

**S.I.T.E. / ATTI 7**

EDIZIONI ZARA



1989

a cura di

**G. MONTALENTI  
A. RENZONI  
A. ANELLI**

***ECOLOGIA***  
**ATTI DEL TERZO CONGRESSO NAZIONALE  
DELLA SOCIETÀ ITALIANA DI ECOLOGIA**

*Siena: 21-24 ottobre 1987*

# Le grandi linee del funzionamento di un ecosistema tropicale di montagna

## *Les grands traits du fonctionnement d'un écosystème tropical d'altitude*

M. Lamotte\*, I. Garay\*, M. Monasterio\*\*

\*Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05

\*\*Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias, Mérida (Venezuela)

### Riassunto

*Una debole produzione (1,4 t/ha/anno), un debole consumo da parte degli erbivori, la persistenza di una necromassa importante che rimane aderente al tronco e impiega fino a 150 anni per decomporre sono le caratteristiche principali di questo ecosistema di area intertropicale di alta montagna.*

### Résumé

*Une faible production (1,4 t/ha/an), une très faible consommation par les herbivores, la persistance d'une nécromasse importante qui reste adhérente au tronc et met jusqu'à 150 ans pour se décomposer sont les caractéristiques majeures de cet écosystème de zone intertropicale de haute montagne.*

La quantification des flux d'énergie dans un écosystème implique une connaissance assez complète de sa structure, tant taxinomique, spatiale, saisonnière que trophique, et de son fonctionnement. Même dans le cas d'un écosystème apparemment simple comme celui des *Espeletia* du Páramo désertique, dans les hautes Andes du Venezuela, de telles données sont difficiles à réunir. Il nous semble pourtant intéressant de présenter quelques résultats qui permettent déjà d'élaborer un modèle à partir duquel il est possible de dégager les recherches qu'il importe de poursuivre et les points qui méritent d'être approfondis.

### 1. Caractéristiques générales du milieu

L'écosystème à *Espeletia* du Páramo désertique occupe une partie de l'étage altiandin de la Cordillère de Mérida, entre 4.000 et 4.500 m d'altitude. La roche sous-jacente, de nature gneissique, apparaît souvent à nu sous forme d'éboulis et les sols, généralement squelettiques, présentent d'importants phénomènes de solifluxion.

En ce qui concerne le climat, l'originalité essentielle tient à la température. Tandis que ses moyennes mensuelles sont relativement basses et constantes au cours de l'année (fig. 1), elle présente chaque jour des variations importantes (fig. 2). Elle descend en effet souvent plusieurs nuits de suite au-dessous de zéro et l'existence des gelées nocturnes explique l'importance de structures de protection des plantes; elle peut en revanche s'élever parfois pendant la journée à plus de 10 °C dans l'air et bien plus à la surface du sol durant la saison sèche (MONASTERIO, 1980 et 1986).

De fait, le climat est caractérisé, comme dans la plupart des régions de la zone intertropicale, par une alternance très marquée de périodes de pluies et de périodes sèches, et plus particulièrement ici d'une saison sèche et d'une saison des pluies avec nette prédominance de cette dernière (voir fig. 1). Les brouillards sont très fréquents, mais lorsque le soleil brille, l'insolation est intense et riche en rayons ultraviolets, ce qui explique le rôle important que jouent les poils densément répartis sur les feuilles.

### 2. Végétation et production primaire

La végétation du Páramo désertique a fait l'objet d'études nombreuses et précises qui ont fourni les données de base permettant de connaître la biomasse et la production de l'écosystème (MONASTERIO, 1980 et 1986; MONASTERIO et LAMOTTE, 1987).

La caractéristique principale de la végétation est d'être largement dominée par les espèces du genre *Espeletia* (Compositae), plantes à rosettes géantes de feuilles charnues extrêmement originales, et plus précisément par l'espèce *E. timotensis*, vis-à-vis de laquelle les quelques herbacées et coussinets ne représentent presque rien. Un individu de *E. timotensis* peut dépasser

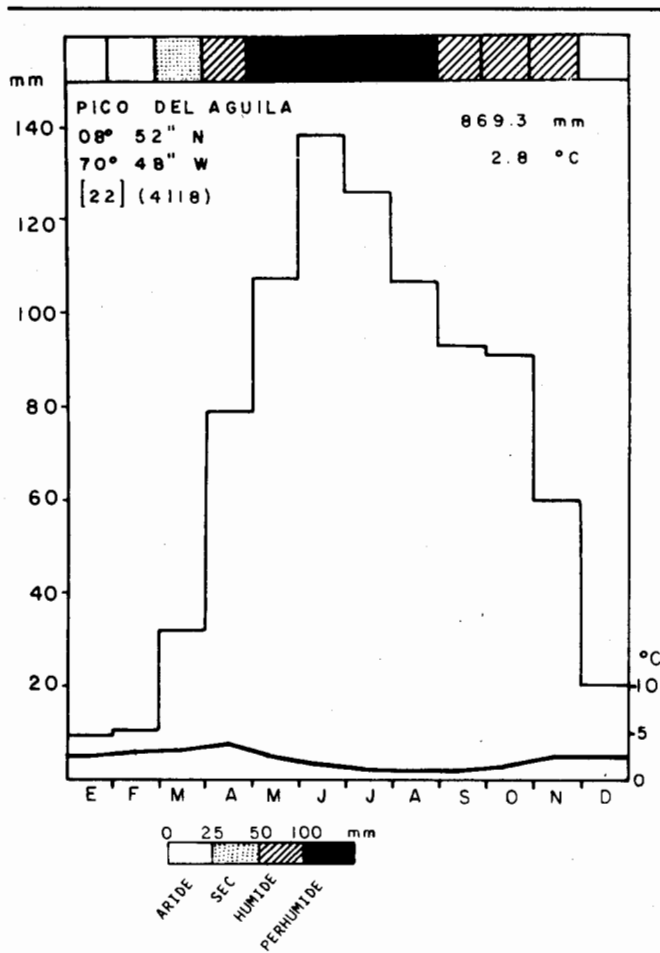


Fig. 1 - Diagramme ombrothermique du Páramo désertique (échelles P = 2T). On a fait ressortir les mois correspondant aux diverses conditions hydriques: celles-ci varient, selon les mois, d'arides à perhumides. (D'après MONASTERIO, 1986).

ser 2 mètres de hauteur et même atteindre 3 mètres. Son tronc, dont le diamètre est de l'ordre de 10-15 cm, est entouré d'une masse importante de feuilles mortes qui lui sont restées adhérentes et donnent à la plante un aspect massif puisque son diamètre peut alors dépasser 80 cm ou même davantage (fig. 3). Le fait le plus étonnant est l'extrême longévité de ces individus, dont certains peuvent atteindre sinon dépasser 150 ans.

La production primaire de l'écosystème a été mesurée en tenant compte exclusivement de la population d'*E. timotensis* vis-à-vis de laquelle les autres espèces paraissent négligeables. On peut distinguer dans cette production, qui est de l'ordre de 1,4 t/ha/an, quatre composantes.

Deux d'entre elles correspondent aux organes qui accumulent la biomasse produite tout au long de la vie de l'individu: ce sont les troncs et les racines. Les premiers donnent, par leur hauteur, une estimation de l'âge de la plante car ils grandissent d'environ 1,5 cm par an (MONASTERIO, 1986). Leur production annuelle croît avec l'âge, de 20 g par an pour des individus hauts de 10 à 20 cm jusqu'à plus de 55 g/an pour les individus dépassant 1 mètre de hauteur. Au total, la population étudiée accumule ainsi chaque année 80 kg/ha de matière sèche dans les troncs, soit moins de 1/15 seulement de la production totale.

La production des racines est plus faible encore, de l'ordre du quart de celle des troncs. De fait, elles ne représentent qu'une très faible partie de la biomasse, en particulier chez les individus d'une certaine taille.

Les deux autres composantes de la production sont les inflorescences et les feuilles de la rosette. Les inflorescences, qui ne se forment pas tous les ans mais

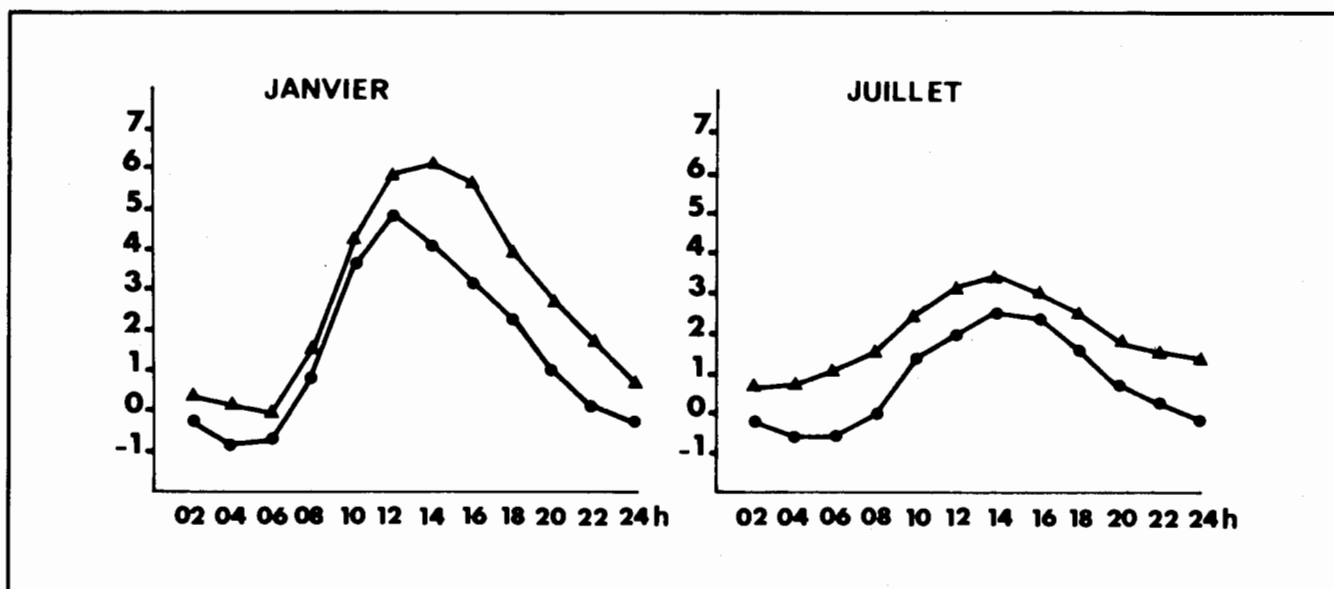


Fig. 2 - Variations des températures horaires moyennes au cours de la journée pendant les mois de janvier (saison sèche) et

de juillet (saison des pluies) dans les années 1973 (triangles) et 1974 (points). (D'après MONASTERIO, 1986).

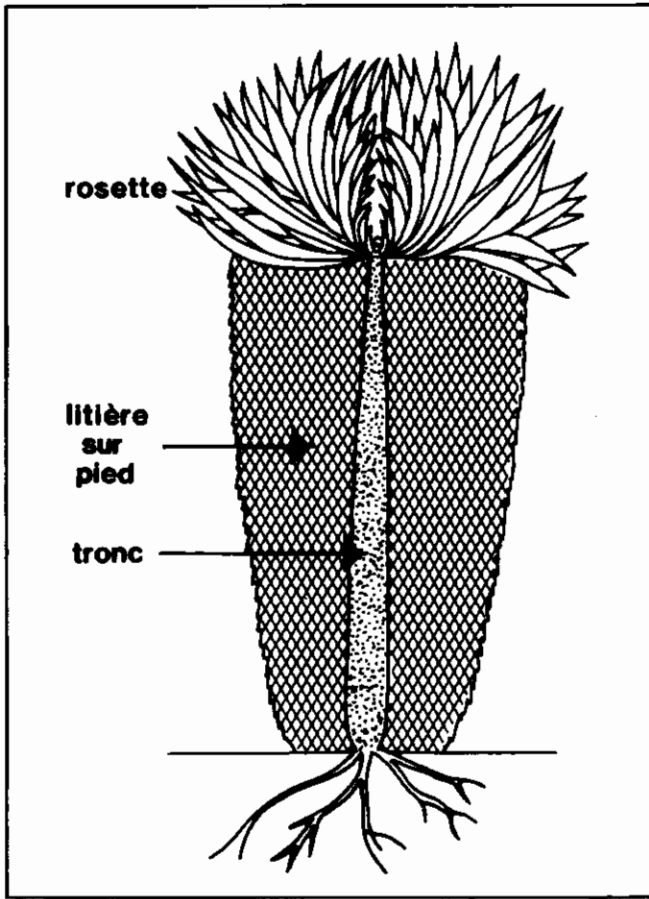


Fig. 3 - Représentation schématique d'un pied d'*Espeletia timotensis*.

selon un rythme assez irrégulier (MONASTERIO, 1986) sont caractérisées par la grande dimension des axes floraux. Sur une production annuelle d'environ 120 kg/ha pour l'ensemble des inflorescences, ils représentent 108 kg tandis que les akènes eux-mêmes ne dépassent pas 10 kg/ha/an.

La production de la rosette a pu être mesurée sur un individu par le nombre de feuilles qui se développent chaque année, ainsi que par la vitesse de renouvellement des rosettes — de 20 à 24 mois — dont on a déterminé par ailleurs le poids. Ces poids varient avec l'âge de la plante, mais de façon assez irrégulière, en fonction sans doute des conditions plus ou moins favorables dans lesquelles elle se trouve. La valeur moyenne est d'environ 400 g par rosette. A l'échelle de l'ensemble de la population, l'estimation obtenue pour la production est de 1.138 kg/ha/an, c'est-à-dire nettement supérieure à celle des trois autres composantes, troncs, racines et inflorescences.

La production totale de la population d'*E. timotensis* — et donc pratiquement de l'écosystème du Páramo désertique — apparaît faible, de l'ordre de celle qui se rencontre dans des zones sèches subdésertiques. Ce fait est évidemment en rapport avec les basses températures du milieu tout au long de l'année —

aucune véritable saison de croissance mais seulement de courts intervalles de temps favorables chaque jour —, avec l'existence d'une saison sèche non négligeable et d'une roche-mère oligotrophique donnant naissance à un sol squelettique, ce qui conduit à une indiscutable carence en sels minéraux utiles (GARAY *et al.*, 1983).

Il faut dire aussi que l'irrégularité de la répartition de l'espèce sur le terrain et donc l'existence de densités très diverses selon les secteurs enlève une partie de leur signification aux données brutes par hectare. La parcelle étudiée était une parcelle relativement dense.

Rapportée à la biomasse, qui peut être estimée ici à 12 t/ha, la production indique un taux de renouvellement moyen compris entre 1/9 et 1/10, évidemment bien supérieur pour les feuilles à ce qu'il est pour les troncs. Si l'on tient compte de la nécromasse des feuilles qui reste adhérente au tronc tout au long de la vie de la plante, on obtient une phytomasse de  $12 + 30 = 42$  t/ha et par là un taux de renouvellement de  $1,4/42 = 1/30$ , soit un temps moyen de remplacement de 30 ans.

### 3. La consommation de la matière végétale vivante

Seule une infime partie de la matière végétale des *Espeletia* est consommée vivante. Les troncs et les racines restent toujours intacts et les feuilles comme les inflorescences ne portent qu'un peuplement animal dont les dégâts sont toujours très limités. Deux espèces — un Acridien aptère, *Meridacris subaptera*, et une chenille de Tortricidae, présente dans presque toutes les rosettes sont de taille appréciable. Les autres consommateurs sont minuscules et échappent à un examen non attentif: des larves de Diptères, des Homoptères, de très petites chenilles et surtout des Acariens plus petits encore.

On conçoit que, malgré leur nombre — plus de 2.000 sur une seule rosette (GARAY et LAMOTTE, 1987) —, ces consommateurs ne fassent que des prélèvements extrêmement réduits sur une rosette dont le poids atteint presque 1 kg de matière sèche.

Il faut leur ajouter toutefois les fins mycéliums noirs de champignons endocellulaires qui envahissent très tôt les poils des feuilles, les vident de leur protoplasme et en déterminent la chute. Ce sont d'ailleurs ces mycéliums qui sont la nourriture de l'Acarien Oribate qui domine dans la faunule de la rosette.

A cette double pauvreté en nombre d'espèces et en biomasse, deux explications peuvent être proposées, d'ailleurs parfaitement compatibles.

La première est la rigueur du climat, dont les gélées nocturnes presque quotidiennes à certaines époques inhibent évidemment l'activité d'animaux hétérothermes. La seconde est la présence dans les tissus de la plante d'une abondante résine terpénique, dé-



fense efficace qui compense la lenteur de la croissance en empêchant la consommation de l'appareil photosynthétique. Pour surmonter cette difficulté, les consommateurs disposent de deux solutions. Ils peuvent n'attaquer que les tissus très jeunes, encore dépourvus de canaux sécréteurs, du bourgeons méristématique apical (c'est ce que font des chenilles de Tortricidae), ou des tissus qui restent dépourvus de résine comme les poils recouvrant les feuilles (ce que font les champignons endocellulaires et peut-être les Acridiens). Ils peuvent aussi, mais cette solution ne convient qu'à des organismes de taille très réduite, ne consommer la matière végétale qu'entre les canaux sécréteurs où s'accumule la résine: c'est ce que font par exemple de minuscules Homoptères.

Le fait est, en tout cas, que la consommation des feuilles de la rosette, comme celle des inflorescences, reste extrêmement limitée, de sorte que la matière organique produite par les *Espeletia* passe, dans sa presque totalité, à l'état de nécromasse; c'est donc par des détritivores et des décomposeurs qu'elle va être consommée.

#### 4. Consommation et décomposition de la litière de feuilles sur pied

L'importante nécromasse de feuilles qui reste adhérente au tronc de la plante pendant de nombreuses dizaines d'années prouve que la consommation de la matière organique morte est, comme celle de la matière vivante, extrêmement lente. Les gaines des feuilles, en particulier, peuvent persister plus de 150 ans en gardant intacte leur structure et il en est presque de même pour les pétioles. Là encore la rigueur du climat et la persistance de la résine peuvent être considérées comme les causes principales, auxquelles il faut sans doute ajouter l'extrême pauvreté des tissus en éléments biogènes (GARAY *et al.*, 1983).

On a tenté, en s'appuyant sur les valeurs de la nécromasse d'individus de différentes tailles, de donner un modèle simple qui décrive quantitativement l'évolution de la décomposition des feuilles. La nécromasse  $y$  est donnée (en g) par la relation  $N = 400x - 1,33x^2$ ,  $x$  étant l'âge de la plante exprimé en années (LAMOTTE et GARAY, 1985). Comme le poids de la rosette ne varie que peu au cours de la croissance, son importance par rapport à celui de la nécromasse va en diminuant avec l'âge de la plante. En revanche, compte tenu du fait que l'accroissement du tronc et des racines est proportionnel au temps, leur biomasse croît plus vite que le poids de la litière.

Les agents de la consommation de la matière morte sont en premier lieu des champignons, notamment des Basidiomycètes dont les chapeaux apparaissent lorsque le milieu est suffisamment humide. Eux seuls peuvent utiliser directement une matière végétale morte particulièrement pauvre en protéines et par ail-

leurs encore riche en résine. Ils vont ensuite servir de nourriture à une faunule formée surtout d'animaux de très petite taille.

Ce sont en effet les microarthropodes, Collemboles et surtout Acariens, qui, par leur nombre, vont jouer le rôle principal dans l'attaque de la nécromasse des *Espeletia* (GARAY, 1981). Leur densité, variable selon la hauteur au-dessus du sol et plus encore selon la distance au tronc — les gaines étant spécialement pauvres — est un bon indice de la vitesse de décomposition de la litière (tab. I). On peut voir que celle-ci est faible dans les gaines, bien plus active vers le haut de la litière, au voisinage de la rosette vivante, c'est-à-dire où subsiste une quantité plus grande de matière organique non cellulosique.

Tableau I - Variations du nombre de microarthropodes pour 100 g de matière végétale (M.S.) dans les différentes parties de la litière sur pied

	Partie distale des limbes	Partie interne des limbes	Gainés
Haut de la litière, près de la rosette	1.477	669	316
Milieu du tronc	670	622	108
Bas de la litière, près du sol	1.104	252	254

Ces microarthropodes sont des consommateurs de feuilles mortes et de mycéliums de champignons, à l'exception de quelques formes carnivores très peu abondantes.

Parmi les animaux détritivores de taille non microscopique se rencontrent seulement quelques Blattes (aptères), parfois aussi des Oligochètes de l'espèce géante *Andiorhinus venezolanus* dans la partie la plus décomposée où ils laissent des traces sous forme d'excréments.

Il existe, pour consommer ce peuplement de détritivores et notamment ce grand nombre de microarthropodes, d'assez nombreux prédateurs parmi lesquels figurent, outre les Acariens prédateurs, beaucoup d'Araignées mais aussi des Opilions, des Carabiques et des Staphylins.

#### 5. Les étapes finales de la décomposition

Il ne disparaît, au cours de la vie des *Espeletia*, qu'entre un tiers et la moitié de la matière végétale produite. Ce qui reste de litière sur pied, ainsi que le tronc et les racines, soit plus de la moitié de la production, va se décomposer après la mort de la plante, notamment lorsqu'elle sera tombée à terre.

Sans pouvoir encore la décrire quantitativement,

car une telle étude implique le suivi des troncs morts au cours de plusieurs années successives, il est raisonnable de supposer que la décomposition des individus morts est plus rapide que celle de la litière de feuilles sur les individus encore vivants. Une preuve en est donnée par l'abondance nettement plus grande du peuplement d'Arthropodes détritvovores comme les Oribates, les Collembolés, les Diplopodes, les larves de Diptères, etc. Il faut y ajouter les Oligochètes et plus encore les Champignons car le rôle de ces derniers reste toujours prépondérant. La cause la plus probable de cette accélération de la décomposition est l'accroissement de l'hydratation de la matière organique favorisée par la position horizontale de la plante et par le fait que la partie centrale du tronc — la moelle — très rapidement détruite, constitue un passage pour l'eau qui atteint ainsi directement les parties profondes.

Comme déjà dans la litière sur pied, on remarque l'extrême résistance des gaines foliaires, qui persistent même après la disparition du tronc. Celui-ci se trouve en effet attaqué rapidement par des larves de Curculionides et surtout par des chenilles de Lépidoptères toujours très abondantes. Les Oligochètes apportent également leur contribution à cette consommation, comme en témoignent les excréments qu'ils laissent sur place.

## Conclusions

Le fonctionnement de l'écosystème Páramo désertique à *Espeletia timotensis* apparaît caractérisé en premier lieu par une production primaire peu importante — moins de 2 t/ha/an — correspondant à celle que l'on trouve dans les zones semi-désertiques. Cette faible production est liée évidemment aux basses températures moyennes qui règnent tout au long de l'année. De cette faible production, la majeure partie va aux feuilles, mais aussi, dans une proportion non négligeable, aux organes de reproduction, dont les axes des inflorescences atteignent une grande taille.

En rapport également avec le froid, mais aussi avec la présence dans les feuilles d'une résine terpénique très abondante, la consommation par les phytophages est très réduite. Aussi la majeure partie de la matière végétale produite va-t-elle mourir sur la plante sans avoir été détruite, laissant aux organismes détritvovores et décomposeurs un rôle prépondérant: à côté de quelques Blattes et Myriapodes Diplopodes, ceux-ci sont essentiellement des Champignons et des Acariens microscopiques.

L'importance relative des consommateurs de matière organique morte ne signifie pourtant pas que la décomposition se réalise rapidement. Bien au contraire, les basses températures et les caractéristiques chimiques de la matière organique des *Espeletia* — résines et faibles concentrations des éléments biogènes —

réduisent considérablement l'activité métabolique.

Il s'accumule ainsi dans l'écosystème une nécromasse considérable dont une grande partie reste adhérente aux troncs des *Espeletia* vivants, pour qui elle constitue un manteau efficace contre le froid. Cette nécromasse sur pied atteint 30 t/ha pour un faciès de densité moyenne, valeur bien supérieure aux 12 t/ha de la biomasse (3 t pour les rosettes, 9 t pour les troncs et racines). Le taux de renouvellement de la biomasse P/B apparaît ainsi de l'ordre de 0,12 et celui de la phytomasse totale (nécromasse comprise) est bien plus faible encore,  $P/Q = 0,03$  ce qui rappelle celui d'une forêt.

Pour mieux en faire ressortir la signification et l'originalité, on peut comparer ces valeurs à celles qui caractérisent d'autres milieux de la zone intertropicale, une savane et une forêt par exemple.

Dans une forêt tropicale la phytomasse peut atteindre de 400 à 500 t/ha de matière sèche et la production de 20 à 25 t/ha/an, répartie par moitié environ entre les feuilles et les troncs et racines. Productivité et biomasse de la forêt apparaissent très supérieures à celles du páramo désertique. Le temps de renouvellement B/P est en moyenne de 20 à 25 ans (1 an pour les feuilles, 45 ans pour les troncs) et la valeur moyenne du rapport P/B est donc comprise entre 0,04 et 0,05.

Dans une savane humide, la biomasse est d'environ 20 t/ha et la production de l'ordre de 30 t/ha/an, ce qui indique un temps de renouvellement de 8 mois et un rapport P/B égal à 1,5.

De ces trois types d'écosystèmes intertropicaux — le páramo désertique, la savane humide et la forêt tropicale — une représentation synthétique établie selon un principe déjà proposé (LAMOTTE, 1969 et 1975) traduit l'importance relative de la biomasse et de la production. Rappelons que la base de chaque rectangle représente la production et sa superficie la biomasse moyenne au cours de l'année: la hauteur indique donc le temps de renouvellement de la biomasse. La prise en considération séparément des éléments caducs, essentiellement les feuilles et les inflorescences, et des éléments persistants, les troncs et racines, permet une description plus détaillée (fig. 4).

On peut remarquer, en ce qui concerne le temps de renouvellement des troncs et racines, que l'écosystème páramo rappelle celui de la forêt. Il en diffère toutefois de deux façons: par sa biomasse bien plus réduite (9 t/ha au lieu de 450) et par sa faible production (0,2 t/ha/an au lieu de 20). Il en diffère aussi par la présence de son importante nécromasse foliaire, presque absente en forêt.

De la savane, le páramo se différencie par une production et par une biomasse foliaire bien inférieures (3 t/ha au lieu de 20 t/ha pour la biomasse foliaire; 1,2 t/ha/an au lieu de 30 t/ha/an pour la production). La différence s'accroît si l'on considère la biomasse des troncs, qui n'existent pas en savane herbeuse —

mais que l'on retrouverait en savane arborée —, et la nécromasse foliaire toujours pratiquement absente en savane brûlée.

### Travaux cités

- GARAY I., 1981 - Le peuplement de Microarthropodes dans la litière sur pied de *Espeletia lutescens* et *Espeletia timotensis*. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 18: 209-219.
- GARAY I., LAMOTTE M., 1987 - Le peuplement animal des rosettes d'*Espeletia* dans le páramo désertique des Andes du Venezuela. (À paraître dans les *Comptes Rendus du Colloque d'Ecologie de Sienna*).
- GARAY I., SARMIENTO-MONASTERIO L., MONASTERIO M., 1983 - Le páramo désertique: éléments biogènes, peuplements de microarthropodes et stratégies de survie de la végétation. Proc. of the VIII Int. Coll. Soil Zool. 1982. LEBRUN Ph. *et al.*, Eds. Ottignies-Louvain-la-Neuve: 127-134.
- LAMOTTE M., 1969 - Représentation synthétique des aspects statique et dynamique de la structure trophique d'un écosystème. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 268, sér. D: 2952-2955.
- LAMOTTE M., 1975 - The structure and function of a tropical savannah ecosystem. In: Trends in terrestrial and aquatic research., GOLLEY F.B., MEDINA E., Eds. Springer-Verlag, Ecological Studies 11, New York: 179-222.
- LAMOTTE M., GARAY I., 1985 - Características generales del consumo y de la descomposición en el ecosistema páramo desértico. Primer Taller del Programa «Ecosistemas de Montañas Tropicales». Década de los Trópicos, IUBS-MAB, Mérida.
- MONASTERIO M., 1980 - Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. In: Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos, MONASTERIO M., Ed. Ed. de la Univ. de los Andes, Mérida: 94-158.
- MONASTERIO M., 1986 - Recherches écologiques sur les *Espeletia* du Páramo Désertique des hautes Andes tropicales du Venezuela. Thèse Doct. Etat, Université P. et M. Curie, Paris VI: 123 pp.
- MONASTERIO M., LAMOTTE M., 1987 - La production d'une population d'*Espeletia timotensis* dans un écosystème de haute montagne tropicale (Andes du Venezuela). *C.R. Acad. Sc. Paris*, III, 223: sous presse.

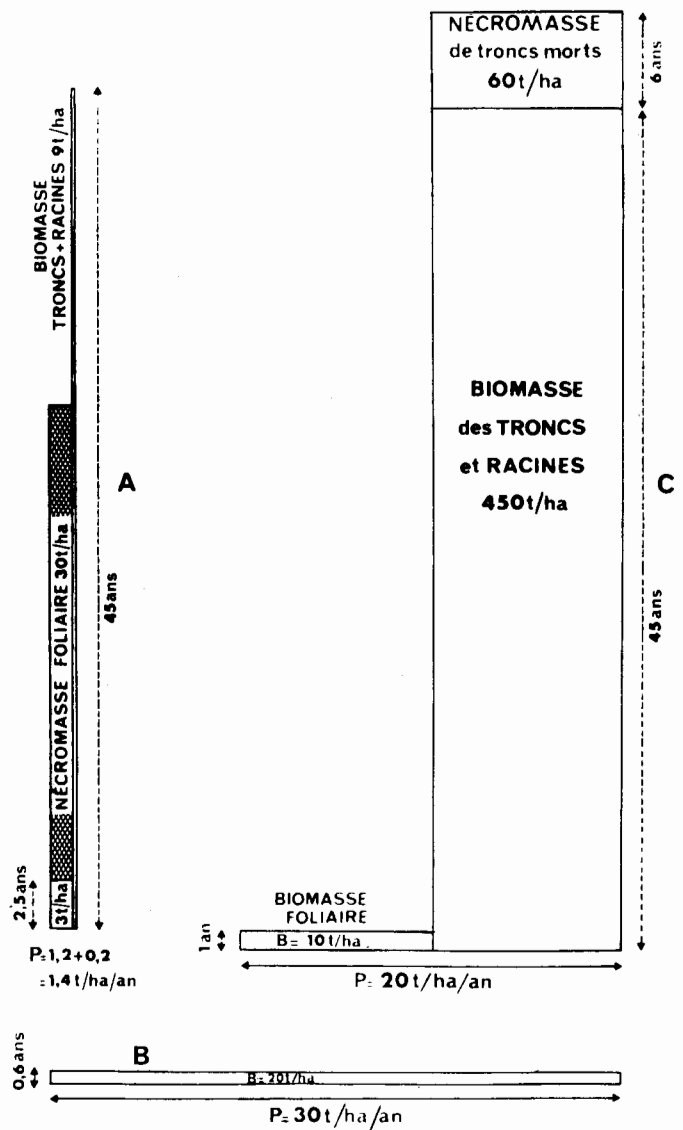


Fig. 4 - Représentation schématique des biomasses, des nécromasses et des productions du tronc et des feuilles dans trois types d'écosystèmes: A, le Páramo désertique des Andes du Venezuela; B, une savane herbeuse; C, une forêt tropicale humide.