

## LA PRODUCTION PRIMAIRE DE LA SAVANE INONDABLE D'APURE.(VENEZUELA)

A. ESCOBAR\* & E. GONZALEZ\*\*

### ABSTRACT

*Three vegetation units are recognized in the flooded savannah of Venezuela. The authors have studied the primary above-ground production (biomass + necromass) and its utilization by cattle. The values obtained are compared with those of other savannahs. The complementarity of the three vegetation units induces a better use by herbivora; regarding this last aspect capybara is playing an important role.*

### RESUME

*Les auteurs distinguent au sein de la savane inondable du Vénézuéla, trois unités physiographiques. Ils y étudient la production primaire (biomasse et nécromasse épi-gées) ainsi que son utilisation par le bétail. Les valeurs sont comparées à celles d'autres savanes. La grande originalité de la savane inondable réside dans l'utilisation complémentaire des trois faciès tant dans le temps que dans l'espace. Le rôle du capybara est, de ce dernier point de vue, essentiel.*

### INTRODUCTION

La savane inondable du Vénézuéla a déjà été étudiée qualitativement, mais très peu de données quantitatives ont été publiées sur leur productivité. En conséquence les données actuellement disponibles ne sont pas utilisables pour faire des prédictions ou pour être intégrées dans des modèles mathématiques. C'est pourquoi nous avons entrepris l'étude de la production primaire des llanos inondables de l'état d'Apure au sud du Vénézuéla.

---

\* Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (I.V.I.C.), Centro de Ecología, Apartado 1827, Caracas, Venezuela.

\*\* Instituto de Producción Animal, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela.

Cet écosystème est assez important pour le Vénézuéla; de plus, dans les années à venir, un million d'hectares vont être mis en valeur sous le régime de l'inondation contrôlée. Notre travail aura une répercussion pratique très grande dans un avenir proche.

Des études préliminaires sur la composition botanique et la phytosociologie de la savane inondable ont été faites par RAMIA (1972); les travaux d'OJASTI (1973) sur la disponibilité fourragère de ces savanes, dans son étude sur la capybara, nous ont permis de voir l'importance de ce problème. Enfin nos travaux préliminaires sur le *standing crop* furent très importants pour déterminer le minimum d'échantillons à récolter pour obtenir des données statistiquement valables.

#### METHODOLOGIE

L'écosystème étudié est composé de trois unités physiographiques : le *banc*, qui est la portion de terrain qui n'est jamais inondée, la zone de transition qui est saisonnièrement inondée, appelée par nous le *bajio* et le *marais* qui est presque toujours inondé, mais qui pendant les années les plus sèches arrive à se dessécher complètement. Le *banc* représente 25 % de la surface de l'écosystème, la zone de transition est la plus importante avec 65 % du total, les 15 % restants correspondent au *marais*. Ces valeurs furent déterminées à partir de l'examen de photographies aériennes.

Douze parcelles protégées furent établies. Leur distribution dans les différentes unités physiographiques du ranch, a été faite en tenant compte de l'importance relative de chaque unité : quatre furent établies sur le *banc* (mais malheureusement deux ont été perdues du fait du piétinement du bétail et d'une situation peu favorable), cinq sur le *bajio* et trois dans le *marais*. A l'intérieur des unités, les parcelles furent choisies en fonction des associations végétales décrites par RAMIA (l.c.). Les parcelles mesuraient 12 m x 12 m avec 100 m<sup>2</sup> utiles, laissant 1 mètre de bordure. On a pu ainsi, pendant douze mois, disposer pour chaque échantillonnage de huit parcelles. D'après nos essais préliminaires, on a pu établir qu'il était possible de subdiviser ces parcelles en sous-parcelles de 30 x 60 cm, ce qui nous permettait un meilleur échantillonnage et nous garantissait un volume suffisant de l'échantillon pour en étudier les espèces végétales. La quantité de

fourrage a également été étudiée à l'aide d'un appareil électronique. Vingt mensurations non-destructives ont été effectuées à l'intérieur de chaque parcelle.

En dehors des parcelles protégées, pour chaque période d'échantillonnage, on a fauché au ras du sol, à l'aide de ciseaux électriques ou de ciseaux manuels, dix parcelles-échantillons de 30 x 60 cm, aux alentours de chaque station à une distance suffisamment éloignée pour éviter l'influence de la clôture. Nous avons fait à l'aide de potentiomètre 30 mesures pour chaque station. Avec le nombre de mensurations effectué, nous atteignons seulement un peu plus de 10 % d'erreur, au niveau de probabilité de 85 %; ceci respecte les recommandations établies par l'I.B.P. "Grassland" (1971) du Colorado.

Les échantillons frais furent préservés sous neige carbonique, jusqu'à l'arrivée au laboratoire (situé à Maracay, à 480 Km de la station), où ils furent placés dans un congélateur jusqu'à ce qu'on procède à la séparation par espèce. Le séchage des échantillons triés par espèce, fut réalisé dans une étuve à 60° C, jusqu'à poids constant (en général 48 h.). Cela nous permis de calculer les poids secs par m<sup>2</sup>. Les matières végétales mortes (*standing dead*) furent séparées, pesées et séchées; une séparation par espèce, par la méthode de la cuticule, est en cours.

## MILIEU

En général, les sols de ces savanes ont une texture variant de sablonneux à limoneux à mesure que l'on s'éloigne des bancs vers le marais. Selon les mesures faites dans les échantillons pris à différentes profondeurs, leur pH est partout assez bas.

niveau (cm)	0-20	20-40	40-60	60-80	80-100
Unité physiographique					
Banc	5,2	5,2	5,6	5,7	5,9
Bajío	4,6	4,9	5,0	5,5	5,7
Marais	4,6	4,8	5,0	5,7	6,0

Tabl. I : Les pH du sol de la savane à différentes profondeurs selon l'unité physiographique.

En 1974, les pluies commencèrent avec un peu de retard. De ce point de vue l'année 1974 n'est pas typique. Ce fait nous a toutefois permis d'installer nos stations au moment précis du début de la saison des pluies, c'est-à-dire au mois d'avril. La figure 1 reprend les don-

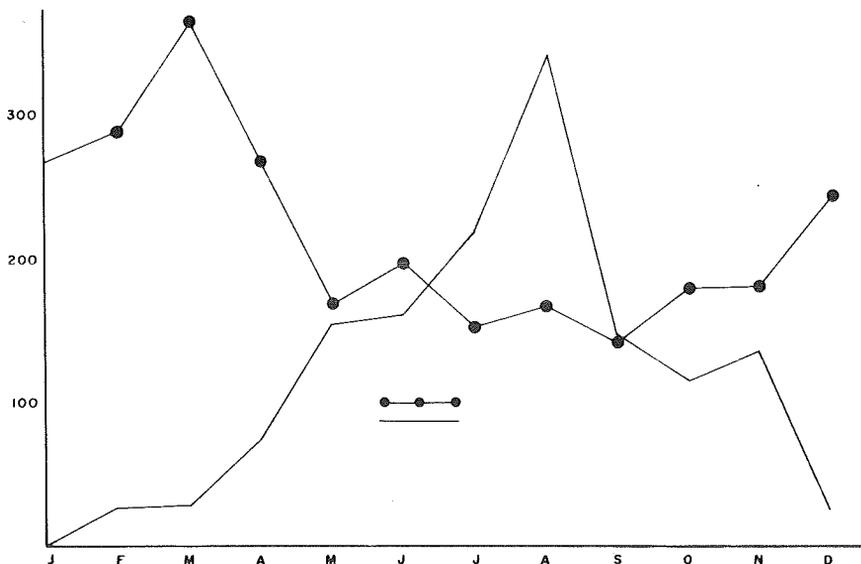


Fig. 1 : Données pluviométriques et d'évaporation à la station de Mantecal. CERCLE NOIR : Evapotranspiration, TRAIT : Pluviométrie.

nées pluviométriques de l'évaporation de la station météorologique de Mantecal, la plus proche de l'endroit de notre étude. Le tableau II permet d'apprécier les conditions hydrologiques du sol.

Les recherches ont été effectuées dans le ranch "El Frio", situé entre les ville de El Saman et de Mantecal. Dans ce ranch, des digues ont été construites afin de retenir l'eau des pluies pendant une période plus longue : ceci permet aux animaux : bovins (*Bos sp*), capybara (*hydrochoerus hydrochaeris*), chevreuil (*Odocoileus virginianus gymnotis*) et cheval (*Equus equus*) d'avoir des pâturages pour une partie de la saison sèche.

## RESULTATS

### La production primaire

Les résultats présentés correspondent aux données obtenues jusqu' au mois de janvier 1975. Nous reportons ici les données relatives à la matière sèche (M.S.), une analyse complète des échantillons étant en cours.

Station	Unité	J	J	A	S	O	N	D	J	F
	Physiographique	J	J	A	S	O	N	D	J	F
1	Banc	3,6	13,8	F*	F	20,4	17,8	11,6	-	-
7	Banc	11,6	20,0	F	F	18,5	-	11,2	-	-
4	Bajio	22,0	38,4	I-23	F	35,5	23,8	17,9	-	-
5	Bajio	12,1	I-6**	I-5	I-14	I-20	I-12	18,7	-	-
8	Bajio	22,2	f	F	F	35,9	20,3	14,6	-	-
9	Bajio	23,3	F	F	F	31,5	17,1	12,6	-	-
10	Bajio	8,1	14,3	F	24,8	22,0	18,7	7,3	-	-
2	Marais	4,0	22,1	I-34	I-65	I-83	I-75	I-60	I-25	-
3	Marais	17,6	I-10	I-41	I-70	I-79	I-65	I-52	I-33	F
6	Marais	I-12	I-70	I-70	I-61	I-85	I-85	I-66	I-47	I-10

Tabl. II : Conditions hydrologiques du sol : contenu en eau (%) et niveau d'inondation (en cm).

\* Fangeux

\*\* I - hauteur en cm du niveau d'inondation.

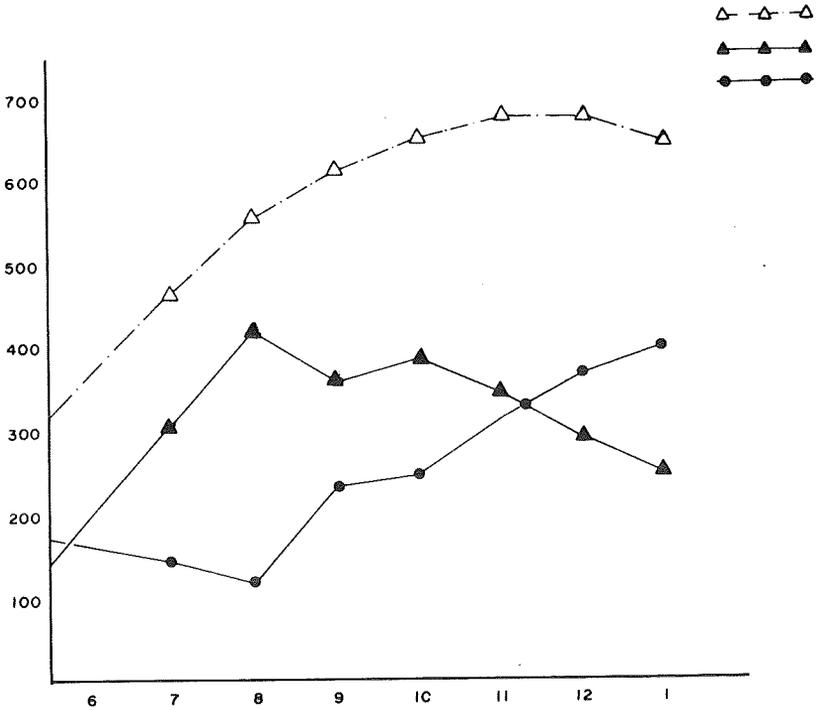


Fig. 2 : Production de biomasse par mois de l'écosystème : Banc, *Bajio* et Marais (en g de M.S./m<sup>2</sup>). TRIANGLE NOIR : matériel vivant ou biomasse sensu stricto; CERCLE NOIR : matériel mort ou nécromasse; TRIANGLE : total.

La production maximale de l'écosystème dans son ensemble, en tenant compte des différentes proportions de chaque unité physiographique, se monte en moyenne pour les mois de novembre et décembre, à 775 g de M.S./m<sup>2</sup>. La figure 2 présente les courbes de production de biomasse du matériel vert, du matériel mort (ou nécromasse) et de l'ensemble. A partir du mois d'août commence l'accumulation du nouveau matériel végétal mort.

Analysons à présent les résultats obtenus pour chacune des unités physiographiques.

#### A. Le banc

Cette unité présente la production primaire la plus basse, qui est aussi la plus éphémère puisqu'elle accumule le plus de matériel mort. Ce fait est peut-être dû à la présence d'une plus grande quantité de plantes à cycle court (Fig. 3).

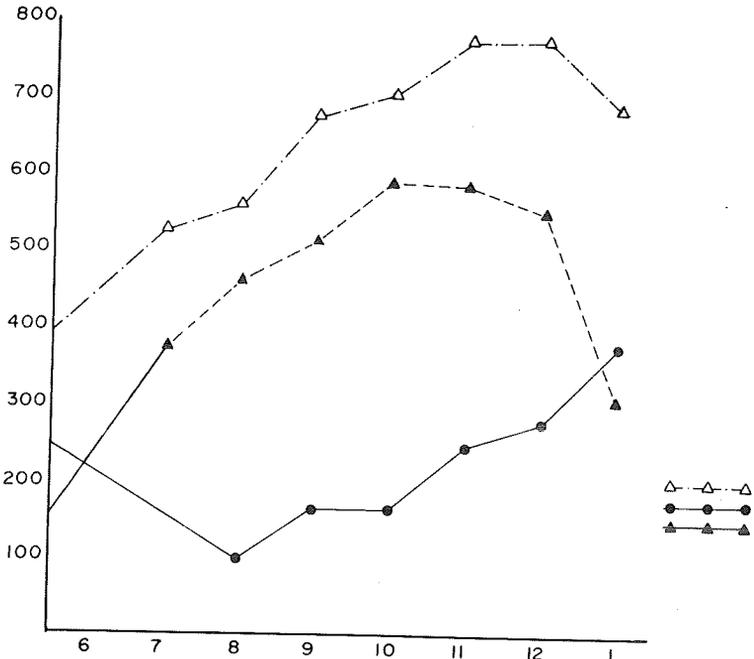


Fig. 3 : Production de Biomasse du Banc. TRIANGLE NOIR : matériel vivant ou biomasse sensu stricto; CERCLE NOIR : matériel mort ou nécromasse; TRIANGLE : total.

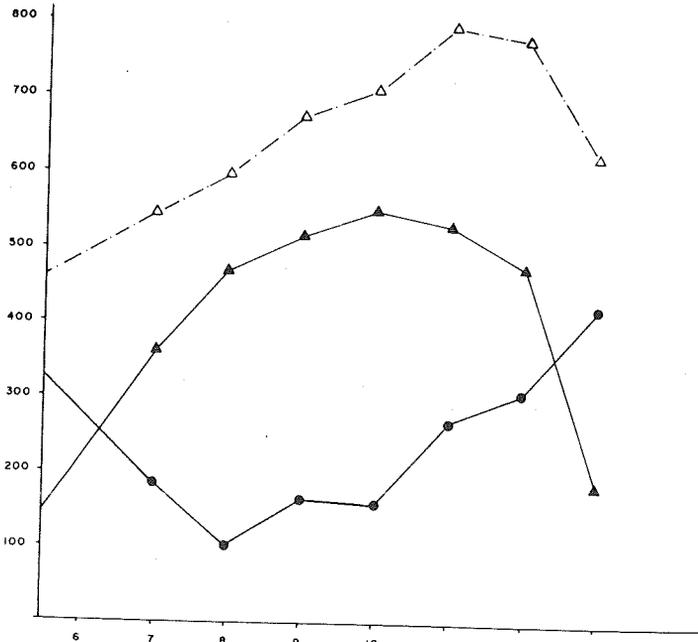


Fig. 4 : Production de Biomasse du Bajio. TRIANGLE NOIR : matériel vivant ou biomasse sensu stricto; CERCLE NOIR : matériel mort ou nécromasse; TRIANGLE : total.

## B. Le Bajio

La production y est plus soutenue, quoiqu'il semble que la nécromasse soit grande. Cette unité est la plus importante de l'écosystème savane inondable et lui imprime sa tendance générale (Fig. 4).

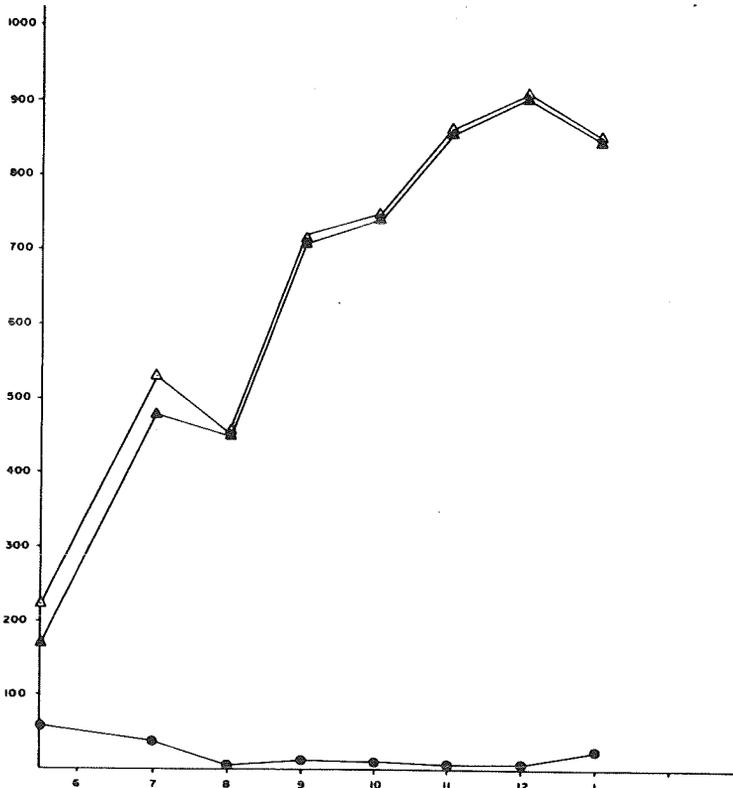


Fig. 5 : Production de Biomasse du Marais. TRIANGLE NOIR : matériel vivant ou biomasse sensu stricto; CERCLE NOIR : matériel mort ou nécromasse; TRIANGLE : total.

	P.P. g(mat.sèche).m <sup>-2</sup> .j <sup>-1</sup>	Kcal.m <sup>-2</sup> .j <sup>-1</sup>	Maximum	
			Quantité	Mois
Banc	2,36	9,5	6981	Août
Bajio	2,17	8,7	7962	Octobre
Marais	5,29	21,5	9156	Décembre
Ecosystème global	2,68	-	7760	-

Tabl. III : Production primaire (P.P.) par unité physiographique

\* Calculé avec la moyenne des énergies brutes des graminées dominantes de chaque unité.

### C. Le marais

Il a la plus grande production du système et atteint 900 g de M.S./m<sup>2</sup>, c'est-à-dire 9 T/ha, soit encore 3690 Kcal/m<sup>2</sup>, valeur assez élevée pour une savane. Le niveau de l'eau peut arriver certaines années au-dessus d'un mètre, mais en 1974 il atteignit seulement 80 cm, la différence entre stations n'est pas très grande comme on peut le voir sur le tableau II. Le maximum de biomasse a été observé en décembre lorsque les eaux ont commencé à descendre (Fig. 5).

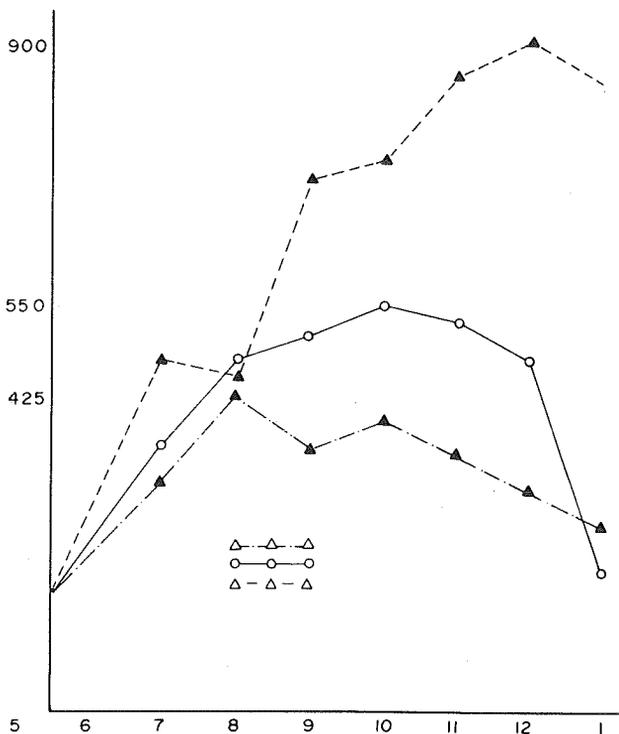


Fig. 6 : Production de Biomasse verte (en poids de matière sèche);  
TRIANGLE NOIR : Marais; CERCLE : Bajio; TRIANGLE NOIR TRAIT  
POINT : Banc.

En résumé, la période de production maximale de la biomasse verte dans les trois unités est décalée de deux mois vis-à-vis du maximum de pluviométrie qui se situe au mois d'août. Les valeurs des maxima sont très différentes, la maximum du marais étant deux fois supérieur à celui du banc (Fig. 6). Notons encore qu'en août, la pluviométrie fut si intense qu'elle limita la production de matière verte des trois unités, par suite de la diminution de la radiation solaire due à la présence constante de nuages.

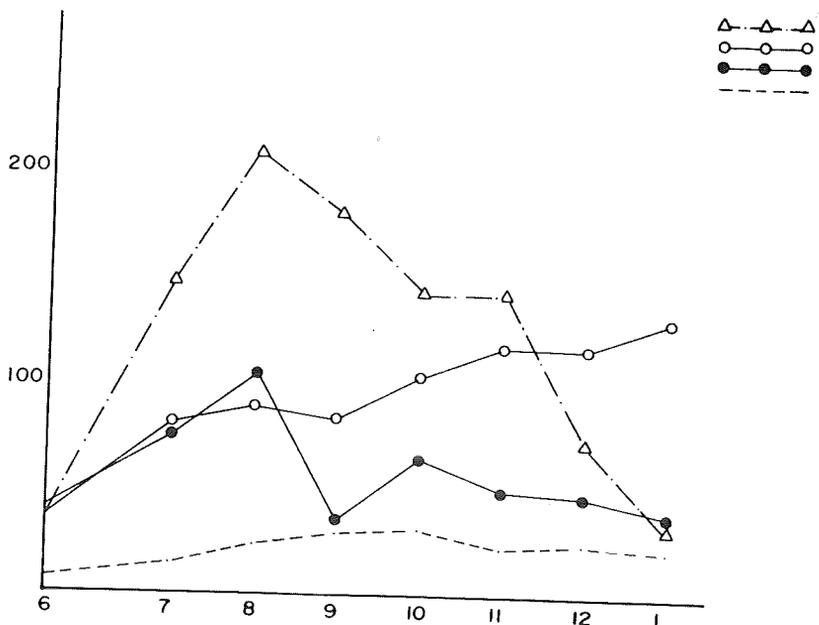


Fig. 7 : Production de Biomasse par espèce végétale du Banc. TRIANGLE : *Paspalum chaffanjonii*; CERCLE : *Axonopus purpusii*; CERCLE NOIR: *Sporobolus indicus*; TRAIT : *Panicum versicolor*.

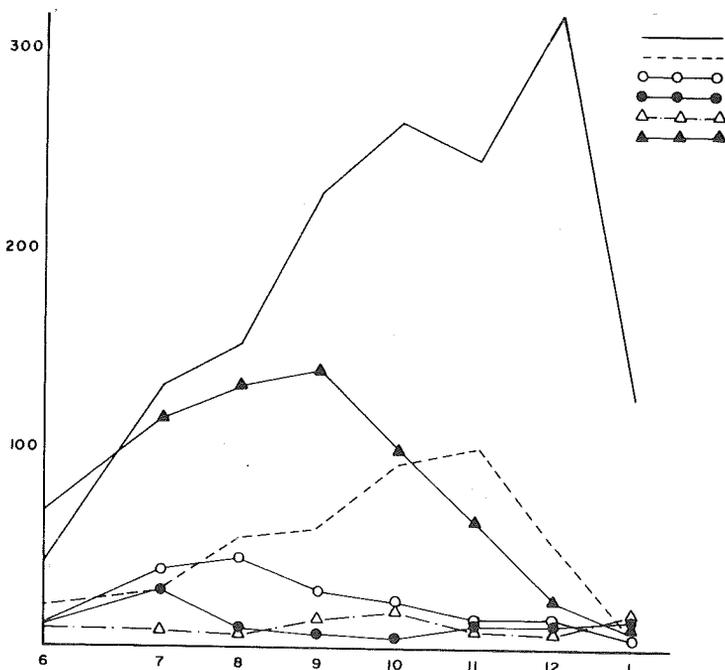


Fig. 8 : Production de Biomasse par espèce végétale du Bajio. LIGNE : *Leersia hexandra*; CERCLE NOIR : *Sporobolus indicus*; TRIANGLE : *Imperata contracta*; TRIANGLE NOIR : *Paspalum chaffanjonii*; TRAIT : *Panicum versicolor*.

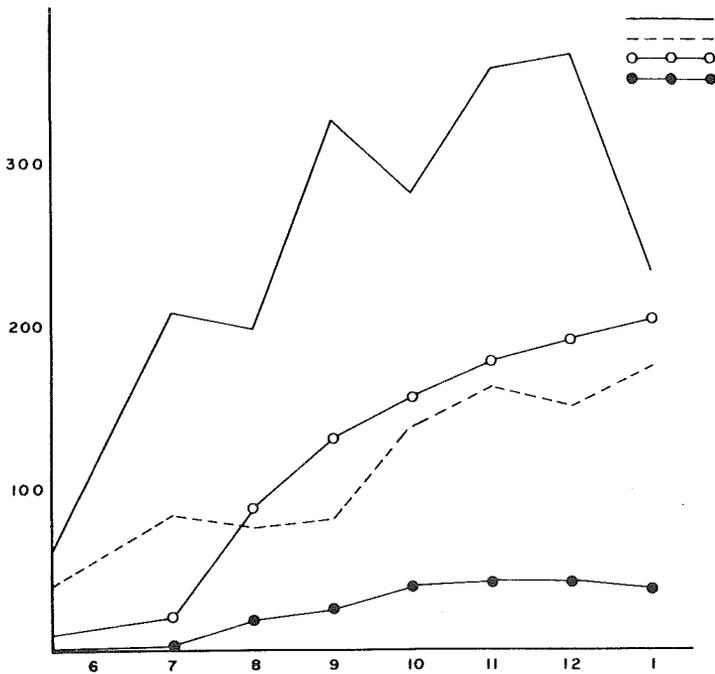


Fig. 9 : Production de Biomasse par espèce végétale du Marais. LIGNE : *Hymenachne amplexicaulis*; TRAIT : *Leersia hexandra*; CERCLE : *Panicum zizanoides*; CERCLE NOIR : *Cyperaceae*.

Les résultats de production par espèce végétale de chaque unité physiographique sont repris aux figures 7 à 9.

Dans le banc, il y a deux espèces importantes : *Paspalum chaffanjonii* et *Sporobolus indicus*, qui sont toutes deux des graminées à cycle court. *Axonopus purpusii* confère à la végétation du banc sa particularité, cette plante pousse très vite au début des pluies, puis entre aussitôt en sénescence. En général, le maximum y est atteint au mois d'août. Le *Bajio* compte également plusieurs espèces à cycle court : *Paspalum chaffanjonii*, *Panicum versicolor* et *Sporobolus indicus*. Cependant la graminée la plus caractéristique de cette unité est *Panicum laxum*, non seulement par sa biomasse, mais aussi par sa dominance. *Leersia hexandra* qui est aussi présente dans le marais, lorsque le niveau de l'eau le lui permet, est aussi importante que *Panicum laxum*.

*Hymenachne amplexicaulis*, espèce caractéristique du marais est une graminée hydrophyte qui se développe très bien en conditions d'inondation; elle seule survit lorsque le niveau des eaux dépasse le mètre. La productivité la plus élevée est celle du marais, et cela est dû principalement à la présence de *Hymenachne amplexicaulis*.

	Présent (Mai - Juin)	Taux de diminution	Minimum		Taux d'accroissement
			Quantité	Mois	
Banc	166,2	- 0,62	138	Août	2,16
Bajio	317,6	- 2,75	134	Août	1,99
Marais	53,4	- 1,09	2	Août	0

Tabl. IV : Matériel végétal mort (*standing dead*) en  $g.m^{-2}$

La présence de matériel végétal mort ou nécromasse (*standing dead*) varie fortement selon les unités, de même que diffèrent les vitesses de passage à la litière (tableau IV). Il semble que pendant la période d'inondation du marais, la production de nécromasse soit très faible.

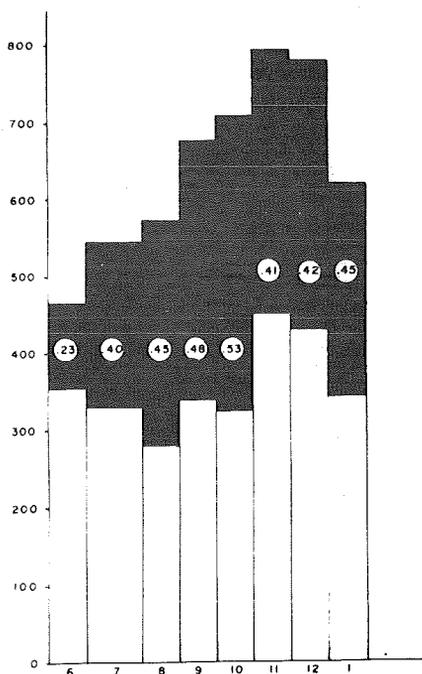


Fig. 10 : Biomasse présente dans le Banc en présence (en blanc), ou absence d'herbivores. Les coefficients d'utilisation sont donnés dans les cercles.

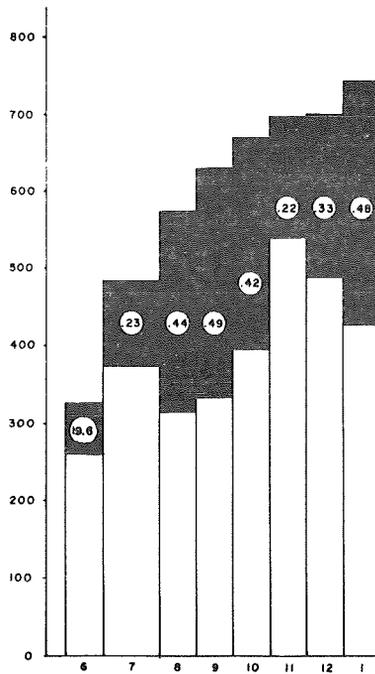


Fig. 11 : Biomasse présente dans le *Bajio* en présence (en blanc), ou absence d'herbivores. Les coefficients d'utilisation sont donnés dans les cercles.

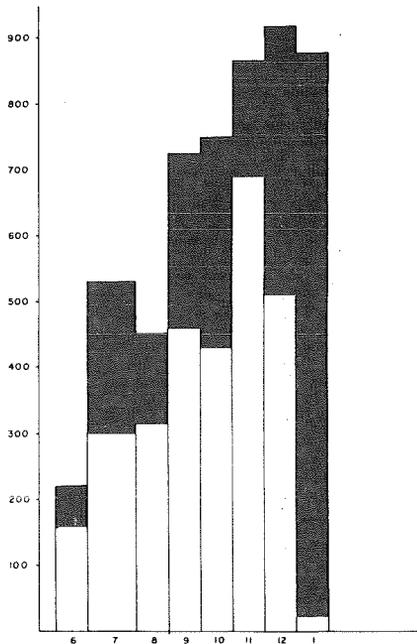


Fig. 12 : Biomasse présente dans le Marais en présence (en blanc) ou absence d'herbivores.

## Utilisation de la production primaire

La présence d'animaux modifie la quantité de végétation subsistant dans les différentes unités. Leur effet est plus accentué dans le *Bajio* que sur le banc. L'utilisation du *Bajio* paraît plus homogène et ceci suite à la meilleure qualité des fourrages produits par cette unité. Dans le marais, l'utilisation est plus irrégulière : en décembre et janvier, l'utilisation est très grande, les animaux venant y chercher leur fourrage.

Les résultats des mesures de la biomasse et de la nécromasse, tant sous pâturage que dans les aires totalement protégées (intérieur des enclos), sont repris dans les figures 13 et 14. En calculant le pourcentage d'utilisation de la production primaire, on obtient des valeurs journalières de 0,49 % pour le banc, de 0,48 % sur le *Bajio* et seulement de 0,13 % dans le marais.

Cela nous montre que les herbivores de l'écosystème savane inondable préfèrent utiliser le banc et le *Bajio* pendant l'inondation et que, d'autre part, lors de la descente des eaux, ils vont chercher leur fourrage dans le marais. Toutefois, le capybara, rongeur semi-aquatique, ne procède pas ainsi, puisqu'il peut consommer sa nourriture dans le marais sans aucun inconvénient.

Le système de digues, qui retient les eaux des pluies, permet une utilisation du marais au moment précis où le fourrage du banc et du *Bajio* tend à disparaître, amenant ainsi une utilisation plus rationnelle de la production primaire de la savane inondable.

## DISCUSSION

La méthodologie employée dans cet essai est, nous semble-t-il, d'une grande précision, du fait des nombreuses replications, soit par le nombre d'échantillons coupés, soit par les mesures faites avec le potentiomètre.

Les intervalles recommandés par LOMICKI et al. (1968) nous sont apparus très pratiques et suffisamment précis pour l'étude entreprise. Cependant cette méthode tout comme celle utilisée par WIEGERT et EVANS (1964) pour déterminer la végétation morte ou nécromasse, ne nous semblent pas suffisamment précises dans un écosystème comme celui de la savane, où les saisons ne sont pas bien définies d'une année à l'autre et peuvent changer les résultats obtenus si l'on se contente de mesurer la

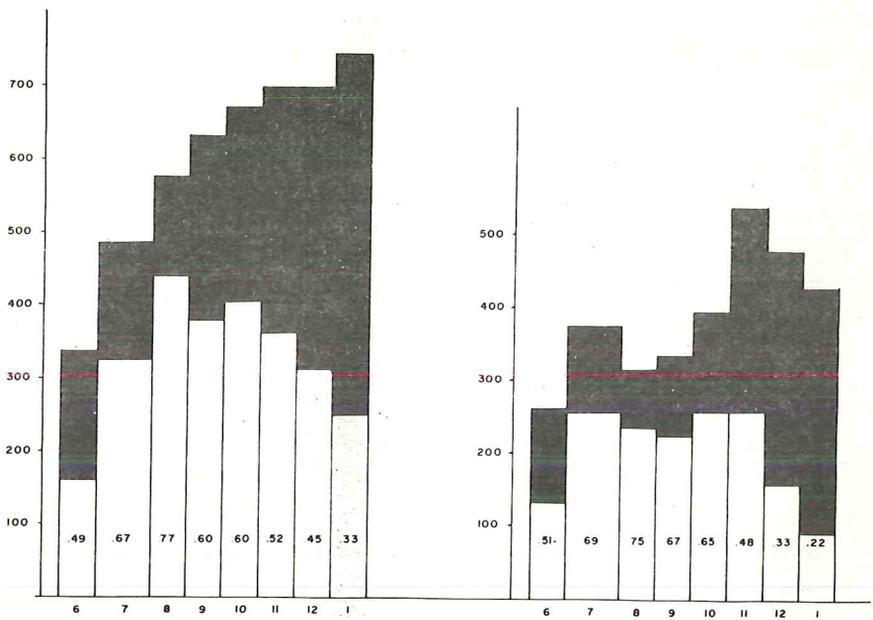


Fig. 13 : Nécromasse (en noir) et biomasse (en blanc) présentes à l'intérieur des enclos (à gauche) et sous pâturage (à droite) dans l'unité Banc. Les chiffres correspondent au pourcentage de la biomasse.

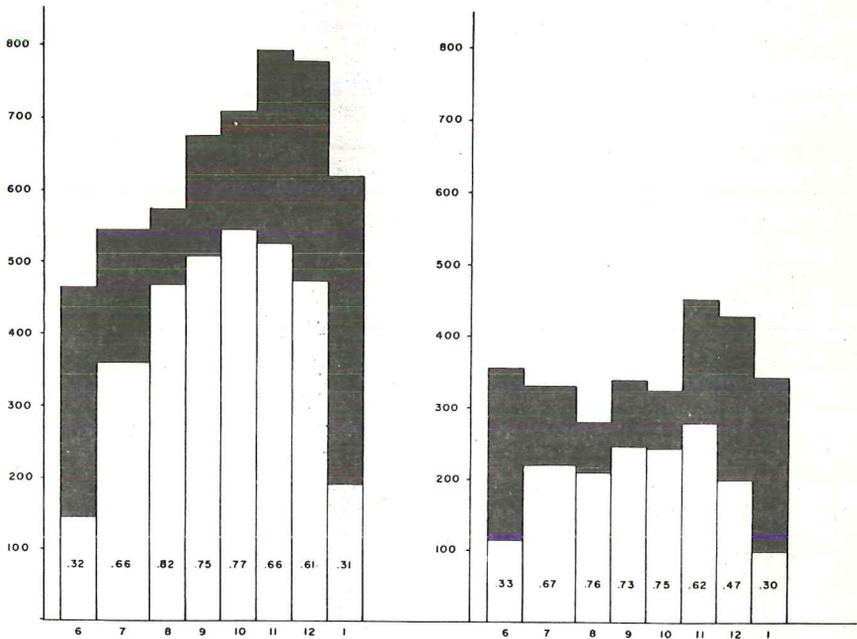


Fig. 14 : Nécromasse (en noir) et biomasse (en blanc) présentes à l'intérieur des enclos (à gauche) et sous pâturage (à droite) dans l'unité Bajio. Les chiffres correspondent au pourcentage de la biomasse.

production avec deux ou trois échantillonnages au cours de l'année. Il importait donc d'effectuer une détermination précise pendant au moins une année complète avec des intervalles d'un mois. Combiné avec des calculs de régression, cette dernière méthode donne une plus grande précision que celle des différences.

Le choix d'un échantillon de 30 x 60 cm est le produit de l'expérience des années. Avec des échantillons de dimensions plus grandes, il est plus difficile de manipuler les quantités coupées, la congélation par la neige carbonique est plus coûteuse, et ce qu'on gagne d'un côté, se perd de l'autre. (BROWN, 1954).

Le choix du rectangle obéit aussi à des considérations pratiques. VAN DYNE et al. (1963) propose le cercle comme forme donnant la moindre variabilité, mais un rectangle d'égale surface est plus facile à couper avec des ciseaux mécaniques et à plus forte raison avec des ciseaux électrique.

Pour diminuer la variabilité, la méthode la plus efficiente a consisté dans la localisation de nos stations au sein des associations végétales représentatives de l'écosystème global. Leur distinction est à présent facile grâce à la photographie aérienne en couleur avec des filtres pour l'infrarouge.

L'identification des espèces végétales à l'état frais est possible visuellement, mais lorsque l'échantillon a été séché à l'étuve, il n'est plus possible de le faire que par une méthode microscopique comme celle de la cuticule. C'est la raison pour laquelle il est plus économique et plus rapide de travailler sur du matériel frais. Une collection de toutes les plantes de l'écosystème est indispensable et un entraînement du personnel utilisé s'est révélé très important.

Les vitesses de croissance obtenues sont basses, si nous les comparons aux données publiées dans le travail de MOIR (1969); seules les valeurs de la prairie du Missouri (DE KUCERA et al., 1967) avec  $5.5 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$  est similaire aux nôtres, toutefois le nombre de jour pendant lesquels s'effectue cette croissance y est de moitié; il semble donc que dans les écosystèmes à périodes végétatives plus longues, les indices journaliers de croissance soient moindres.

Si nous comparons, nos valeurs, à celles du modèle de VAN DYNE (1969) sur la Communauté à *Festuca*, les valeurs totales (biomasse + nécromasse) sont semblables aux nôtres (valeurs du banc), quoique dif-

férentes cependant pour la proportion nécromasse/biomasse où nos données ont en général plus de matériel végétal actif.

Les données de BEMENT (1969) sur la prairie du Nord du Colorado, sont très inférieures aux nôtres (1008 Kg/Ha contre 7760). En réalité la pluviosité y est de 500 mm contre 1600 mm dans notre cas, ceci est suffisant pour expliquer cette différence.

Cependant la meilleure comparaison possible doit être faite en fonction de la biomasse animale, que peut supporter cette production primaire. En faisant cette comparaison nous trouvons que la savane inondable supporte une charge de 26090 Kg/Km<sup>2</sup> sous pâture simultanée de bovins et de chevaux, qui constituent 85 % de la biomasse animale et de capybara et de chevreuils, représentant les 15 % restants. Par comparaison aux données de PETRIDES (1956) corrigées par DE VOS (1969) où les prairies occidentales des U.S.A. supportent 2450 à 3500 Kg/Km<sup>2</sup> pour les pâturages à bisons et autres animaux sauvages et par comparaison avec les plaines africaines du parc de Nairobi où des bovins et ongulés africains représentent une charge de 5250 - 12600 Kg/km<sup>2</sup> (FOSTER et COE, 1968), la savane inondable supporte une charge animale relativement importante. Cela résulte peut-être en partie, des digues qui ont été construites et, qui permettent un pâturage prolongé des animaux ainsi que de la meilleure qualité des fourrages pendant le début de la saison sèche. La présence de graminées comme *Hymenachne amplexicaulis* et *Leersia hexandra* font également de cette savane un écosystème très productif.

DE VOS (1969) en comparant la savane africaine et la prairie américaine, conclut que leur plus grande différence consiste dans le fait que l'influence des rongeurs et lagomorphes sur la production primaire en Afrique n'est pas aussi prononcée que dans la prairie du Nord des U.S.A."où ils sont en fait très nombreux". Pour la savane inondable, les rongeurs, le capybara en particulier, occupe cette niche écologique. Il est très utile puisqu'il peut être consommé par la population, comme c'est toujours le cas actuellement.

## BIBLIOGRAPHIE

- BEMENT, R.E., 1969. Dynamics of standing dead vegetation on the short-grass plains. *I.B.P. The grassland ecosystem*. Edit. R.L. Dix et R.G. Beidleman. Colorado State University, 2, 221-224.
- BROWN, D., 1954. *Methods of surveying and measuring vegetation*. Londres.
- DE VOS, A., 1969. Production of wild herbivorous mammals. *Advances in Ecol. Res.*, 6, 137-179.
- FOSTER, J.B. et COE, M.J., 1968. The biomass of game animals in Nairobi National Park. *J. Zool. Res.*, 155, 413-425.
- KUCERA et al., 1967. Cité par Moir (1969).
- LOMICKI, A., BANDOLA, E. et JANKOUSHKA, K., 1968. Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production. *Ecology*, 49, 147-149.
- MOIR, W.H., 1969. Energy fixation and the role of primary producers in energy flux of grassland ecosystems. *I.B.P. The grassland ecosystem*. Ed. B.L. Dix et R.G. Beidleman. Colorado State University, 2, 125-147.
- OJASTI, J., 1973. *Estudio biológico del Chiguire o Capybara*. Caracas.
- PETRIDES, G.A., 1956. Cité par De Vos (1969).
- RAMIA, M., 1972. Cambios en la vegetación de las sabanas del Hato El Frio (Alto Apure) causadas por diques. *Bol. Soc. Venezolana Ciencias Naturales*, XXX, 57-90.
- VAN DYNE, G., VOGEL, W.G. et FISSER, H.G., 1963. Influence of small plot size and shape on range herbage production estimates. *Ecology*, 44, 41-46.
- VAN DYNE, G., 1969. Some mathematical models of grassland ecosystems. *I.B.P. The grassland ecosystem*. Ed. B.L. Dix et R.G. Beidleman. Colorado State University, 2, 3-26.
- WIEGERT, R.G. et EVANS, F.C., 1964. Primary production and disappearance of dead vegetation on a old field in south eastern Michigan. *Ecology*, 45, 49-63.