in the product's transformation; and (iv) sociologists and economists to highlight different ways of developing and organising a domestic *tsiperifery* operation.

This domestication would bring about positive outcomes for local populations as shown by Leakey *et al.* (2005): decline in poverty, improvements in household income of pickers, food security, reduced pressures on the ecosystem. An added important consideration is that it will also bring about a reconfiguration in the social and spatial production activities. The involvement of local stakeholders early on in the innovation process should make it possible to anticipate these changes and preserve a degree of equity in the share of the profits of this domestication.

Advocacy for involving all players of the *tsiperifery* sector

There are some very old, well documented examples of poorly thought out exploitation of Madagascar's non-timber forestry products such as natural rubber (from forest species such as *Euphorbia intisy*) in the early 19th century (Danthu *et al.*, 2016), and more recently *Prunus africana* (BIODEV, 1999; Stewart, 2003; Jimu, 2011). They resulted in a weakening of the resource such that the plant species in question have been classified in the CITES appendix II (CITES, 2016), which implies that trading them is subject to official approval and quotas. These sectors consequently slumped and the products now traded in their place are substitutes. It can only be assumed from the dynamics observed combined with a lack of a sustainable management strategy for the resource and its valorization context and control (CITES, 2016) that *tsiperifery* is heading in the same direction.

In the face of these observations and in order to establish the bases for sustainable exploitation of wild pepper in Madagascar, whilst ensuring the conservation of the ecosystems and fair earnings for all the operators, research would be organised around three axes: (i) improve knowledge of the plant's biology, particularly its genetic diversity, the delimitation of its distribution area, the evaluation of its total stock and the characterisation of the transformation procedures used to optimise the quality of its products; (ii) develop technical itineraries for domestication, by exploring ecological and social effects of different domestication strategies; (iii) support the coordination of the sector via a process of co-construction of a collective 'label' involving all the stakeholders. Considering the urgency and fragility of the situation, a strategy involving scientists, economic operators, authorities and local communities is proposed in order to test, evaluate and rapidly transfer (or not) the innovations.

However, such an approach can only be effective if backed by a sustained political and economic commitment to support the project. Without proactive support from government authorities, professional stakeholders and international organisations, *tsiperifery* could rapidly join the ranks of *Euphorbia intisy*, *Prunus africana*, and the Malagasy rosewoods in the CITES Appendix II.

Acknowledgments

This study was carried out by the DP 'Forêts et Biodiversité', a partnership between FOFIFA, the University of Antananarivo and CIRAD. It was supported by 'France Volontaires'. The authors would like to thank the FSP 'Parrur' (project 'InnovEpicé') funded by the French Ministry of Foreign Affairs and International Development, the QualiReg network, and CIRAD which funded this study. The association 'Words for Solidarity' is gratefully acknowledged for the translation.

References

- AFD (Agence Française de Développement) (2014). IAFD et les indications géographiques protégées – valoriser les savoir-faire et accroître les revenus des producteurs (Paris, France: AFD). 4 pp.
- Amsellem, I. (2010). Indications géographiques: qualité des produits, environnement et cultures, Savoirs Communs 9 (Agence Française de Développement et Fonds Français pour l'Environnement Mondial).
- Aubert, S., Razafiarison, S., and Bertrand, A. (eds.) (2003). Déforestation et systèmes agraires à Madagascar – Les dynamiques des *tavy* sur la côte orientale (Montpellier, France: Cirad/Cite/Fofifa).
- Barjolle, D., Renard, O., and Bernardoni, P. (2013). Etude du potentiel de la commercialisation des produits agricoles des pays ACP (Afrique, Caraïbes, Pacifique) utilisant des indications géographiques et des marques avec origine (Lausanne, Switzerland: REDD SA).
- BIODEV (1999). Etude de la filière flore sauvage: *Pygmaean africanum*. Rapport final (Antananarivo, Madagascar: Unité de Coordination du PEI/Forêt, Ministère des Eaux et Forêts). 71 pp.
- Ceuppens, Q. (2014). Madagascar wild pepper at risk. <http://www.agriculture-biodiversité-oi.org/en/Nature-agriculture/New-from-the-field/Articles> (accessed Apr. 1, 2016).
- CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) (2016). Appendices I, II and III. <https://cites.org/fra/app/appendices.php> (accessed Mar. 20, 2016).
- Cormier-Salem, M.C., and Roussel, B. (2009). Localiser les produits et valoriser les spécialités locales – Une dynamique générale et foisonnante, Autre part 50, 3–15. <https://doi.org/10.3917/autr.050.0003>.

- Couplan, F. (2009). *Le régal végétal – Plantes sauvages comestibles* (Paris, France: Editions Sanga de la Terre).
- Danthu, P., Penot, E., Ranoarisoa, K.M., Rakotondravelo, J.C., Michel, I., Tiollier, M., Michels, T., Normand, F., Razafimamonjison, G., Fawbush, F., and Jahiel, M. (2014). The clove tree of Madagascar; a success story with an unpredictable future. *Bois For. Trop.* 320, 83–96.
- Danthu, P., Razakamanarivo, H., Deville-Danthu, B., Razafy Fara, L., Le Roux, Y., and Penot, E. (2016). The brief and forgotten history of forest rubber in Madagascar; yet first subject of controversy between biodiversity conservation and natural resource exploitation. *Bois For. Trop.* 328, 27–43.
- De Candolle, C. (1923) *Piperacearum clavis analytica*. *Candollea* 1, 65–415. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.15548>.
- Decary, R. (1946). *Plantes utiles de la flore malgache*. *Rev. Int. Bot. App. Agric. Trop.* 26, 383–389. <https://doi.org/10.3406/jatba.1946.1979>.
- Demangel, A. (2011). *Faisabilité de la mise en place d'une indication géographique sur le clou de girofle à Madagascar* (Cergy-Pontoise, France: Ecole supérieure d'Agro-Développement International [ISTOM]). *Mémoire de fin d'étude*, 103 pp.
- Dietz, T., Ostrom, E., and Stern, P. (2003). The struggle to govern the commons. *Science* 302, 1907–1912. <https://doi.org/10.1126/science.1091015>.
- Douthwaite, B., de Haan, N.C., Manyong, V., and Keatinge, D. (2001). Blending "Hard" and "Soft" science: the "Follow-the-Technology" approach to catalyzing and evaluating technology change. *Ecol. and Soc.* 5 (accessed Mar. 21, 2016).
- François, M., Seyrevath, P., and Brun, J.M. (2009). Indication géographiques au Cambodge – Protéger les marques de territoire au profit des producteurs ruraux. *Autre part* 50, 75–91. <https://doi.org/10.3917/autr.050.0075>.
- Funtowicz, S.O., and Ravetz, J.R. (1993). Science for the post-normal age. *Futures* 25, 739–755. [https://doi.org/10.1016/0016-3287\(93\)90022-L](https://doi.org/10.1016/0016-3287(93)90022-L).
- Gloane, C., and Porphyre, V. (2012). *Les démarches de qualité en Océan Indien: quelles réponses face aux enjeux des filières agroalimentaires de l'Océan Indien?* (Saint Pierre de La Réunion, France: Réseau QualiREG).
- Jaramillo, M.A., Callejas, R., Davidson, C., Smith, J.F., Stevens, A.C., and Tepe, E.J. (2008). A phylogeny of the tropical genus *Piper* using ITS and the chloroplast intron psbJ-petA. *Syst. Bot.* 33, 647–660. <https://doi.org/10.1160/036364408786500244>.
- Jaramillo, M.A., and Manos, P.S. (2001). Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *Am. J. Bot.* 88, 706–716. <https://doi.org/10.2307/2657072>.
- Jimu, L. (2011). Threats and conservation strategies for the African cherry (*Prunus africana*) in its natural range – A review. *J. Ecol. Nat. Environ.* 3, 118–130.
- Joly, P.B., and Lemarié, S. (2000). Cinquante ans d'innovation en agriculture – Quelques enseignements des approches socio-économiques. *Econ. Rur.* 255, 86–97. <https://doi.org/10.3406/ecoru.2000.5159>.
- Leakey, R.R.B., Tchoundjeu, Z., Schreckenber, K., Shackleton, S.E., and Shackleton, C.M. (2005). Agroforestry tree products (AFTPs): targeting poverty reduction and enhanced livelihoods. *Int. J. Agr. Sustain.* 3, 1–23. <https://doi.org/10.1080/14735903.2005.9684741>.
- Levesque, A. (2012). *Etude de différents schémas de vie mis en œuvre sur le Tsiperifery-poivre sauvage malgache* (La Réunion, France: CIRAD et SupAgro). *Mémoire de césure*, 98 pp.
- Manjato, N., Ramahefaharivelo, A., Davidson, C., and Phillipson, P. (2010). The Malagasy species of *Piper* (Piperaceae). *Scr. Bot. Belg.* 46, 284.
- Phillips, O., and Gentry, A.H. (1993). The useful plants of Tambopata, Peru: I. Statistical hypotheses tests with a new quantitative technique. *Econ. Bot.* 47, 15–32. <https://doi.org/10.1007/BF02862203>.
- Quijano-Abril, M.A., Callejas-Posada, R., and Miranda-Esquivel, D.R. (2006). Areas of endemism and distribution patterns for neotropical *Piper* species (Piperaceae). *J. Biogeogr.* 33, 1266–1278. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01501.x>.
- Raharijaona, A.S. (2015). *L'importance de l'identification juridique des participants à la gestion durable du tsiperifery: cas d'Anjozorobe* (Antananarivo, Madagascar: Université d'Antananarivo). *Mémoire de Master*, 144 p.
- Ratsaraefatrarivo, M.H.T. (2012). *Etude de variabilité spécifique du poivre sauvage ou voatsiperifery, Piper sp. (tsiperifery) dans les versants ouest et est du corridor Anjozorobe-Angavo et détermination des paramètres de qualité* (Antananarivo, Madagascar: Ecole Normale Supérieure, Université d'Antananarivo). *Mémoire de Certificat d' Aptitude Pédagogique de l'Ecole Normale*, 76 pp.
- Razafimandimby, H. (2011). *Etudes écologiques et ethnobotaniques de Tsiperifery (Piper sp.) de la forêt de Tsiazompaniry pour une gestion durable* (Antananarivo, Madagascar: Université d'Antananarivo). *Mémoire de Diplôme d'Etudes Approfondies*, 48 pp.
- Simons, A.J., and Leakey, R.R.B. (2004). Tree domestication in tropical agroforestry. *Agroforest. Syst.* 61, 167–181. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000028997.74147.f9>.
- Stewart, K.M. (2003). The African cherry (*Prunus africana*): can lessons be learned from an over-exploited medicinal tree? *J. Ethnopharmacol.* 89, 3–13. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2003.08.002>.
- Touati, G. (2012). *Etat des lieux de la filière du poivre sauvage de Madagascar – Un produit forestier non ligneux exploité pour la commercialisation* (Cergy-Pontoise, France: Ecole supérieure d'Agro-Développement International [ISTOM]). *Mémoire de fin d'étude*, 78 pp.
- Vives, G. (2010). *Poivres* (Rodez, France: Editions du Rouergue).
- Weil, M., Descroix, F., Shum Cheong Sing, A., Boulanger, R., Hoarau, M., Levesque, A., and Bohuon, P. (2014). Postharvest treatments of wild pepper (*Piper* spp.) in Madagascar. *Fruits* 68, 371–380. <https://doi.org/10.1051/fruits/2014025>.

Received: Jul. 26, 2016

Accepted: Nov. 23, 2016

**Annexe 2 : Résumé et page de titre de la présentation orale dans
« international symposium on survey of uses of plant genetic
resources to the benefit of local populations » de l'ISHS du 18 au 22
septembre à Antananarivo, Madagascar.**

**Characterization of the phenotypic diversity of Tsiperifery (*Piper spp.*), an
under-studied wild pepper of Madagascar in spite of an international fame.**

H. Razafimandimby^{1,2}, L. Gautier³, J.M. Leong Pock Tsy¹, D. Verhaegen⁴, L. Ramamonjisoa^{2,5}.

¹Centre National des Recherches Appliquées au Développement Rural (FOFIFA), Antananarivo, Madagascar ; ²Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Université d'Antananarivo, Madagascar ; ³Conservatoires et Jardins Botaniques de la ville de Genève, Suisse ; ⁴Centre de coopération international en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), Montpellier, France ; ⁵Silo National des Graines Forestières, Antananarivo, Madagascar.

Abstract

Tsiperifery or wild pepper from Madagascar (*Piper spp.*) is a vine belonging to the genus *Piper* (Piperaceae) growing in humid forests of Madagascar. Many uses of the vine are well known by the Malagasy people. The Tsiperifery sector is expanding on the international market. The collect of Tsiperifery is a complementary income for harvesters who are poor peasants living on the edge of the forest. The current context of Tsiperifery exploitations is a combination of strong uncertainties and an emergency situation. Indeed, this resource is subject to destructive collect methods and its potential habitat is threatened by deforestation. However, there is very little scientific knowledge available to lay a sustainable management of this resource. As for the taxonomic classification only phenotypic diversity is currently documented and use for species discrimination.

Morphometric analyzes were carried out to characterize phenotypic variability of this wild pepper. The results show that Tsiperifery consists of four morphotypes in which anyone are probably not yet described. These results constitute the scientific tools for the identification and characterization of the "Tsiperifery" resource which are important for the management methods such as a process of protection and / or domestication of this heritage.

Keywords: Malagasy wild pepper, *Tsiperifery*, diversity, sustainable management



**Characterization of the phenotypic diversity of Tsiperifery
(*Piper spp.*), an under-studied wild pepper of Madagascar in
spite of an international fame**

Harizoly RAZAFIMANDIMBY, FOFIFA/ ED GRND

Laurent GAUTIER, CJBG

Jean Michel LEONG, FOFIFA

Daniel VERHAEGEN, CIRAD

Lolona RAMAMONJISOA, SNGF/ESSA

Annexe 3 : Résumé de la présentation orale dans le symposium QUALIREG sur « La recherche et l'innovation pour la qualité et le développement du secteur agroalimentaire en Océan Indien » du 20 au 24 novembre à l' Université de Maurice , Réduit, Ile Maurice.

Le *tsiperifery*, une épice malgache émergente sur le marché international malgré une exploitation non maîtrisée : état des connaissances et perspectives

Harizoly Razafimandimby^{1,2,3}, Hanitriniaina Andrianoelisoa^{1,2}, Jean-Michel Leong Pock Tsy^{1,2}, Mathieu Weil⁴, Romule Randrianaivo^{5,2}, Lolona Ramamonjisoa^{3,6}, Jérôme Queste^{2,4}, Jean Paul Danflous⁴, Pascal Danthu⁴

1 : FOFIFA, DRFGN, BP 904 Antananarivo 101 , Madagascar; 2 : DP Forêts et Biodiversité Madagascar, BP 853 Antananarivo 101, Madagascar; 3 : Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques, Université d'Antananarivo, BP 175 Antananarivo 101, Madagascar; 4 : Coopération Internationale de Recherche Agricole pour le Développement, France; 5 : FOFIFA, DRT, BP 904 Antananarivo 101, Madagascar; 6 : Silo National des Graines Forestières, BP 5091, Antananarivo 101, Madagascar.

Résumé

Le *tsiperifery* est un poivre sauvage de Madagascar. Ses qualités organoleptiques uniques, son origine endémique et exotique lui ont conféré une forte notoriété sur le marché international et ont incité nombreux acteurs à s'investir dans sa récolte et son commerce. La filière s'est organisée alors que très peu de connaissances scientifiques sont disponibles. C'est pourquoi, un consortium de chercheurs chapeauté par le dispositif de recherche en partenariat Forêts de Biodiversité s'est saisi de la question et s'est fixé pour objectif de développer des bases scientifiques afin d'accompagner une filière durable d'exploitation du *tsiperifery*.

Après quelques années de recherche, une analyse bibliographique a permis d'identifier trois principaux blocages à la mise en place d'une filière d'exploitation durable de *tsiperifery*. (i) La plante est encore mal connue : des informations aussi basiques que son aire de répartition, sa taxonomie, son écologie, ses modes de reproduction ne sont pas actuellement disponibles. (ii) La collecte est non durable : la collecte du *tsiperifery* est un facteur de dégradation des forêts malgaches : abattage des lianes, voire des arbres-support, déforestation. (iii) La filière rémunère mal les récolteurs locaux : la récolte est réalisée par les populations locales qui en retirent un revenu faible comparé aux plus-values des autres acteurs de la filière.

Ces constats nous suggère une démarche de recherche d'accompagnement pour une valorisation prenant en compte à la fois les impératifs écologiques, sociaux et économiques de sa collecte, de sa préparation et de sa commercialisation. Nous proposons d'accompagner la filière vers une exploitation durable en explorant différentes innovations : une démarche de création d'un signe de qualité et d'origine et la mise en œuvre d'un processus participatif de domestication. Deux projets sur la domestication (CAPETSIP et DOMETSIP) sont actuellement en cours.

Annexe 4 : Paroles de cuisiniers et d'épiciers faisant la promotion de *Tsiperifery*. (Source : Razafimandimby et al., 2017)

« [...] son odeur évoque le poivre noir et le cubèbe avec des notes boisées et terreuses mais aussi des notes fraîches d'agrumes et de menthe. Son goût est très frais et persistant. Son piquant n'est pas violent mais incisif et tenace » [2]

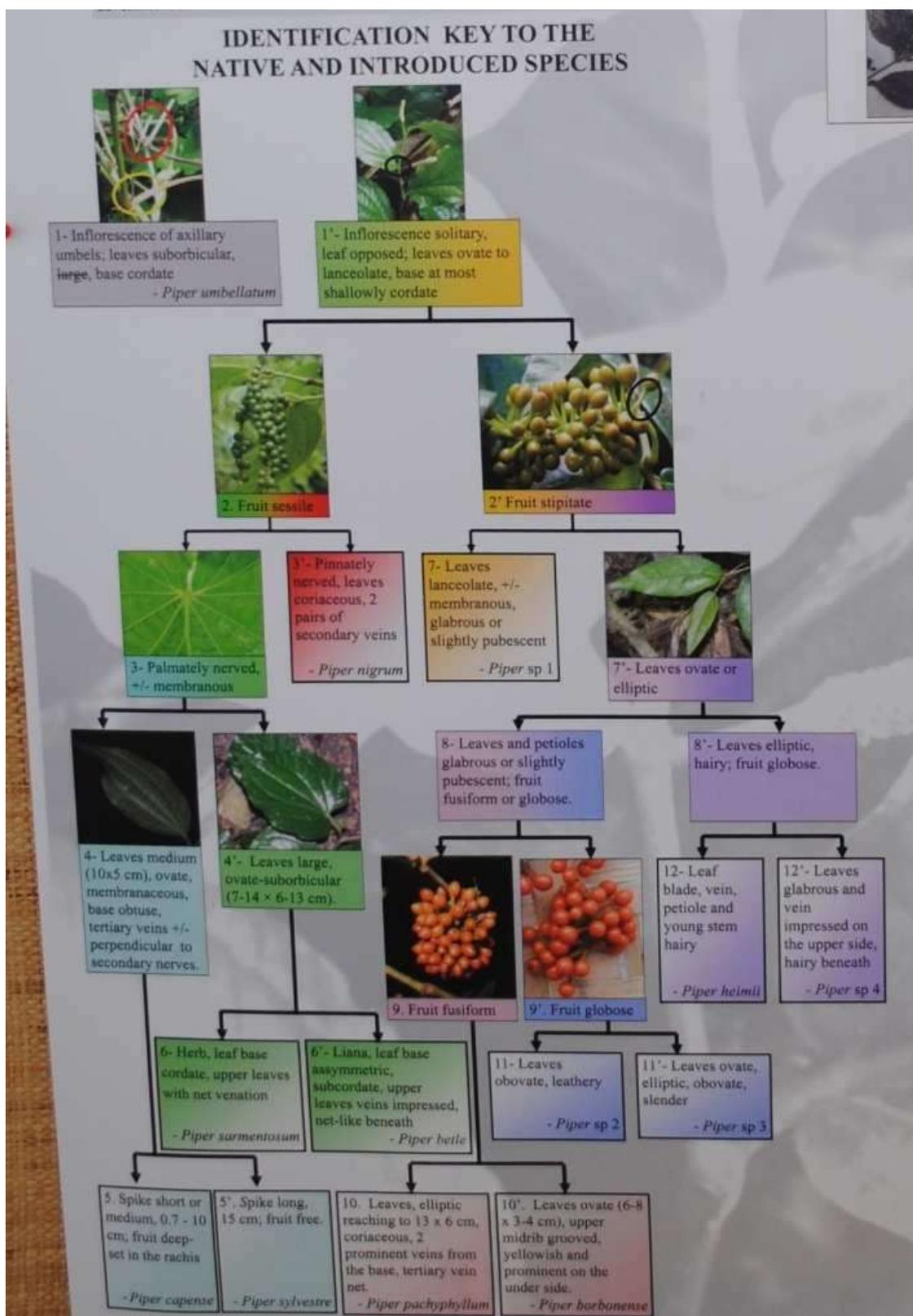
« **Son** nom vient de « Voa » qui signifie fruit et « tsiperifery » qui est le nom de la plante en malagasy. C'est un poivre sauvage à queue, son nez est complexe, boisé, acidulé, épicé. Il pousse sur les grands arbres de la forêt tropicale, dans les régions chaudes et humides du Sud-est de l'île de Madagascar où sa récolte est assurée par des communautés villageoises, entièrement à la main. [...] Il s'associe de manière idéale avec les viandes rouges grillées, son parfum boisé les mettant en valeur ! Il se marie aussi à merveille avec le porc et l'agneau, le foie gras mi-cuit, ou encore dans une salade de fruits rouges ou un moelleux au chocolat. » (http://www.bienmanger.com/1F6297_Poivre_Voatsiperifery_Baie_Poivree_Madagascar.html?ope=gg&sope=voatsi&gclid=CNKj4bLhvMgCFYydGwodTfk10Q/)

« De la même famille que le *Piper nigrum*, le voatsiperifery est un vrai poivre que l'on trouve dans le sud de Madagascar. Il pousse sur des lianes qui se développent à la cime de grands arbres entre 10 et 20 mètres. Sa récolte est pénible et dangereuse. Parfois certains préfèrent couper ces arbres immenses... Ce poivre est doux et très aromatique, il convient à ceux qui n'aiment pas le côté « carné » du *Piper nigrum*. J'aime l'utiliser pour les coquillages, les légumes vapeurs et les fruits. Il se déguste entier. » (<http://www.epices-roellinger.com/epices-voatsiperifery-poivre-sauvage-de-madagascar-771.html/>)

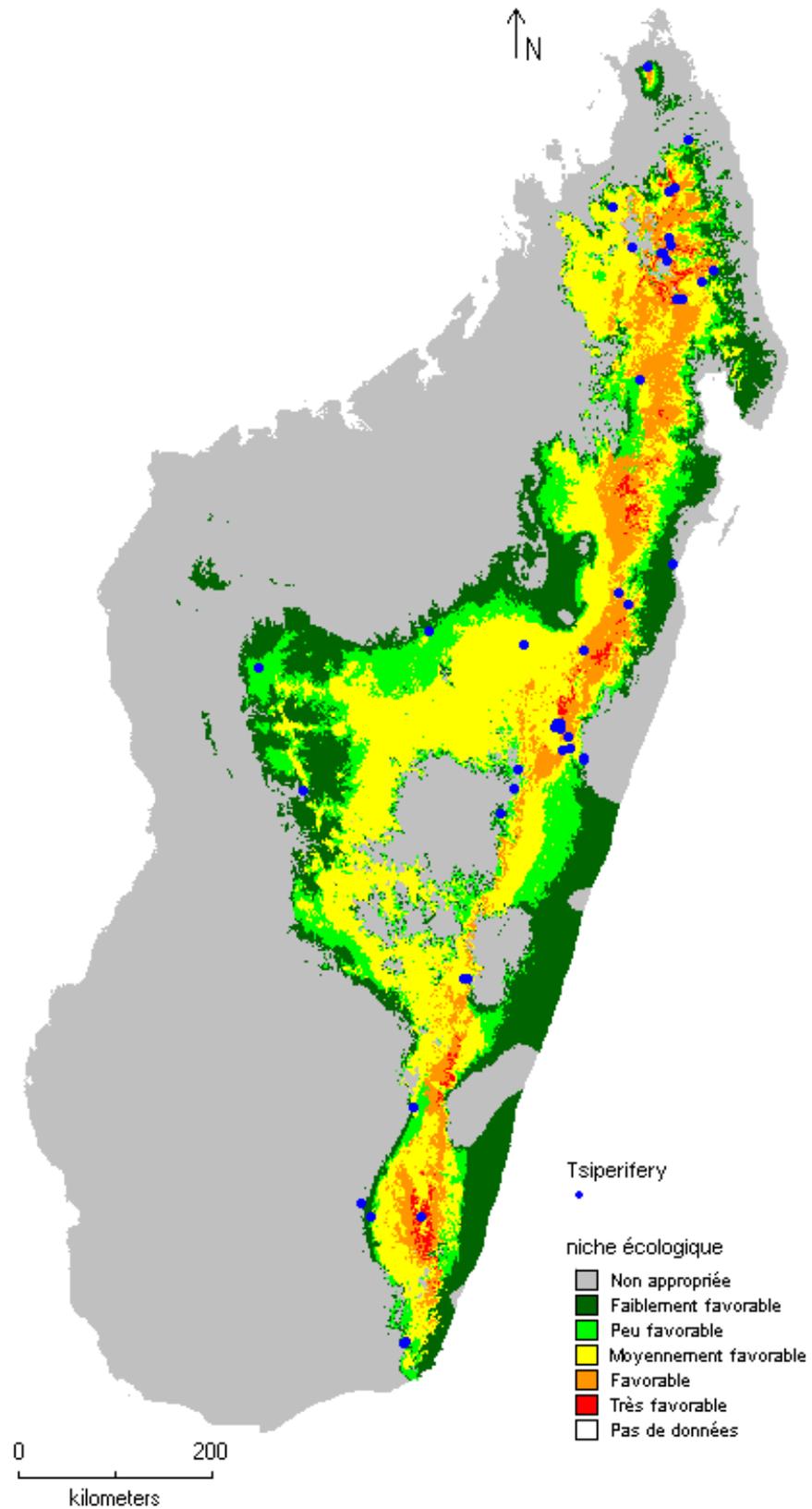
« [...] Ce petit poivre n'en finit pas de nous surprendre et fait partie des poivres d'exception. Et je le pense avec conviction. Au nez, c'est un véritable voyage végétal qui commence sur des notes pleines de fraîcheur et de chaleur à la fois. Le voyage se poursuit en bouche par de fines notes très parfumées et doucement épicées. Le **poivre sauvage de Madagascar** ne « pique » pas : plein de finesse, il chatouille malicieusement les papilles, on l'adore. » (<http://www.lesepicesorient.fr/05/2011/poivre-voatsiperifery-poivre-sauvage-de-madagascar/>)

« Le poivre Voatsiperifery est une plante indigène de l'île de Madagascar. Très petit, d'un brun rougeâtre, ce poivre avec une petite tige a un parfum vraiment unique. Ses arômes boisés peuvent rappeler les fleurs et les agrumes, ce qui en fait un complément idéal pour les plats de poisson et fruits de mer. Son côté à peine sucré, moins piquant que le poivre noir se marie très bien aux desserts (pensez aux fameuses fraises au poivre). [...] Comme il n'est pas vraiment cultivé et qu'il peut être difficile à récolter, c'est une épice qui demeure assez rare. » (<http://epicesdecru.com/products-page/epices/poivre-sauvage-voatsiperifery/>)

Annexe 5 : Clé d'indentification des *Piper* Malagasy (Manjato et al., 2010)



**Annexe 6: carte de la modélisation de la niche écologique de
Tsiperifery (source : Razafimandimby, 2013)**



Annexe 7: Doyle & Doyle CTAB Procedure

-
- Broyer 100 mg de feuilles fraîches dans l'azote liquide
 - Transférer dans un tube de 2 ml (poudre : extrémité du tube)
 - Préchauffé le bain marie à 64 °C
 - Distribuer le tampon d'extraction dans des tubes à raison de 1.3 ml par tubes
 - Chauffer les tubes contenant le tampon à 64 °C pendant 30 minutes à 1 heure
 - Ajouter 1.2 ml (ou 1 ml) de tampon Carlson modifié préchauffé à 64 °C
 - Vortexer le tube (1 pulsion) pour imbiber toute la poudre
 - Incuber le tube à 64 °C pendant 1 heure (agiter toutes les 10 minutes)
 - Refroidir le tube + 4°C pendant 5 minutes (au réfrigérateur)
 - Ajouter un même volume de Phénol/CIAA (25 :24 :1)
 - Ajouter 700 µl de CIAA (24 :1)
 - Mélanger manuellement pendant 5 minutes
 - Centrifuger 6000 tr pendant 15 minutes
 - Prélever la phase supérieure dans un tube de 2 ml propre (environ 700 µl)
 - Ajouter un même volume d'Isopropanol (- 20 °C)
 - Agiter légèrement jusqu'à formation de la pelote d'ADN
 - Centrifuger à 6000 tr pendant 20 minutes
 - Eliminer le surnageant en faisant attention de ne pas toucher le fond du tube
 - Sécher le culot à la température ambiante (durée : environ 20 minutes)
 - Reprendre le culot avec 200 µl de TE ou de l'eau distillée pour injection
 - Mettre une nuit à + 4°C (au réfrigérateur) avant utilisation
 - Vérifier sur gel d'agarose 0,8% la présence de la bande correspondant à l'ADN total.

Annexe 8: Réaction de polymérisation en chaîne ou PCR

La technique permet l'amplification « *in vitro* » et l'isolement d'une séquence cible. La réplication « *in vitro* » d'un fragment d'ADN cible est délimitée par deux amorces « sens et anti-sens ». La technique est simple, rapide et permet d'avoir une bonne quantité d'ADN. Elle est composée d'un mélange de réactifs nécessaires pour chaque cycle : eau distillée stérile, tampon 10X, dNTP 20 mM, les amorces, MgCl₂, BSA, et la *Taq* polymérase. La PCR (Figure 2) est constituée de trois (03) phases thermostatiques : (DEMESURE *et al.*, 1995 ; SALVINI *et al.*, 2001) :

Phase 1 : DENATURATION

A haute température, plus précisément à 94°C, les liaisons qui maintiennent les deux brins complémentaires d'ADN sont rompues. La durée de cette augmentation progressive de la température varie selon l'espèce étudiée.

Phase 2 : HYBRIDATION OU FIXATION DES AMORCES

Une diminution de la température, à 60°C environ, permet aux amorces de se fixer ou de s'hybrider aux extrémités de la séquence cible des deux brins dénaturés. La présence d'oligonucléotides en excès empêche la renaturation de l'ADN.

Phase 3 : ELONGATION OU POLYMERISATION :

La température augmente à 72°C. La *Taq* polymérase (*Thermus aquaticus*) est une enzyme thermostable. Il peut ainsi résister à des variations de température. Il sert à synthétiser le nouveau brin complémentaire à partir des amorces, en rajoutant successivement des désoxynucléosides triphosphate.

Avant le premier cycle, il existe une phase nommée « dénaturation initiale », Elle est à 94 °C, et la durée est de 10 min environ, mais elle peut varier selon le pair d'amorce utilisé. Il existe également une phase finale, qui suit la dernière élongation du cycle, c'est l' « élongation finale ». Elle dure environ 10 min et se passe à la même température que celle de l'élongation.

Chaque séquence néosynthétisée sert de matrice au cycle suivant. Le nombre de séquence cible double ainsi à chaque cycle, en tout, il y a 2ⁿ nombre d'ADN après « n » cycles. Le nombre de cycle varie selon le protocole, l'espèce et les amorces utilisés. (WEISING *et al.*, 2005).

Annexe 9: Technique de séquençage selon la méthode de SANGER

Le séquençage permet de déterminer la succession de bases azotées au niveau d'un fragment d'ADN. Cette méthode améliorée par SANGER mais découverte par MAXAM-GILBERT consiste à copier le brin d'ADN à séquencer après ajout des amorces. L'ADN polymérase est en charge d'ajouter les nouvelles bases servant à la copie, formant ainsi un autre brin conforme à l'original. Chaque réaction comprend un nucléotide modifié différent qui, une fois incorporé, constitue la fin d'une chaîne d'ADN qui permet d'identifier la base finale. Une électrophorèse sur gel d'agarose a été ensuite effectuée afin de séparer les nouveaux brins formés. La révélation à l'aide de rayon ultraviolet permet de lire le gel, de bas en haut, en regardant les bandes afin de déterminer la séquence du fragment orienté par les amorces. De nos jours, la plupart de ces étapes sont automatisées utilisant ainsi la méthode suivante avec laquelle on retrouve des similitudes. Le séquençage se fait toujours par la méthode de SANGER (SANGER *et al.*, 1977). Le système de séquençage utilisé est le « Big Dye Terminator v3.1 ». Le séquençage se fait dans les deux directions : sens et anti-sens. Cette méthode est basée sur la réplication de l'ADN ou amplification par PCR en présence de quatre (04) didesoxyribonucléotides (ddNTP : ddATP, ddTTP, ddGTP and ddCTP), chacun associé avec un fluorophore spécifique et les quatre (04) desoxyribonucléotides habituels. Le produit de l'amplification est analysé sur ABI XL DNA Analyzer. L'électrophorèse capillaire permet la séparation des différents fragments marqués selon leurs tailles. Ainsi, les fluorescences respectives sont visualisées par le détecteur de séquence lors de son passage. Le résultat est fourni par ordinateur sous forme de chromatogramme selon le « Sequencing Analysis software, Life Technologies ». Les fichiers obtenus doivent être analysés afin d'obtenir la séquence complète. Elle permet de connaître la séquence complète du gène et de faire une analyse comparative concernant l'observation des mutations.

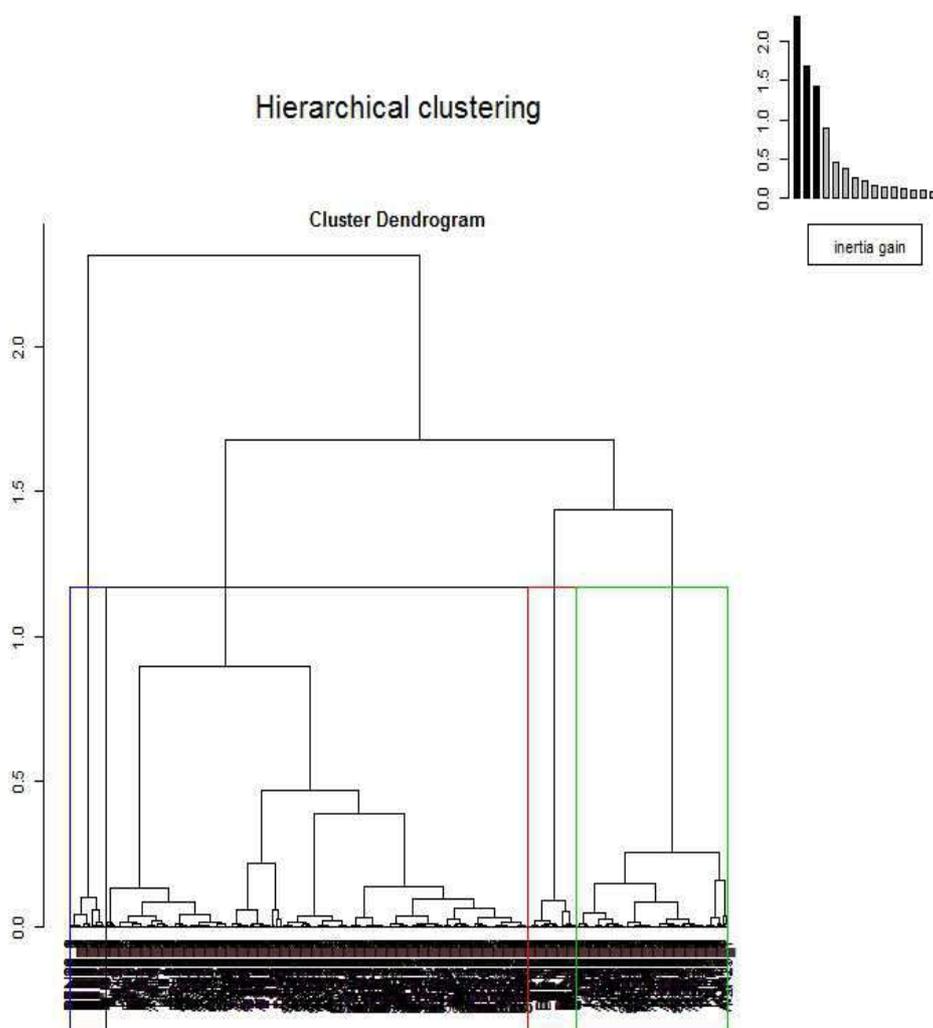
**Annexe 10 : Les espèces de référence pour l’alignement des séquences
et arbres phylogénétiques des *Piper* tropicaux, information sur les
spécimens et numéros d’accession dans GenBank.**

Espèces	Acronyme de référence de l’herbier ; Lieu de collecte ; Accession Genbank ITS ; Accession Genbank <i>psbJ-petA</i>
<i>P. amalgo</i>	MCS 267 ; Brésil ; EU581086, EU581457 MAJ 561 ; Mexique ; AF275160, __
<i>P. auritifolium</i>	EJT 94 ; Costa Rica ; EF56225, EU581471 CD 10892 ; Colombie ; AF275176, EU581473
<i>P. bavinum</i>	MAJ 392 ; Vietnam ; AF275199, EU581476
<i>P. betle</i>	Sans spécimen ; Cultivé Accession Duke #82-29-8 ; AF056227, EU581477
<i>P. borbonense</i>	CJB 87.3 .616 ; Réunion ; EU581131,EU581481
<i>P. capense</i>	CD 11004 ; Uganda ; EU581143, 581491 RF96-75 ; Tanzanie; AF326200, __
<i>P. excelsium</i>	ROG 8494 ; Nouvelle Zélande ; AF275193, EU581521
<i>P. hymenophyllum</i>	MAJ 505 ; Vietnam ; AY572327, EU581542
<i>P. caninum</i>	MAJ 218 ; Philippines ; EF326195, EU581490
<i>P. guineense</i>	CD 11006 ; Uganda ; EU581229, EU581532 JFS 4924 ; Cameroun ; EU581230, EU581533 JFS 4923, Cameroun, EU581231, EU581534
<i>P. laosanum</i>	MAJ 468 ; Vietnam ; AY577226, EU581548
<i>P. leptostachyum</i>	MAJ 510 ; Vietnam ; EU581275, EU581550
<i>P. nigrum</i>	RA 13 (R. Asmarayani) ; Indonésie ; EF060077, __ Cultivé ; JFS 5807 (SRP) ; __, EU581313 MAJ 181 (M. A. Jaramillo) ; Philippines ; AF275198, __
<i>P. peltatum</i>	JB s/n ; Colombie ; AF275171, EU581586 MAJ 45 ; Colombie ; AF275170, EU58187
<i>P. sanctum</i>	AR 2352 ; Mexique ; EU581381, EU581608
<i>P. sorsogonum</i>	MAJ 185 ; Philippines ; AY572320, EU581615
<i>P. subpenninerve</i>	WSW 1 (SRP) ; Malaisie ; EU581405, EU581618
<i>P. umbellatum</i>	AFO 1251 ; Brésil ; AF27572 , EU581626 GW 2435 ; Nouvelle Guinée ; EU581430, __

Annexe 11: Distribution des individus sur les axes pour les AFDM réalisées avec les descripteurs de la feuille de *Tsiperifery*

Axe		Dim.1	Dim.2	Dim.3	Dim.4	Dim.5
AFDM avec tous les descripteurs	Variance	2.730	2.111	1.558	1.091	0.951
	% of var.	24.816	19.191	14.163	9.921	8.647
	Cumulative % of var.	24.816	44.008	58.171	68.092	76.739
AFDM avec les descripteurs qualitatifs	Variance	3.280	2.141	1.982	1.671	1.176
	% of var.	20.502	13.383	12.390	10.445	7.349
	Cumulative % of var.	20.502	33.885	46.275	56.720	64.069

Annexe 12 : Classification hiérarchique des individus avec les 13 descripteurs de la feuille de *Tsiperifery*.



Annexe 13 : Description des classes issues de l'HCPC de l'ensemble de la population de *Tsipirifery* par les descripteurs de la feuille

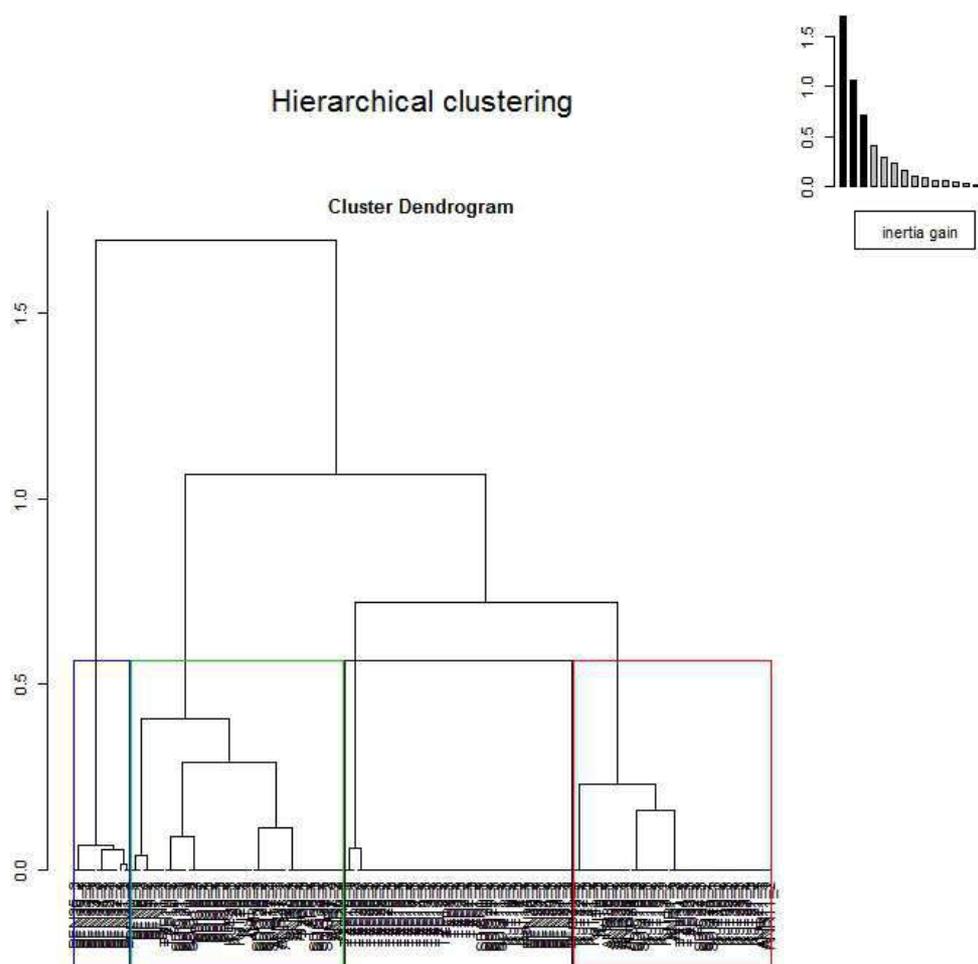
Classe 1				Classe 2			
	Cla/Mod	Mod/Cla	p.value		Cla/Mod	Mod/Cla	p.value
FA=aig	78,67	96,09	1,00E-57	FA=obt	72,22	72,67	1,41E-43
Ep=mem	95,16	57,65	1,38E-44	Ep=moy	53,90	94,41	1,81E-42
Rt=den	87,10	70,36	2,85E-41	BL=cor	56,47	89,44	2,92E-40
BL=obl	83,45	75,57	4,77E-39	PbI=pub	42,54	95,65	6,87E-24
PNII=inf	62,78	100,00	9,35E-20	PbS=pub	66,37	46,58	7,74E-20
PbI=gla	81,14	46,25	1,10E-15	Rt=epa	44,64	80,12	2,50E-16
SB=dis	61,41	99,02	1,72E-12	PNII=inf	32,92	100,00	1,41E-08
PbS=gla	63,44	87,62	1,59E-08	BL= cor	100,00	2,48	7,87E-03
BL= cor	0,00	0,00	3,32E-02	SB=dis	31,31	96,27	1,67E-02
Ep=moy	46,10	42,35	4,64E-08	SB=sym	14,29	3,73	1,67E-02
PbS=pub	33,63	12,38	1,59E-08	Ep=cor	0,00	0,00	1,58E-05
Ep=cor	0,00	0,00	2,83E-12	Ep=pco	0,00	0,00	4,91E-07
SB=sym	7,14	0,98	1,72E-12	PNII=2fc	0,00	0,00	1,41E-08
PbI=pub	45,58	53,75	1,10E-15	Rt=den	12,90	19,88	2,50E-16
Ep=pco	0,00	0,00	5,86E-16	PbS=gla	20,28	53,42	7,74E-20
PNII=2fc	0,00	0,00	9,35E-20	PbI=gla	4,00	4,35	6,87E-24
BL=cor	29,41	24,43	1,37E-36	Ep=mem	4,84	5,59	5,75E-24
Rt=epa	31,49	29,64	2,85E-41	FA=aig	11,73	27,33	1,41E-43
FA=obt	7,41	3,91	1,00E-57	BL=obl	4,68	8,07	2,51E-44

Classe 3				Classe 4			
	Cla/Mod	Mod/Cla	p.value		Cla/Mod	Mod/Cla	p.value
Ep=pco	100,00	100,00	2,85E-60	Ep=cor	100,00	100,00	7,64E-50
PNII=2fc	56,25	69,23	2,25E-23	SB=sym	71,43	100,00	8,44E-40
Rt=epa	13,49	100,00	8,99E-12	PNII=2fc	43,75	70,00	7,30E-18
PbI=pub	10,22	94,87	2,66E-05	FA=obt	18,52	100,00	3,17E-17
PbS=gla	9,20	100,00	6,75E-05	Rt=epa	10,38	100,00	4,06E-09
FA=aig	9,60	92,31	6,01E-04	PbI=gla	13,71	80,00	5,87E-08
FA=obt	1,85	7,69	6,01E-04	PbS=gla	7,08	100,00	6,67E-04
PbS=pub	0,00	0,00	6,75E-05	PbS=pub	0,00	0,00	6,67E-04
PbI=gla	1,14	5,13	2,66E-05	Ep=mem	0,00	0,00	1,84E-06
Ep=mem	0,00	0,00	2,88E-08	PbI=pub	1,66	20,00	5,87E-08
Rt=den	0,00	0,00	8,99E-12	Rt=den	0,00	0,00	4,06E-09
Ep=moy	0,00	0,00	4,67E-14	Ep=moy	0,00	0,00	7,66E-11
PNII=inf	2,45	30,77	2,25E-23	FA=aig	0,00	0,00	3,17E-17
				PNII=inf	1,84	30,00	7,30E-18
				SB=dis	0,00	0,00	8,44E-40

Annexe 14 : Distribution des individus sur les axes pour les AFDM réalisées avec les descripteurs des organes reproducteurs des individus femelles *Tsiperifery*

AFDM	axe	Dim.1	Dim.2	Dim.3	Dim.4	Dim.5
avec tous les descripteurs	Variance	3,96	2,55	1,68	1,15	0,92
	% of var.	28,30	18,23	12,01	8,19	6,60
	Cumulative % of var.	28,30	46,53	58,54	66,73	73,32
avec FpC, TB, FFr, PPFr, IPc, IR, NS	Variance	3,13	1,64	0,90	0,57	0,39
	% of var.	44,64	23,44	12,80	8,09	5,49
	Cumulative % of var.	44,64	68,09	80,88	88,98	94,47

Annexe 15: Classification hiérarchique des individus femelles de *Tsiperifery* dans l'AFDM avec tous les descripteurs de l'inflorescence et de l'infructescence.



Annexe 16 : Description des classes issues de l'HCPC de la sous-population femelle de *Tsiperifery* par les descripteurs des organes reproducteurs

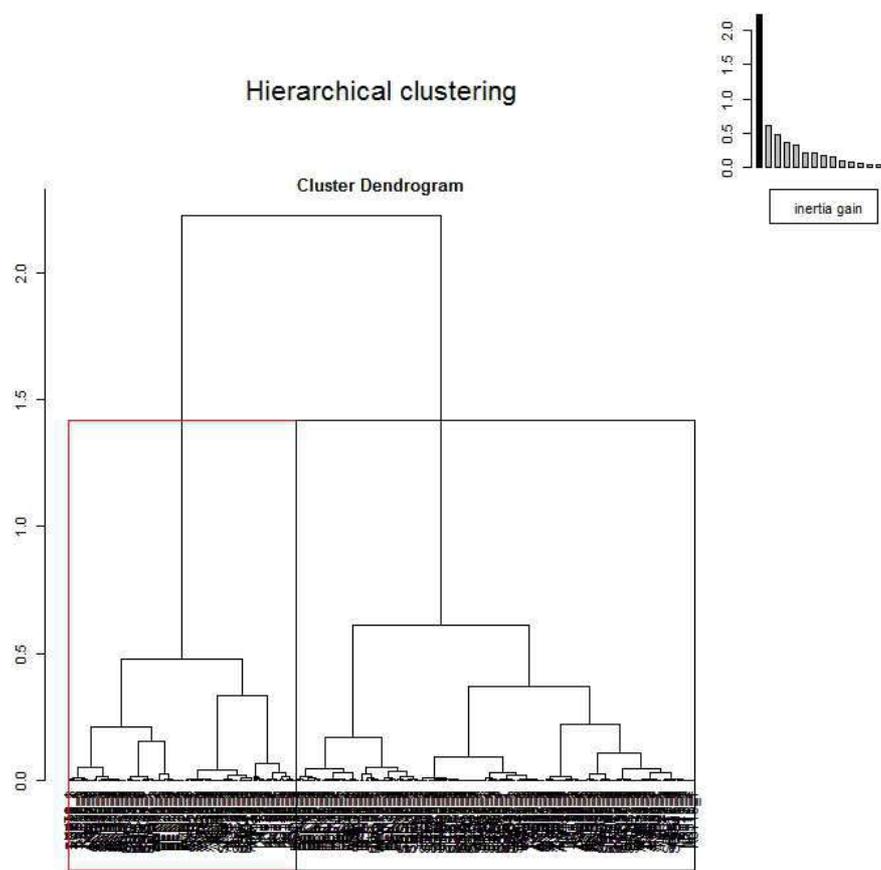
Classe 1				Classe 2			
	Clā/Mod	Mod/Clā	p.value		Clā/Mod	Mod/Clā	p.value
FFr=glob	63,83	100	3,69E-24	PPFr=gla	41,94	100,00	1,72E-11
PPFr=gla	48,39	100	1,19E-13	FFr=ovo	47,19	80,77	2,99E-08
TB=P	37,74	100	3,17E-05	TB=P	32,70	100,00	1,68E-04
FPC=dro	35,71	100	1,91E-03	FPC=dro	30,95	100,00	5,21E-03
FPC=pro	0,00	0,00	1,91E-03	FPC=pro	0,00	0,00	5,21E-03
TB=G	0,00	0,00	3,17E-05	TB=G	0,00	0,00	1,68E-04
PPFr=pub	0,00	0,00	1,19E-13	FFr=glob	10,64	19,23	2,99E-08
FFr=ovo	0,00	0,00	3,69E-24	PPFr=pub	0,00	0,00	1,72E-11
	Mean in category	Overall mean	p.value		Mean in category	Overall mean	p.value
NS	4,05	3,60	2,74E-16	NS	3,29	3,60	6,01E-07

Classe 3				Classe 4			
	Clā/Mod	Mod/Clā	p.value		Clā/Mod	Mod/Clā	p.value
PPFr=pub	94,92	100,00	5,75E-44	FPC=pro	100,00	100,00	2,73E-22
FPC=dro	33,33	100,00	3,18E-03	TB=G	62,50	100,00	3,57E-16
FPC=pro	0,00	0,00	3,18E-03	FFr=ovo	16,85	100,00	1,04E-05
PPFr=gla	0,00	0,00	5,75E-44	FFr=glob	0,00	0,00	1,04E-05
	Mean in category	Overall mean	p.value	TB=P	0,00	0,00	3,57E-16
NS	3,43	3,60	4,22E-03	FPC=dro	0,00	0,00	2,73E-22
					Mean in category	Overall mean	p.value
				NS	3,46	3,60	4,22E-03

Annexe 17 : Distribution des individus sur les axes pour les AFDM réalisées avec les descripteurs de l'inflorescence des individus mâles de *Tsiperifery*.

Axe	Dim.1	Dim.2	Dim.3	Dim.4	Dim.5
Variance	2,53	1,31	0,88	0,74	0,48
% of var.	42,17	21,75	14,62	12,29	8,02
Cumulative % of var.	42,17	63,92	78,53	90,82	98,84

Annexe 18 : Classification hiérarchique des individus mâles de *Tsiperifery* avec tous les descripteurs de l'inflorescence.



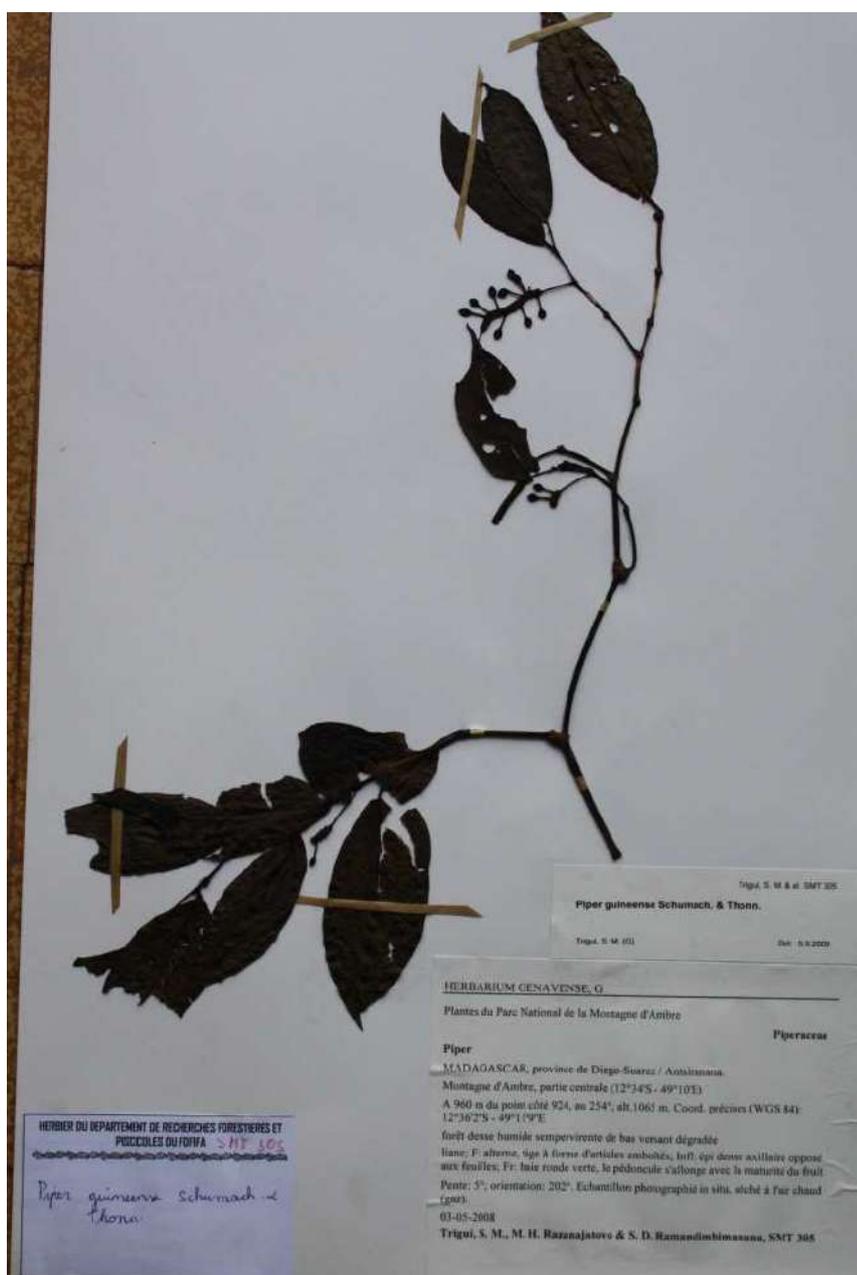
Annexe 19: Description des classes issues de l'HCPC de la sous-population mâle de *Tsiperifery* par les descripteurs de l'inflorescence

Classe 1				Classe 2			
	Cla/Mod	Mod/Cla	p.value		Cla/Mod	Mod/Cla	p.value
FID=epa	98,62	100,00	3,04E-93	FID=ser	100,00	97,73	3,04E-93
DSP=lat	95,98	100,00	5,93E-84	DSP=api	100,00	93,18	5,93E-84
PbPdFl=gla	73,79	70,70	4,92E-08	PbPdFl=pub	55,32	59,09	4,92E-08
PbPdFl=pub	44,68	29,30	4,92E-08	PbPdFl=gla	26,21	40,91	4,92E-08
DSP=api	0,00	0,00	5,93E-84	DSP=lat	4,02	6,82	5,93E-84
FID=ser	0,00	0,00	3,04E-93	FID=epa	1,38	2,27	3,04E-93
	Mean in category	Overallmean	p.value		Mean in category	Overallmean	p.value
IR	3,73	3,59	9,23E-09	LPd	12,74	10,61	1,49E-18
LPd	9,30	10,61	1,49E-18	IR	3,36	3,59	9,23E-09

Annexe 20 : Résultat du test de corrélation entre la classification basée sur la feuille et le sexe des individus par la méthode de l'Analyses de variance.

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
s	1	0,3	0,3421	0,472	0,492
Residuals	528	382,4	0,7243		

Annexe 21 : Spécimen d'herbier de *Tsiperifery* conservé à l'herbarium TEF (FOFIFA- DRFGRN)



Annexe 22 : Fiche de suivi phénologique

Fiche d'observations phénologiques de *Tsiperifery*

localité:

date d'observation:

Nom de l'agent de suivi:

abondance des

phénophases

: 0

X : rare

XX: moyenne

XXX: fournie

N° du	tuteur	fleurs		fruits					observations
		boutons fl.	fl. épanouies	jeunes	verts	verts orangés	rouges orangés	fin chute fruits	
1									
2									
3									
4									
5									
6									

Annexe 23: Fiche écologique des individus de *Tsiperifery* objets de suivis phénologique

Site d'étude :

N° *Tsiperifery* :Morphotype:

GPS :

Altitude:

Tuteur :

DHP (cm):

Toposéquence :

Exposition:

Annexe 24 : Proportion moyenne du nombre d'individus à chaque phénopase au cours de l'année

S	mois	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Aou	Sep	Oct	Nov	Dec
	phénopase												
F E M E L L E	boutons floraux	94,7	91,2	94,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	93,0	94,7	89,5
	fleurs épanouies	84,2	89,5	91,2	100,0	98,2	94,7	87,7	89,5	100,0	96,5	84,2	86,0
	jeunes fruits	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	93,0
	fruits immatures	96,5	98,2	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	94,7	100,0	100,0	100,0	93,0
	fruits matures	100,0	93,0	86,0	86,0	93,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
	fin de fructification	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
M A L E	boutons floraux	71,9	100,0	98,2	100,0	100,0	100,0	100,0	96,5	100,0	100,0	94,7	94,7
	jeunes fleurs	89,5	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	84,2	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
	fleurs matures	75,4	91,2	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	93,0	96,5
	fin de floraison	100,0	91,2	66,7	82,5	100,0	100,0	84,2	68,4	100,0	100,0	87,7	89,5

Annexe 25 : Résultats des tests de normalité de la distribution des proportions d'individus pour chaque phénophas (test de Shapiro Wilk)

Sexe	phénophas	p (test de Shapiro Wilk)
Femelle	boutons floraux	0,0718
	fleurs épanouies	0,2269
	jeunes fruits	0,20749
	fruits immatures	0,4569
	fruits matures	0,3752
	fin de fructification	0,3752
Mâle	boutons floraux	0,2519
	jeunes fleurs	0,1437
	fleurs matures	0,9358
	fin de floraison	0,2457

Annexe 26 : Fiche de relevé pour l'inventaire de *Tsiperifery* et de leurs tuteurs

Fiche d'inventaire de <i>Tsiperifery</i> à : (Site d'étude)						
Position topographique : CR			MV	BV	Date :	
N° Layon :		Coord. début placettes			X :	Y :
N° Placette :					Alt :	Azimut :
N°	Tsiperifery			Tuteur		Note
	Morphotype	Age	Sexe	Nom vernaculaire	Nom scientifique	
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						
13						
14						
15						
16						
17						
18						
19						
20						
21						
22						

Annexe 27: Liste floristique et fréquence des espèces compagnes de M2 et M3 par morphotype par type de forêt (PA : peu abondante, MA : moyennement abondante, TA : très abondante)

Espèce	Morphotype	Famille	M2			M3		
			FBA	FMA	FM	FBA	FMA	FM
<i>Albizia gummifera</i>		FABACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Allophylus arboreus</i>		SAPINDACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Anthocleista madagascariensis</i>		LOGANIACEAE	-	-	PA	-	TA	-
<i>Anthostema madagascariensis</i>		EUPHORBIACEAE	TA	-	-	PA	-	-
<i>Antidesma madagascariensis</i>		EUPHORBIACEAE	MA	-	-	-	-	-
<i>Antidesma petiolare</i>		EUPHORBIACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Aphloia theiformis</i>		APHLOIACEAE	-	-	MA	-	TA	MA
<i>Arthocarpus sp.</i>		MORACEAE	TA	-	-	TA	-	-
<i>Astrotrichilia parvifolia</i>		MELIACEA	-	-	-	-	-	TA
<i>Bathiorhamnus louvelii</i>		RHAMNACEAE	-	-	-	PA	-	TA
<i>Blotia hildebrandtii</i>		EUPHORBIACEAE	-	MA	PA	-	-	-
<i>Blotia mimosoides</i>		EUPHORBIACEAE	-	TA	-	-	-	-
<i>Bremeria trichophlebia</i>		RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Brochoneura acuminata</i>		MORACEAE	MA	-	-	TA	-	-
<i>Burasaia madagascariensis</i>		MENISPERMACEAE	-	-	PA	PA	-	-
<i>Buxus monticola</i>		BUXACEAE	-	-	TA	-	-	-
<i>Calantica cerasifolia</i>		SALICACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Calophyllum drouhardi</i>		CLUSIACEAE	-	-	MA	-	-	-
<i>Camposperma micranteia</i>		ANACARDIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Canarium boivini</i>		BURSERACEAE	-	-	-	-	TA	-
<i>Canarium madagascariense</i>		BURSERACEAE	MA	-	PA	PA	-	-
<i>Canthium buxifolium</i>		RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Canthium medium</i>		RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Casearia nigrescens</i>		SALICACEAE	MA	-	PA	-	-	-
<i>Cephalostachys sp</i>		POACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Cerbera manghas</i>		APOCYNACEAE	TA	-	-	-	-	-
<i>Chrysophyllum boivinianum</i>		SAPOTACEAE	PA	MA	-	MA	-	-
<i>Coffea richardii</i>		RUBIACEAE	MA	-	-	MA	-	-
<i>Coffea sp1</i>		RUBIACEAE	PA	-	-	TA	-	TA
<i>Coffea sp2</i>		RUBIACEAE	MA	-	-	TA	-	-
<i>Colea hirsuta</i>		BIGNONIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Croton mongue</i>		EUPHORBIACEAE	PA	-	-	TA	TA	-
<i>Croton myriaster</i>		EUPHORBIACEAE	TA	-	-	-	-	TA
<i>Cryptocarya acuminata</i>		LAURACEAE	PA	MA	PA	MA	TA	TA
<i>Cryptocarya crassifolia</i>		LAURACEAE	-	TA	PA	-	MA	MA
<i>Cryptocarya fulva</i>		LAURACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Cryptocarya thouvenotii</i>		LAURACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Cyathea decrescens</i>		CYATHEACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Cyathea melleri</i>		CYATHEACEAE	-	MA	-	-	-	TA
<i>Cyathea similis</i>		CYATHEACEAE	PA	-	-	MA	-	-
<i>Dalbergia monticola</i>		FABACEAE	-	PA	-	-	TA	-

<i>Deinbollia pervillei</i>	SAPINDACEAE	MA	-	-	MA	-	-
<i>Dichaetanthera arborea</i>	MELASTOMATACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Dichaetanthera oblongifolia</i>	MELASTOMATACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Diospyros fuscovelutina</i>	EBENACEAE	-	PA	PA	-	TA	-
<i>Diospyros gracilipes</i>	EBENACEAE	-	PA	MA	PA	-	-
<i>Diospyros haplostylis</i>	EBENACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Diospyros myriophylla</i>	EBENACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Diospyros sphaerosepala</i>	EBENACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Diospyros subsessilifolia</i>	EBENACEAE	-	MA	PA	-	-	TA
<i>Dodonaea viscosa</i>	SAPINDACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Dombeya laurifolia</i>	MALVACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Dombeya lucida</i>	MALVACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Dombeya spectabilis</i>	MALVACEAE	-	-	-	-	-	-
<i>Dracaena reflexa</i>	CONVALLARIACEAE	MA	PA	-	MA	-	TA
<i>Drypetes capuronii</i>	EUPHORBIACEAE	-	PA	PA	-	-	-
<i>Drypetes capuronii</i>	EUPHORBIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Drypetes madagascariensis</i>	EUPHORBIACEAE	-	-	PA	PA	-	TA
<i>Dypsis nodifera</i>	ARECACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Elaeocarpus subserratus</i>	ELAEOCARPACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Erythroxylon excelsum</i>	ERYTHROXYLACEAE	-	-	-	PA	-	-
<i>Erythroxylon sp</i>	ERYTHROXYLACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Eugenia arthropoda</i>	MYRTACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Euphorbia tetraptera</i>	EUPHORBIACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Ficus lutea</i>	MORACEAE	MA	-	-	-	-	-
<i>Ficus politoria</i>	MORACEAE	-	-	PA	PA	-	TA
<i>Ficus reflexa</i>	MORACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Ficus tiliaefolia</i>	MORACEAE	-	-	-	MA	-	-
<i>Filicium decipiens</i>	SAPINDACEAE	-	PA	-	-	MA	TA
<i>Gaertnera arenaria</i>	RUBIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Gaertnera madagascariensis</i>	RUBIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Gaertnera obovata</i>	RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Grewia apetala</i>	MALVACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Grewia brideliaefolia</i>	MALVACEAE	MA	-	-	MA	-	-
<i>Harungana madagascariense</i>	CLUSIACEAE	-	MA	-	-	TA	TA
<i>Homalium parkeri</i>	SALICACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Ilex mitis</i>	AQUIFOLIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Lantana camara</i>	VERBENACEAE	-	-	-	-	MA	-
<i>Ludia scolopioides</i>	SALICACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Macaranga alnifolia</i>	EUPHORBIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Macaranga cuspidata</i>	EUPHORBIACEAE	-	MA	-	-	-	TA
<i>Macaranga myriolepidea</i>	EUPHORBIACEAE	-	PA	-	-	-	TA
<i>Macaranga oblongifolia</i>	EUPHORBIACEAE	PA	-	-	PA	-	-
<i>Maesa lanceolata</i>	MYRSINACEAE	-	-	-	-	TA	TA
<i>Mallotus capuronii</i>	EUPHORBIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Mammea bongo</i>	CLUSIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Mangifera indica</i>	ANACARDIACEAE	MA	-	-	MA	-	TA
<i>Melia azedarach</i>	MELIACEA	TA	-	-	MA	-	-

<i>Memecylon longipetalum</i>	MELASTOMATACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Noronhia sp</i>	OLEACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Ochrocarpos orthocladus</i>	CLUSIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Ocotea auriculiformis</i>	LAURACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Ocotea cymosa</i>	LAURACEAE	PA	-	-	-	MA	TA
<i>Ocotea nervosa</i>	LAURACEAE	-	-	-	PA	-	TA
<i>Octolepis dioica</i>	THYMELEACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Oncostemum botryoides</i>	PRIMULACEAE	PA	MA	PA	PA	-	MA
<i>Oncostemum brevipedatum</i>	PRIMULACEAE	-	PA	PA	-	TA	TA
<i>Oncostemum elephantipes</i>	PRIMULACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Oncostemum falciforme</i>	PRIMULACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Oncostemum hildebrandtii</i>	PRIMULACEAE	-	-	MA	-	-	-
<i>Oncostemum laurifolium</i>	PRIMULACEAE	-	-	MA	-	-	-
<i>Oncostemum leprosum</i>	PRIMULACEAE	-	-	PA	-	-	MA
<i>Oncostemum lucens</i>	PRIMULACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Oncostemum palmiforme</i>	PRIMULACEAE	-	-	-	-	-	MA
<i>Ophiocolea floribunda</i>	BIGNONIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Pandanus coniferoides</i>	PANDANACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Pandanus parkeri</i>	PANDANACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Pauridiantha paucinervis</i>	RUBIACEAE	-	PA	TA	-	-	TA
<i>Peddiea involucrata</i>	THYMELEACEAE	-	TA	PA	-	-	-
<i>Peponidium sp</i>	RUBIACEAE	-	-	TA	-	TA	TA
<i>Phyllarthron madagascariense</i>	BIGNONIACEAE	-	-	-	-	TA	-
<i>Phyllostachys bambusoides</i>	POACEAE	-	-	-	-	-	MA
<i>Pittosporum ochrosiaefolium</i>	PITTOSPORACEAE	-	-	-	-	TA	-
<i>Pittosporum polyspermum</i>	PITTOSPORACEAE	-	MA	-	-	-	-
<i>Pittosporum verticellatum</i>	PITTOSPORACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Polyalthia emarginata</i>	ANNONACEAE	-	PA	PA	-	TA	-
<i>Polyscias cissiflora</i>	ARALIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Polyscias madagascariensis</i>	ARALIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Polyscias ornifolia</i>	ARALIACEAE	-	-	MA	-	-	TA
<i>Polyscias tripinnata</i>	ARALIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Premna corymbosa</i>	VERBENACEAE	-	MA	-	-	MA	-
<i>Protorhus ditimena</i>	ANACARDIACEAE	-	-	-	-	MA	-
<i>Psorospermum fanerana</i>	CLUSIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Psychotria alaotrensis</i>	RUBIACEAE	-	MA	PA	-	MA	-
<i>Psychotria parkeri</i>	RUBIACEAE	-	PA	PA	MA	MA	TA
<i>Psychotria ratovoarisonii</i>	RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Psychotria rufovillosa</i>	RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Psychotria sp</i>	RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Psychotria subnubila Bremek.</i>	RUBIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Psychotria tanalense</i>	RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Ravenala madagascariensis</i>	STERLIZIACEAE	-	-	-	TA	-	-
<i>Rhus tarantana</i>	ANACARDIACEAE	-	MA	-	-	-	-
<i>Saldinia axillaris</i>	RUBIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Saldinia axillaris</i>	RUBIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Schefflera longipedicellata</i>	ARALIACEAE	-	-	PA	-	-	-

<i>Sterculia tavia</i>	MALVACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Streblus dimepate</i>	MORACEAE	-	PA	-	-	TA	-
<i>Suregada boiviniana</i>	EUPHORBIACEAE	-	-	-	-	TA	MA
<i>Symphonia fasciculata</i>	CLUSIACEAE	PA	MA	-	-	TA	-
<i>Symphonia louvelii</i>	CLUSIACEAE	-	MA	-	-	-	-
<i>Symphonia microphylla</i>	CLUSIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Symphonia tanalense</i>	CLUSIACEAE	-	PA	PA	-	-	TA
<i>Syzygium bernieri</i>	MYRTACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Syzygium danguyanum</i>	MYRTACEAE	-	-	PA	-	TA	TA
<i>Syzygium emirnense</i>	MYRTACEAE	-	-	PA	-	TA	TA
<i>Syzygium guineense</i>	MYRTACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Syzygium phillyreaefolia</i>	MYRTACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Tambourissa parvifolia</i>	MONIMIACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Tambourissa purpurea</i>	MONIMIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Tambourissa religiosa</i>	MONIMIACEAE	-	-	PA	-	-	TA
<i>Tambourissa trichophylla</i>	MONIMIACEAE	PA	PA	-	MA	-	TA
<i>Tina chapelieriana</i>	SAPINDACEAE	-	MA	-	-	MA	TA
<i>Tina dasycarpa</i>	SAPINDACEAE	-	-	PA	-	TA	TA
<i>Tisonia coriacea</i>	SALICACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Tricalysia analamazaotrensis</i>	RUBIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Tricalysia cryptocalyx</i>	RUBIACEAE	-	-	-	-	-	TA
<i>Uapaca densifolia</i>	UAPACACEAE	-	TA	-	-	TA	TA
<i>Uapaca littoralis</i>	UAPACACEAE	-	-	-	PA	-	-
<i>Vaccinium emirnense</i>	ERICACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Vepris ampody</i>	RUTACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Vepris cauliflora</i>	RUTACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Vepris humbertii</i>	RUTACEAE	-	PA	PA	-	-	-
<i>Vepris pilosa</i>	RUTACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Weinmannia eriocarpa</i>	CUNONIACEAE	-	-	PA	-	-	-
<i>Weinmannia rutenbergii</i>	CUNONIACEAE	-	-	PA	-	-	MA
<i>Weinmannia sp</i>	CUNONIACEAE	-	PA	-	-	-	-
<i>Weinmannia stenostachya</i>	CUNONIACEAE	-	PA	PA	-	TA	TA
<i>Xylopi buxifolia</i>	ANNONACEAE	-	PA	-	MA	-	-
<i>Xylopi humblotiana</i>	ANNONACEAE	-	-	-	-	TA	-
<i>Zanthoxylum madagascariense</i>	RUTACEAE	-	PA	PA	-	-	MA

Annexe 28 : Résultats de l'analyse de la variance des morphotypes en fonction de la diversité spécifique et fréquence des ECTA

Type de Forêt	Analyse la variance ESP*F			
		Df	Sum Sq	Mean Sq
fba	ESP	6	1.222	0.2037
	F	1	1.000	1.0000
	ESP:F	1	0.000	0.0000
fma		Df	Sum Sq	Mean Sq
	ESP	6	1.222	0.2037
	F	1	1.000	1.0000
	ESP:F	1	0.000	0.0000
FM		Df	Sum Sq	Mean Sq
	ESP	4	1.0	0.25
	F	1	0.5	0.50
	ESP:F	1	0.000	0.0000