

Citar como:

Medina, E., Sarmiento, G. 1981. Etudes écophysiologicalues dans les savanes a Trachypogon (Llanos du centre). En: Ecosystemes paturés tropicaux. UNESCO, Recherches sur les Ressources Naturelles 33. XVI, Paris, pp. 631-639.

# Amérique Écosystèmes pâturés tropicaux du Venezuela

## I Études écophysiological dans les savanes à *Trachypogon* (llanos du centre)

par E. Medina<sup>1</sup> et G. Sarmiento<sup>2</sup>

*Climat*

*Sols*

*Physiosociologie*

*Phénologie*

*Productivité*

L'existence d'une Station biologique à Calabozo, créée par la Société des sciences naturelles du Venezuela (voir fig. 1), a permis d'entreprendre plusieurs études sur l'écologie des savanes dans les llanos du centre.

### Climat

Les hauteurs de pluie correspondant à plusieurs stations situées en savane sont indiquées au tableau 1. Un gradient est-ouest des précipitations est évident ainsi qu'une augmentation de celles-ci vers les Andes et au voisinage des plateaux guyanais. Les llanos orientaux, dans les États de Monagas, Anzoátegui et de Bolívar (nord), sont les moins arrosés. On peut considérer comme stations représentatives El Tigre (1 006 mm/an) et Ciudad Bolívar (972 mm/an), pour un régime pluviométrique qui dépasse rarement 1 000 mm/an. Les llanos du centre sont plus humides; dans la majeure partie des États de Guárico, Cojedes, Portuguesa et Barinas, les précipitations varient entre 1 200 et 1 500 mm/an; les stations de Calabozo (1 312 mm/an) et

TABLEAU 1. Précipitations enregistrées dans plusieurs stations des savanes vénézuéliennes

| Station                             | État       | Précipitations (mm/an) | Pourcentage des précipitations en saison pluvieuse |
|-------------------------------------|------------|------------------------|--|
| Maturín                             | Monagas    | 1 320                  | 76   |
| El Tigre                            | Anzoátegui | 1 006                  | 88   |
| Calabozo                            | Guárico    | 1 312                  | 87   |
| Valle de la Pascua                  | Guárico    | 1 040                  | 95   |
| Ciudad Bolívar                      | Bolívar    | 972                    | 84   |
| Santa Elena de Guairén <sup>a</sup> | Bolívar    | 1 796                  | 55   |
| El Baúl                             | Cojedes    | 1 295                  | 92   |
| San Carlos                          | Cojedes    | 1 582                  | 88   |
| Guanare                             | Portuguesa | 1 477                  | 89   |
| Bruzual                             | Barinas    | 1 493                  | 92   |
| Barinas                             | Barinas    | 1 418                  | 91   |
| San Fernando                        | Apure      | 1 415                  | 94   |
| El Amparo                           | Apure      | 1 755                  | 89   |
| Sabana Grande                       | Trujillo   | 1 333                  | 75   |
| Villa del Rosario                   | Zulia      | 1 110                  | 85   |

1. Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones científicas (IVIC), Caracas, Venezuela.

2. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida, Venezuela.

<sup>a</sup>. Ne se trouve pas dans la zone savanale proprement dite, mais station pluviométrique la plus proche de Gran Sabana.

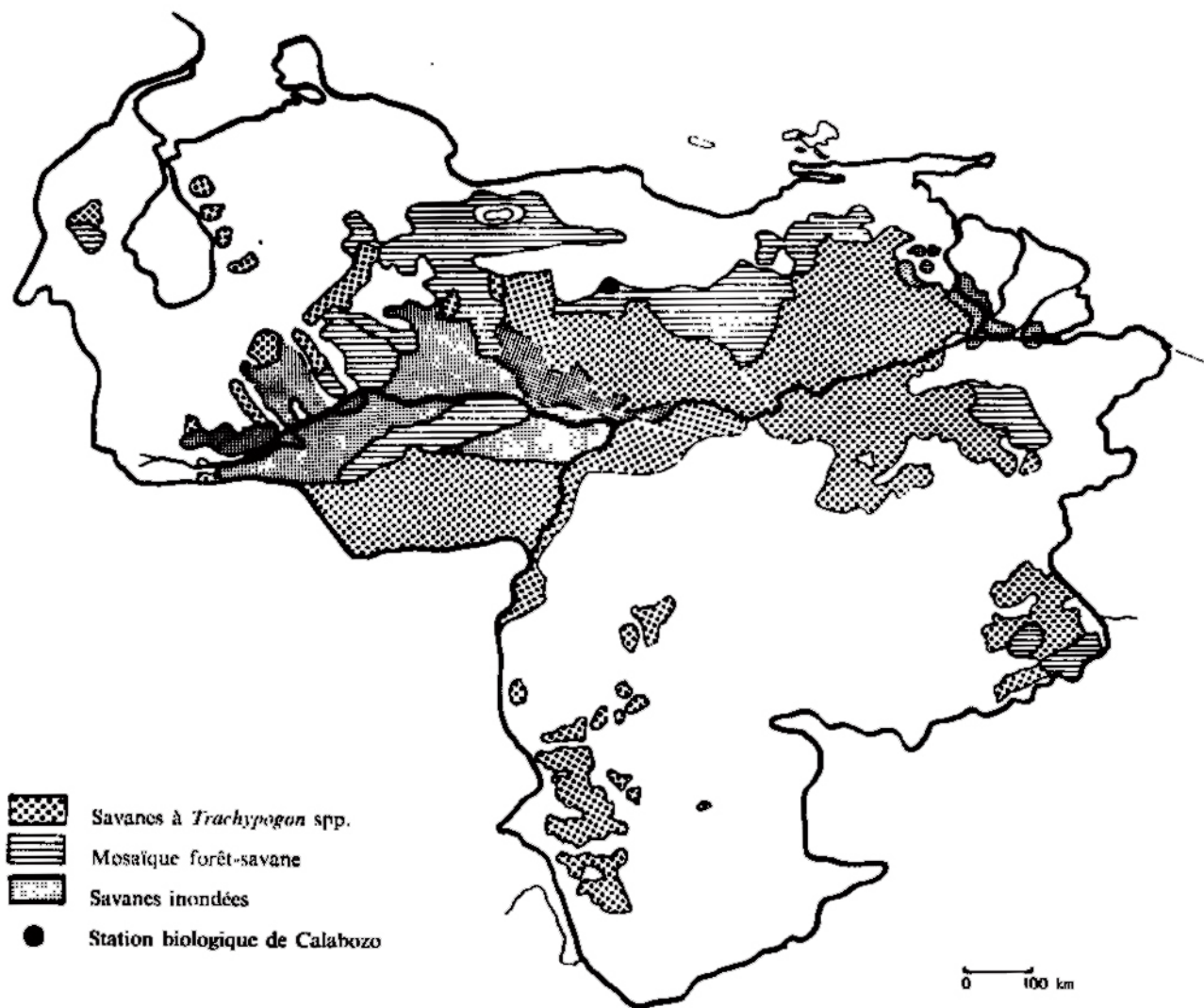


FIG. 1. Types de savanes dans les llanos du Venezuela (extrait de M. Ramia, Tipos de sabanas en los llanos de Venezuela, *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.*, vol. 27, n° 112, 1967, p. 264-628).

El Baúl (1 295 mm/an) sont représentatives de ce climat intermédiaire. Les régions savanales occidentales et méridionales sont les plus humides; elles comprennent une grande partie de l'État d'Apure, le sud de l'État de Bolívar et les régions proches du piémont andin dans les États de Cojedes, Portuguesa et Barinas; les stations d'El Amparo (1 755 mm/an) et de Santa Elena de Guairén (1 796 mm/an) sont représentatives de ces climats plus humides. Autour du lac de Maracaibo, on enregistre des valeurs intermédiaires pour les hauteurs de pluie, comme en témoignent les régimes des stations de Sabana Grande (1 333 mm/an) et de Villa del Rosario (1 110 mm/an).

Le caractère saisonnier de ces précipitations est très net. A l'exception du sud de l'État de Bolívar, les pluies tombent dans toute la région durant une saison humide de six à huit mois. Dans le cas de Calabozo, station des llanos du centre, Monasterio (1971) a constaté que 87 % des

1 312 mm/an tombent pendant six mois, de mai à octobre. 11 % en avril et novembre et 2 % seulement durant les quatre mois secs, de décembre à mars. Cette répartition de pluies se retrouve dans l'ensemble de la région : quatre mois secs partout, mais les deux mois de transition peuvent être sans pluie dans les zones les plus sèches ou, au contraire, faire partie de la saison pluvieuse sous les climats plus humides.

Mais on peut affirmer que les savanes vénézuéliennes présentent quatre mois très secs, de décembre à mars, ce qui représente une contrainte importante pour la végétation et le mode d'utilisation des terres. En revanche, pendant la saison humide on note un excès d'eau.

Les pluies sont souvent fortes. Le nombre de jours pluvieux (plus de 0,1 mm) varie entre 60 et 120 j/an. Des averses violentes de 30-40 mm/j sont fréquentes, tandis qu'il n'est pas exceptionnel de relever des hauteurs d'eau



TABLEAU 2. Précipitations enregistrées dans quatre stations des llanos du centre (État de Guárico) pendant la période sèche de 1971-1974

| Station            | Moyenne pluvi-décennale | Précipitations (mm/an) |      |       |       | Moyenne 1971-1974 | Déficit 1971-1974 (%) |
|--------------------|-------------------------|------------------------|------|-------|-------|-------------------|-----------------------|
|                    |                         | 1971                   | 1972 | 1973  | 1974  |                   |                       |
| Calabozo           | 1 312                   | 1 174                  | 794  | 1 108 | 1 023 | 1 025             | 22                    |
| El Calvario        | 1 310                   | 1 017                  | 794  | 724   | 853   | 847               | 25                    |
| Valle de la Pascua | 1 040                   | 744                    | 948  | 532   | 706   | 732               | 30                    |
| El Sombrero        | 1 215                   | 752                    | 673  | 1 039 | 777   | 810               | 33                    |

égales à 80 mm/j ou même plus. Les variations interannuelles sont grandes, en particulier dans les régions les plus sèches où l'on se rapproche du caractère aléatoire des pluies des zones semi-arides. A Calabozo, par exemple, les extrêmes relevés en trente-cinq ans sont de 581 et 1 998 mm/an, la moyenne étant de 1 312 mm/an; le coefficient de variation est de 0,208. Une telle variation est marquée par des sécheresses catastrophiques, comme celle de 1971-1974, qui a eu des répercussions sérieuses sur l'élevage régional (tableau 2). Lorsque deux années sèches se succèdent, la période sans pluie peut durer facilement 180 jours (Monasterio, 1971).

Bien qu'on ne dispose pas de données sur le ruissellement dans les écosystèmes savanaux naturels, les observations de terrain indiquent que ce n'est pas un facteur écologique ou géomorphogénétique important. Lorsque les savanes n'ont pas été surpâturées ni dégradées, les horizons édaphiques superficiels présentent une bonne structure, permettant une percolation satisfaisante des eaux de pluie. Le système de drainage est davantage alimenté par les eaux souterraines que par le ruissellement. C'est seulement dans les régions de relief marqué ou dans les savanes très surpâturées que le ruissellement en lame devient très net et que l'érosion s'accroît.

Les observations sur la variation saisonnière des nappes phréatiques sont rares. On peut en fait distinguer deux cas. Dans celui des marais saisonniers et de certaines savanes très humides, les sols se saturent rapidement au début de la saison pluvieuse, à cause d'un mauvais drainage et de l'infiltration latérale des eaux de ruissellement venant de plus haut; en quelques semaines, les sols deviennent très saturés et demeurent engorgés de façon permanente ou intermittente durant la saison humide. Dans les bas-fonds, comme les *esteros* des llanos, cet engorgement représente, suivant leur situation et le relief, l'équivalent de quelques centimètres d'eau, qui s'évaporent si la période entre deux pluies successives est assez longue, ou de 80 cm et même plus, qui ne s'écoulent que très lentement et lorsque la saison sèche est fort avancée (Ramia, 1974). Après les pluies, les sols commencent à se dessécher et les nappes phréatiques baissent brutalement. Dans les marais, la profondeur maximale atteinte par la nappe reste proche de la zone d'enracinement des plantes herbacées. Dans le cas des savanes à climat saisonnier très contrasté, les nappes baissent jusqu'à 150-250 cm et sont donc hors de portée des racines. Comme des horizons cuirassés existent presque toujours près de la surface, dans ces sols hydromorphes, leur bio-

masse hypogée est confinée aux soixante premiers centimètres (Sarmiento et Vera, 1974).

L'autre type de variation de la nappe phréatique se rencontre dans les savanes à climat saisonnier marqué, sur des sols bien drainés. Dans ce cas et à la fin de la saison pluvieuse, la nappe se trouve rarement à 100-150 cm. C'est seulement au bas des pentes que les zones saturées atteignent une hauteur de 50-100 cm (Sarmiento et Vera, 1974). L'existence de ces nappes saisonnières dans les savanes des hautes terres et bien drainées peut s'expliquer par une infiltration latérale à partir des bas-fonds voisins. A mesure que la saison sèche avance, la nappe baisse rapidement au point qu'en quelques semaines elle se trouve hors de portée des racines des arbres; à la fin de la saison sèche, elle peut se trouver à 3-8 m. En position topographique élevée ou dans les paysages à relief marqué, comme les mesas des llanos de l'est et du centre, la nappe phréatique disparaît pratiquement en saison sèche.

Les températures annuelles moyennes sont élevées : 25-28 °C. Elles ne sont inférieures que sur le plateau de Gran Sabana, autour de 21 °C. La différence de température entre les moyennes des mois les plus chauds et les plus froids ne dépasse pas 2 à 3 °C. Les températures moyennes, maximales et minimales extrêmes sont enregistrées vers la fin de la saison sèche. Les minimums absolus sont supérieurs à 18 °C et les maximums absolus sont rarement au-dessus de 40 °C.

A Calabozo, l'amplitude thermique journalière varie en moyenne entre 14,3 °C, en avril, et 10,6 °C, en septembre (Monasterio, 1971). Ces variations sont plus fortes en saison sèche qu'en saison pluvieuse. Monasterio estime que ce thermopériodisme détermine certains phénomènes rythmiques chez les espèces savanales, comme la formation de nouvelles feuilles avant le début de la saison pluvieuse ou la répartition de la floraison durant l'année; l'effet du photopériodisme est également à prendre en compte. La démonstration en a été apportée dans le cas d'une adventice commune, *Hyptis suaveolens*, qui est une plante de jour court et qui est sensible à des différences de quinze minutes pour la photopériode (Wulff, communication personnelle). Voir aussi Monasterio et Sarmiento (1976).

Vareschi et Huber (1971) ont publié quelques données sur le microclimat d'une savane à Calabozo. Lors de trois cycles journaliers successifs, en saison sèche, l'éventail des températures dans la strate herbacée (20 cm au-dessus du sol) était de 16-18 °C, les minimums atteignant 23-24 °C et les maximums 40-41 °C; en saison humide,

TABLEAU 3. Mesures de rayonnement dans les savanes de Calabozo (d'après Vareschi et Huber, 1971)

| Rayonnement                              | Saison sèche           |      | Saison pluvieuse       |      |
|--|------------------------|------|------------------------|------|
|  | cal/cm <sup>2</sup> /j | %    | cal/cm <sup>2</sup> /j | %    |
| Rayonnement théorique maximal            | 512                    | 100  | 512                    | 100  |
| Rayonnement global                       | 473                    | 92   | 459                    | 89   |
| Rayonnement direct                       | 421                    | 82   | 399                    | 78   |
| Rayonnement diffus                       | 52                     | 10   | 60                     | 11,5 |
| Rayonnement réfléchi par la végétation   | 90                     | 17,5 | 33                     | 6,4  |
| Rayonnement absorbé par la végétation    | 284                    | 54   | 384                    | 75   |
| Rayonnement atteignant la surface du sol | 99                     | 19,5 | 78                     | 15   |

les observations donnaient 5-12 °C, 21-22 °C et 27-33 °C. Ces résultats indiquent que, dans la strate herbacée, l'évolution des températures est parallèle à celle de l'air ambiant.

Vareschi et Huber (1971) ont mesuré le rayonnement dans les savanes de Calabozo, pendant quelques jours de la saison sèche et de la saison pluvieuse. Leurs résultats sont consignés dans le tableau 3.

Ces résultats montrent que les proportions du rayonnement solaire incident (global, direct et diffus) ne sont pas très différentes au cours des deux saisons, mais le comportement du tapis végétal est distinct puisque, durant la saison sèche, les herbes jaunes réfléchissent presque trois fois plus de lumière que les herbes vertes de la saison pluvieuse.

Il ne paraît pas possible de distinguer des fluctuations climatiques à court terme, car la plupart des stations n'ont que quelques années d'observations météorologiques; moins de six d'entre elles ont des enregistrements s'étendant sur cinquante ans.

On peut cependant remarquer des périodes de sécheresse exceptionnelle. C'est ainsi que dans l'État de Guárico une telle période a commencé en 1971 et ne s'est pas encore terminée. On trouve dans le tableau 2 les moyennes pluviométriques pluridécennales et celles des années 1971 à 1974 de quatre stations situées dans la zone frappée par la sécheresse. Celle-ci enregistra un déficit pluviométrique pouvant aller jusqu'à 33 %. Il s'ensuivit une mortalité exceptionnelle du bétail.

On ne dispose pas de données palynologiques, ni paléo-écologiques sur les llanos du Venezuela, mais dans les régions voisines de Colombie et de Guyane (Wijmstra et Van der Hammen, 1966), ayant une végétation semblable, l'analyse des pollens a montré que les écosystèmes actuels avaient existé au moins depuis l'Holocène. En outre, l'examen des restes polliniques met en évidence des changements importants de végétation, en rapport surtout avec la densité des espèces arborées dans les savanes (*Byrsosima* sp.). Pendant plusieurs milliers d'années, des savanes plus ou moins ouvertes ou des prairies représentaient le type de végétation dominant, tandis que pendant des

périodes aussi longues les espèces arborées sont devenues plus nombreuses et ont donné naissance à des formations boisées. D'après ces chercheurs, de tels changements au niveau de la végétation traduisaient l'alternance de phases climatiques humides et sèches, probablement en rapport avec les périodes glaciaires et interglaciaires dans les Andes. Il semble logique de supposer que l'alternance de ces phases climatiques, dont on a la preuve dans les régions tropicales de l'Amérique, est responsable des variations du tapis végétal, qui ont comporté la transformation de pluvisylvies en savanes ainsi que la modification de la composition floristique et de la structure de ces dernières.

## Sols

Les sols sont peu profonds autour de Calabozo et un horizon cuirassé ou latéritique se trouve généralement à une profondeur variable (Santamaría et Bonazzi, 1963; Bonazzi, 1965). Cette cuirasse est un vestige de climats plus humides. Bonazzi estime qu'il ne s'agit pas d'une latérite résiduelle mais d'un véritable précipité hydromorphe, forme par concrétion sous l'eau. On trouve, en effet, des grains de pollen, des spores et d'autres restes de tissus végétaux inclus dans des structures exfoliantes d'oxyde de fer (Bonazzi, 1962). Cette cuirasse est très répandue dans les savanes vénézuéliennes et représente un facteur limitant de la croissance des arbres, en raison de sa continuité et de sa faible épaisseur (Santamaría, 1965); sa faible perméabilité ainsi que la profondeur réduite du sol restreignent la rétention de l'eau et empêchent le développement de la forêt (Santamaría et Bonazzi, 1964). La superficie occupée par cette cuirasse serait de 31 000 km<sup>2</sup> (Santamaría, 1965), soit 16 % de la surface totale des savanes vénézuéliennes (Ramia, 1967).

Foldats et Rutkis (1965) ont cependant proposé que des cuirasses profondes permettaient une accumulation d'eau suffisante pour permettre le développement d'îlots forestiers, qui sont caractéristiques dans les savanes de Calabozo. Il ne semble pourtant pas exister, sur la carte de végétation de la Station de Calabozo de Santamaría et Bonazzi (1963), de relation évidente entre la profondeur de ces cuirasses et les îlots forestiers. Monasterio et Sarmiento (1968) ont défini les conditions géomorphologiques de ces îlots.

Walter (1969) avait indiqué, en comparant la nature des sols et la structure de la végétation existant en Afrique et dans le nord de l'Amérique du Sud, que les cuirasses n'étaient pas continues. La répartition des arbres traduit en effet une telle discontinuité et les arbres isolés au sein du milieu herbacé ont une alimentation en eau satisfaisante durant toute l'année.

La composition chimique des sols autour de Calabozo est variable dans les îlots forestiers et dans les milieux herbacés. Les résultats des analyses publiés par Medina (1968) et par San José et Medina (1975) sont consignés dans le tableau 4. Monasterio et Sarmiento (1968) ont procédé à des analyses de profils à la Station de Calabozo; leurs valeurs moyennes sont semblables, mais les teneurs en azote et



TABLEAU 4. Composition chimique des sols à Calabozo (données extraites de Medina, 1968; San José et Medina, 1975)

|                       | Prairie | Ilot forestier |
|-----------------------|---------|----------------|
| Profondeur (cm)       | 0-70    | 0-30           |
| pH                    | 4,9-5,3 | 5,8            |
| Matière organique (%) | 1,2     | 2,7            |
| N (%)                 | 0,036   | 0,106          |
| P (ppm)               | 4,1     | 5,8            |
| K (ppm)               | 27      | 48             |
| Ca (ppm)              | 344     | 520            |

phosphore sont plus élevées, tandis que celles de calcium et de potassium sont plus faibles.

Une faible teneur en éléments nutritifs est caractéristique des sols de savane et elle est un peu plus élevée dans les sols des îlots forestiers; l'acidité est en rapport avec le déficit en bases échangeables, surtout le calcium.

## Phytosociologie (voir fig. 1)

Ramia (1967) a réparti les savanes des llanos vénézuéliens en trois catégories.

Les savanes à *Trachypogon* sont caractérisées par la dominance de l'une des espèces de ce genre graminéen. Elles sont relativement sèches, se trouvant sur des sols à texture légère, acides, pauvres et bien drainés. On trouve parfois des arbres et on parle alors de *chaparrales*, parce que le *chapparro* (*Curatella americana*) en est l'espèce principale. La majorité des llanos orientaux sont couverts par une savane sans arbres à *Trachypogon*, alors que les chaparrales se rencontrent dans les llanos du centre (États de Anzoátegui-Ouest et de Guárico) ainsi que sur le piémont andin en bordure des llanos occidentaux.

Les savanes des types *banco*, *bajío* et *estero* sont caractéristiques des llanos occidentaux et de la partie nord de l'État d'Apure. Elles forment une série d'associations en rapport avec la topographie. Dans les plaines alluviales qui forment la majeure partie des llanos occidentaux, les communautés savanales épousent les formes du paysage. Les trois types principaux de paysages sont les rives (bancos) aux sols bien drainés, les plaines d'inondation limoneuses (bajíos), aux sols à gley et mal drainés, et les bas-fonds alluviaux (esteros), où se déposent les sédiments les plus fins dans des eaux tranquilles pendant l'inondation et où les sols ne se dessèchent jamais. On trouvera dans les tableaux 5, 6 et 7 les listes des principales graminées de ces savanes.

Les savanes à *Paspalum fasciculatum* sont des formations herbacées pures, d'une hauteur pouvant aller jusqu'à 2 m, localisées dans des zones inondées durant toute la saison pluvieuse. En saison sèche, le sol se dessèche, le tapis graminéen se réduit et, en fin de saison, les savanes sont brûlées.

Sarmiento et Monasterio (1969b) ont proposé de grouper les communautés savanales des llanos vénézuéliens en quatre grands types écologiques et floristiques : les savanes à *Trachypogon-Curatella*, sur sols bien drainés, couvrant les

TABLEAU 5. Graminées dominantes dans les savanes dunaires et de type banco à Mantecal, État d'Apure (d'après Ramia, 1974)

|                             |                                |
|-----------------------------|--------------------------------|
| <i>Andropogon selloanus</i> | <i>Imperata contracta</i>      |
| <i>Axonopus affinis</i>     | <i>Leptocoryphium lanatum</i>  |
| <i>A. anceps</i>            | <i>Paspalum chaffanjonii</i>   |
| <i>A. compressus</i>        | <i>P. plicatum</i>             |
| <i>A. purpusii</i>          | <i>Sorghastrum parviflorum</i> |
| <i>Cenchrus pilosus</i>     | <i>Sporobolus indicus</i>      |
| <i>Cynodon dactylon</i>     |                                |

TABLEAU 6. Graminées dominantes dans les savanes de type bajo à Mantecal, État d'Apure (d'après Ramia, 1974)

|                                 |                                |
|---------------------------------|--------------------------------|
| <i>Andropogon bicornis</i>      | <i>P. laxum</i>                |
| <i>A. brevifolius</i>           | <i>P. versicolor</i>           |
| <i>Axonopus compressus</i>      | <i>Paratheria prostrata</i>    |
| <i>A. purpusii</i>              | <i>Paspalum chaffanjonii</i>   |
| <i>Cynodon dactylon</i>         | <i>P. convexum</i>             |
| <i>Eragrostis acutiflora</i>    | <i>P. millegrana</i>           |
| <i>Hymenachne amplexicaulis</i> | <i>P. orbiculatum</i>          |
| <i>Imperata contracta</i>       | <i>P. plicatum</i>             |
| <i>Leersia hexandra</i>         | <i>Sorghastrum parviflorum</i> |
| <i>Panicum junceum</i>          | <i>Sporobolus indicus</i>      |

TABLEAU 7. Graminées dominantes dans les savanes de type estero à Mantecal, État d'Apure (d'après Ramia, 1974)

|                                 |                             |
|---------------------------------|-----------------------------|
| <i>Hymenachne amplexicaulis</i> | <i>P. laxum</i>             |
| <i>Leersia hexandra</i>         | <i>Paratheria prostrata</i> |
| <i>Luziola spruceana</i>        | <i>Paspalum orbiculatum</i> |
| <i>Panicum elephantipes</i>     |                             |

mesas des llanos de l'est et du centre, les rives des fleuves dans les llanos de l'ouest ainsi que les dunes et les hautes plaines du sud de l'État d'Apure; elles correspondent aux savanes à *Trachypogon* et aux communautés banco de la classification de Ramia; les savanes à *Axonopus-Mesosetum*, qui sont des prairies presque pures, qu'on trouve sur des rives alluviales basses et d'autres types de paysages analogues, aux sols à gley en profondeur; les savanes à *Sorghastrum-Copernicia*, prairies ou savanes à palmiers, sur des sols lourds, mal drainés, correspondant en gros aux communautés bajo de Ramia; les prairies à *Paspalum fasciculatum* dans les zones inondées. Les savanes de type estero de Ramia furent considérées comme des communautés marécageuses, car le sol ne se desséchait jamais complètement dans la zone des racines.

Sarmiento et Monasterio (1969a) ont analysé en détail la composition de la végétation et ils ont mis en évidence une variabilité phytosociologique discrète. La variation de la composition floristique était en rapport avec les facteurs édaphiques et en particulier l'existence de vieilles cuirasses latéritiques ainsi qu'avec le type de végétation lui-même, notamment la répartition des îlots forestiers.

Lorsque l'écobuage est régulièrement pratiqué, la limite forêt-savane semble stable. Blydenstein (1963) a procédé à



échantillonnage approfondi sur 1 ha, à la Station biologique de Calabozo. Après sept ans de protection à l'égard du feu, San José et Farinas (1969) ont procédé à un nouvel échantillonnage et ils ont trouvé que *Trachypogon montufari* et *Axonopus canescens* présentaient une densité réduite, mais le diamètre des touffes avait augmenté (de 50 % environ). Des espèces arborées caducifoliées, non pyrorésistantes, comme *Cochlospermum vitifolium* et *Godmania macrocarpa*, s'étaient multipliées. Le nombre des plantes ligneuses isolées était passé de 50 à 168, et de 231 à 289 pour les arbres. Il semble que la protection réduise la mortalité de certaines espèces arborées. La physionomie de la végétation reste cependant la même et n'évolue pas vers celle de la forêt.

Une autre étude a montré que la protection vis-à-vis du feu favorisait la dominance de la graminée principale (*Trachypogon plumosus*). Un brûlis partiel réduisait cette dominance et augmentait la biomasse épigée des autres constituants secondaires (San José et Medina, 1975).

## Phénologie

Les caractéristiques générales de la végétation se trouvent sous l'influence des cycles de précipitations et des périodes sèches. Les graminées vivaces, qui constituent l'essentiel de la biomasse épigée, se dessèchent complètement et seuls les bourgeons restent vivants près de la surface du sol (Vareschi, 1962). On observe la coexistence d'espèces arborées sempervirentes et caducifoliées (voir les types biologiques, d'après Vareschi et Aristeguieta, 1966). Monasterio (1968) a décrit la phénologie de près de 200 espèces et Ramia (1974) celle de 90 dans les savanes banco-bajío-estero de l'État d'Apure. On trouvera un essai comparatif entre les deux types de savanes dans le tableau 8. Dans les deux cas, la plupart des espèces fleurissent pendant la saison pluvieuse, mais les graminées ne le font qu'à cette époque seulement. En effet, durant la saison sèche, pas plus de 5 % des espèces herbacées fleurissent et il s'agit de dicotylédones. Dans les savanes inondées, au contraire, 30 % des espèces sont toujours en fleurs dans les faciès non recouverts d'eau (bancos) et cette proportion inclut les graminées. Dans les zones inondées (esteros), la floraison n'intéresse plus que 9 % des plantes en mai; ces communautés sont moins diversifiées (Ramia, 1974).

L'approvisionnement en eau, qui règle la longévité des feuilles, est capital pour la productivité des pâturages, qui est plus fonction de la longueur de la saison pluvieuse que de la hauteur des précipitations.

La phénologie des arbres est plus variable, parce que probablement beaucoup d'espèces prélèvent l'eau de la nappe phréatique. Plusieurs arbres fleurissent en saison sèche après la chute des feuilles; de même, plusieurs arbres sempervirents changent de feuillage et fleurissent simultanément au milieu de la saison sèche. Les observations faites sur la croissance foliaire (Medina *et al.*, 1969), les cycles du carbone (Medina, 1967) et de l'eau (Vareschi, 1960; Medina, 1967), la répartition des plantes (Foldats et Rutkis, 1965), la floraison et la chute des feuilles (Monasterio, 1968; Medina, 1968) indiquent que les éléments ligneux des savanes à *Trachypogon* occupent des niches écologiques bien différenciées, n'entrant pas en concurrence avec les graminées; leur distribution semble être davantage déterminée par la structure du sol (Bonazzi, 1967; Walter, 1969) que par des influences anthropiques ou des phénomènes de concurrence. Les espèces arborées sempervirentes isolées au sein des prairies savanales, principalement *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia* et *Bowdichia virgilioides*, se rencontrent surtout sur les sols pauvres et peu profonds et sont pyrorésistantes au stade adulte.

Le tableau 8 (Monasterio, 1968) donne des indications sur la phénologie des espèces arborées de Calabozo. On peut distinguer deux maximums de floraison, le premier vers la fin de la saison sèche et le second vers le milieu de la saison pluvieuse. La chute de litière dans les flots forestiers présente aussi une évolution saisonnière; elle a lieu surtout en saison sèche (décembre à mars) et représente au total 8,2 t/ha. Elle disparaît pendant les premiers mois de la saison pluvieuse et l'on n'observe pas d'accumulation de la matière organique dans le sol (Medina, 1968). Voir aussi Monasterio et Sarmiento (1976).

## Productivité

Blydenstein (1962, 1963) fit les premières mesures de production dans les savanes à *Trachypogon*. Elles concernaient seulement la production épigée et consistaient à comparer la biomasse au début et à la fin de la saison pluvieuse dans

TABLEAU 8. Pourcentage des espèces en fleurs dans la savane à *Trachypogon* de Calabozo, État de Guárico (Monasterio, 1968) et dans les savanes inondées de Mantecal, État d'Apure (Ramia, 1974)

| Type d'association                 | Janvier | Février | Mars | Avril | Mai | Juin | Juillet | Août | Septembre | Octobre | Novembre | Décembre | Nombre d'espèces |
|------------------------------------|---------|---------|------|-------|-----|------|---------|------|-----------|---------|----------|----------|------------------|
| Banco                              | 58      | 43      | 36   | 31    | 45  | 56   | 63      | 61   | 54        | 61      | 66       | 73       | 41               |
| Bajío                              | 43      | 28      | 18   | 18    | 39  | 46   | 71      | 68   | 75        | 71      | 64       | 64       | 28               |
| Estero                             | 18      | 14      | 9    | 14    | 27  | 36   | 59      | 50   | 54        | 68      | 63       | 45       | 22               |
| <b>Savane à <i>Trachypogon</i></b> |         |         |      |       |     |      |         |      |           |         |          |          |                  |
| Plantes herbacées                  | 1       | 1       | 5    | 2     | 2   | 10   | 22      | 31   | 16        | 8       | 2        | 1        | 101              |
| Plantes ligneuses                  | 7       | 5       | 7    | 17    | 2   | 8    | 16      | 18   | 6         | 4       | 3        | 2        | 97               |



TABLEAU 9. Données sur la production<sup>a</sup> dans les savanes à *Trachypogon*, en g/m<sup>2</sup>/an (d'après Blydenstein, 1962, 1963)

| Traitement     | Année         | Biomasse épigée | Biomasse hypogée <sup>b</sup> | Production totale |
|----------------|---------------|-----------------|-------------------------------|-------------------|
| Pas d'écobuage | 1961          | 241             | 96                            | 337               |
|                | 1962          | 309             | 124                           | 433               |
| Écobuage       | 1961          | 351             | 140                           | 491               |
|                | Décembre 1960 | 308             | 123                           | 431               |
| Janvier 1961   | 1961          | 175             | 70                            | 245               |
|                | 1962          | 252             | 101                           | 353               |
| Mars 1961      | 1961          | 230             | 92                            | 322               |
|                | 1962          | —               | —                             | —                 |
| Coupe          | 1962          | 293             | 117                           | 410               |
|                |               | Novembre 1961   | 405                           | 162               |
| Écobuage       | 1962          | 294             | 118                           | 412               |
|                | Novembre 1961 | 405             | 162                           | 567               |
| Mars 1962      | 1962          | 294             | 118                           | 412               |

a. A l'exclusion de la matière organique décomposée pendant la saison de croissance.

b. Estimée à 40 % de la biomasse épigée.

des parcelles non brûlées, ainsi qu'à mesurer la biomasse épigée totale à la fin de la saison pluvieuse dans des parcelles brûlées. Les résultats traduisent une sous-estimation probable, car la décomposition de la matière morte sur pied n'a pas été prise en considération.

Blydenstein (1962, 1963) a noté que la biomasse par unité de surface était, dans ces savanes, relativement faible, en comparaison avec les valeurs obtenues à d'autres latitudes (César et Menaut, 1974; Murphy, 1975). La valeur maximale de la biomasse épigée obtenue par Blydenstein était de 405 g/m<sup>2</sup> dans une parcelle de savane brûlée au cours de la saison sèche précédente (voir tableau 9)

On a estimé que la biomasse maximale des racines représentait 28 % environ de la biomasse épigée et que 80 % de la biomasse hypogée se trouvaient dans les vingt premiers centimètres de sol. Un rapport tige/racine de 2,5 semble très élevé par rapport à celui enregistré dans d'autres savanes vénézuéliennes (Sarmiento et Vera, 1974) et africaines (César et Menaut, 1974), puisqu'il est inférieur à 1. Les raisons de cette différence ne sont pas claires, mais il faut noter qu'il s'agit d'un milieu où se trouve théoriquement

favorisé le transport des substances assimilées vers les racines.

Une étude comparée portant sur la répartition de la biomasse épigée et hypogée dans plusieurs associations végétales a été réalisée en août, lorsque la biomasse atteint des valeurs maximales (San José et Medina, 1975; voir tableau 10); on observe alors que le rapport tige/racine augmente sur des sols relativement profonds et qu'il diminue sur des sols inondés de façon temporaire ou lorsque la cuirasse latéritique avait été mise à nu par l'érosion. La biomasse hypogée était mesurée dans les vingt premiers centimètres du sol, qui étaient censés contenir 80 % de cette biomasse. La biomasse totale accumulée dans une savane humide à *Andropogon* sp. atteignait au maximum 12,6 t/ha. L'indice de surface foliaire est plus élevé dans la savane humide et dans la prairie à *Trachypogon* sur sols relativement profonds (5), alors qu'il est à peine égal à 2 pour la couverture graminéenne clairsemée des affleurements cuirassés.

Les observations de Blydenstein sur les effets du feu pendant deux années consécutives montrent que l'écobuage en saison sèche augmente la production épigée par rapport à celle enregistrée dans les parcelles non brûlées ou fauchées. Cet accroissement était de 32 % en 1961 (351 g/m<sup>2</sup> au lieu de 241) et de 24 % en 1962 (405 g/m<sup>2</sup> au lieu de 309), lorsqu'on comparait les parcelles brûlées et non brûlées; il était de 28 % (405 g/m<sup>2</sup> au lieu de 291) quand on comparait les parcelles brûlées aux parcelles fauchées; San José et Medina (1975) ont expliqué ces différences par les variations de l'approvisionnement en eau. Les mesures de la production épigée dans les prairies à *Trachypogon plumosus* de l'est du Venezuela (Espinosa, 1969) ont donné des résultats analogues : 4 t/ha environ.

Les mesures faites par Blydenstein sur l'accumulation de la biomasse épigée indiquent un maximum de près de 10 t/ha dans les prairies à *Trachypogon*. Ce niveau est atteint après cinq années environ de protection contre le feu. Cela signifie que l'accroissement annuel de la biomasse épigée serait progressivement réduit.

L'effet du feu sur la production de matière organique est dû, en partie, à un meilleur approvisionnement en eau pour soutenir une nouvelle croissance au cours de la saison sèche (San José et Medina, 1975). Les feuilles des graminées ne se dessèchent pas avant l'épuisement des réserves en eau du sol. L'écobuage interrompt la dessiccation du sol, de sorte que l'eau encore disponible permet une nouvelle croissance des plantes. Si la saison pluvieuse

TABLEAU 10. Biomasse (g/m<sup>2</sup>) dans les savanes à *Trachypogon* (d'après San José et Medina, 1976)

| Association                                    | Biomasse épigée | Biomasse hypogée | Biomasse épigée / Biomasse hypogée | Poids total de matière sèche | Indice de surface foliaire (LAI) |
|--|-----------------|------------------|------------------------------------|------------------------------|----------------------------------|
| <i>Trachypogon</i> spp.<br>(sols profonds)     | 570             | 227              | 2,5                                | 797                          | 5,7                              |
| <i>Trachypogon</i> spp.<br>(sols peu profonds) | 198             | 229              | 0,9                                | 437                          | 2,0                              |
| <i>Andropogon</i> spp.<br>(sols inondés)       | 653             | 552              | 1,2                                | 1 205                        | 5,6                              |
| <i>Hyptis suaveolens</i><br>(adventice)        | 436             | 143              | 3,0                                | 579                          | 2,9                              |



TABLEAU 11. Production (g/m<sup>2</sup>/an) dans les savanes à *Trachypogon* (d'après San José et Medina, 1976)

| Traitement                 | A la fin de la saison de croissance |                  | Production (y compris la décomposition) |         | Production totale | LAI maximal | Croissance maximale (g/m <sup>2</sup> /jour) |
|----------------------------|-------------------------------------|------------------|---|---------|-------------------|-------------|--|
|                            | Biomasse épigée                     | Biomasse hypogée | Épigée                                  | Hypogée |                   |             |  |
| Protection contre le feu   | 1 101                               | 270              | 705                                     | 190     | 895               | 4,19        | 11   |
| Écobaouage (décembre 1968) | 731                                 | 170              | 909                                     | 120     | 1 029             | 4,95        | 10,5   |

commence avant que les réserves en eau soient épuisées, une surface foliaire non négligeable est déjà présente et la production se maintient durant toute la saison humide. Le feu a cependant un autre effet qui doit être en rapport avec l'équilibre nutritif des nouvelles feuilles.

Dans les parcelles brûlées étudiées par San José et Medina (1976, tableau 11), la biomasse épigée maximale est de 7,5 t/ha, la biomasse hypogée maximale (jusqu'à 30 cm de profondeur) de 1,7 t/ha. Le rapport tige/racine est élevé (2,5) et l'indice de surface foliaire est maximal en août (4,95). L'évaluation de la biomasse épigée dans les savanes non brûlées est plus difficile, en raison de l'accumulation de la biomasse morte et de sa décomposition. Alors que dans les formations brûlées la biomasse vivante atteint un maximum de 4,1 t/ha, elle est de 3,2 t/ha dans les parcelles protégées du feu. La biomasse hypogée est plus élevée dans celles-ci (2,7 t/ha) que dans celles qui ont été brûlées (1,7 t/ha).

En se fondant sur les critères relatifs à l'augmentation de biomasse entre le début et la fin de la saison pluvieuse, on a constaté que la biomasse épigée augmentait très peu (9 à 10 t/ha). On note une réduction considérable de la biomasse morte au cours des trois premiers mois de la saison humide et son accroissement progressif vers la fin de la période de production (San José et Medina, 1976). On ne dispose pas de mesures de l'intensité de décomposition de la matière organique. En se basant sur les valeurs approximatives de la respiration du sol (Medina, non publié), on peut estimer que pendant la saison pluvieuse la dégradation est de l'ordre de 70 g/m<sup>2</sup>/mois, ce qui inclut le renouvellement des racines et la décomposition de la matière organique provenant de la biomasse épigée. César et Menaut (1974) ont calculé que dans les savanes à *Louvetia* de Côte-d'Ivoire 7,6 % de la biomasse épigée étaient décomposés par mois et que près de 70 % de la biomasse des racines étaient renouvelés chaque année. En se basant sur ces estimations, la production de la biomasse épigée dans les prairies à *Trachypogon* serait de 9,1 t/ha/an dans les parcelles brûlées et de 7 t/ha/an dans les parcelles protégées du feu; la production de racines correspondante serait respectivement égale à 1,2 et à 1,9 t/ha/an; la production totale est alors de 10,3 t/ha/an dans la parcelle brûlée et de 8,9 t/ha/an dans la parcelle non brûlée; l'écobaouage accroît ainsi la productivité dans la proportion de 14 %.

L'approvisionnement en eau modifie la production épigée, qui atteint un maximum de 10,5 g/m<sup>2</sup>/j au bout de 180 à 200 jours après le feu, alors qu'elle s'annule à la fin de la saison pluvieuse, puis qu'elle augmente de nouveau (5 g/m<sup>2</sup>/j) à la suite de pluies irrégulières. Ces observations indiquent que la productivité est plus fonction, dans les milieux herbacés tropicaux, de la durée de la saison pluvieuse que de la hauteur totale des précipitations. San José et Medina (1976) ont montré que dans des parcelles irriguées le double de la biomasse épigée pouvait persister en saison sèche (220 au lieu de 100 g/m<sup>2</sup> dans les conditions naturelles, entre décembre et mars).

La productivité des écosystèmes pâturés est en rapport étroit avec l'approvisionnement en eau. Walter (1973) a estimé que dans des pâturages africains une biomasse de l'ordre de 100 g/m<sup>2</sup>/an (épigée) correspondait à 100 mm de pluie. Cela donnerait, pour les savanes à *Trachypogon* de Calabozo, une moyenne de 13 t/ha/an, qui est largement supérieure aux mesures faites. On pourrait en conclure que dans ces savanes l'utilisation de l'eau est bien moins efficace, en raison de la nature des sols. Cela est tout de même surprenant, dans la mesure où toutes les graminées de Calabozo sont des plantes de type C<sub>4</sub>. Les carences en azote et en phosphore diminuent en fait très nettement la productivité, notamment celle des enzymes de carboxylation. On a, en effet, établi une corrélation entre l'activité carboxylatrice et l'intensité photosynthétique chez les plantes de types C<sub>3</sub> et C<sub>4</sub> (Medina, 1971; Treharne *et al.*, 1971). Alors que la transpiration est seulement fonction de la surface foliaire, la photosynthèse dépend certes aussi de ce facteur, mais également de l'activité des enzymes de carboxylation. Les quantités d'eau transpirée par kilo de matière organique produite seront donc élevées, lorsque les températures sont fortes et que la teneur en éléments nutritifs est faible.

Le feu stimule la production de pousses aériennes au-delà de l'effet consécutif à l'élimination de la matière morte accumulée. Cette stimulation pourrait s'expliquer par un accroissement du transport des substances minérales des racines vers les tiges. Des expériences de fauche et de brûlis (Montes et Medina, 1977) ont montré un accroissement de huit à dix fois des concentrations en azote et en phosphore dans la repousse au niveau des parcelles brûlées, par rapport à celles enregistrées dans les parcelles fauchées. Vers la fin de la période de croissance, ces différences de

teneur en éléments nutritifs disparaissent. Lorsque la biomasse épigée se dessèche, on constate un transfert de 44 % de l'azote et de 57 % du phosphore des tiges vers les racines; le transfert du potassium atteint même 40 %. La quantité d'azote qui reste dans le feuillage mort est en moyenne de 4,5 mg/g de poids de matière sèche. Ainsi, à la fin de la saison pluvieuse, 31,5 kg d'azote/ha peuvent être volatilisés par le feu dans une savane où la biomasse représente 700 g/m<sup>2</sup>; cela représente moins de 1 % de

l'azote total du sol (4 t/ha, en prenant une densité moyenne du sol de l'ordre de 1,6). Malgré cela, l'azote pourrait ne pas être disponible pour les plantes. On ne dispose malheureusement pas de données relatives à la disponibilité de l'azote du sol dans les savanes à *Trachypogon*. Pour mieux préciser le rôle du feu dans l'évolution des réserves azotées, il est indispensable d'évaluer les quantités d'azote apportées par les précipitations et celles fixées biologiquement.