

Biomasse et productivité de la strate herbacée des savanes de l'Etat de Guarico (Venezuela)

D. Marín, G. De Martino, O. Guenni, Y. Guédez

Les savanes du Venezuela sont exploitées extensivement par des bovins allaitants, susceptibles de valoriser des espèces de faible valeur fourragère. En vue d'améliorer la gestion de ce type de ressource, il est utile dans un premier temps d'évaluer les productions annuelles de biomasse et leurs distributions saisonnières dans différents types de savane rencontrés dans cette région : savanes inondables ou drainées, arborées ou non...

RESUME

L'accumulation de biomasse et la productivité de la strate herbacée a été étudiée dans six types de savanes qui se différencient par leur végétation (dominance ou pas de *Trachypogon vestitus*), leur physionomie (présence ou non d'arbres) et leur régime hydrique (inondables ou bien drainées). L'accumulation de la biomasse est corrélée à la pluviométrie, mais la dynamique de cette accumulation varie selon les communautés végétales étudiées. La productivité épigée du couvert herbacé varie entre 3,0 et 9,1 t/ha/an. La présence d'arbres peut permettre une productivité accrue de la strate sous-jacente dans les savanes bien drainées. L'amélioration de la production bovine peut s'appuyer sur une gestion du pâturage basée sur les différentes dynamiques d'accumulation de biomasse des unités de végétation.

MOTS CLES

Biomasse, couvert arboré, dynamique de la végétation, facteur climat, modèle de croissance, ressources fourragères, savane, *Trachypogon*, végétation, Venezuela.

KEY-WORDS

Bio-mass, climatic factor, forage resource, growth model, savanna, sward dynamics, *Trachypogon*, vegetation, Venezuela, woody cover.

AUTEURS

Laboratoire d'Ecologie Agricole, Instituto de Botanica Agricola, Facultad de Agronomia, U.C.V., av. El Limon, apartado 4579, Maracay, Estado Aragua (Venezuela) ; mél : charifo1@yahoo.es

Au Venezuela, les *llanos* de l'Orénoque occupent un grand bassin de sédimentation situé entre la Cordillère des Andes et le plateau de Guyane, à une altitude comprise entre 60 et 200 m. Les *llanos* représentent environ le tiers de la superficie du pays (c'est à dire 300 000 km²) et leur climat est tropical humide avec une saison sèche marquée. La température moyenne mensuelle est supérieure à 25°C et les pluies, comprises entre 1 200 et 1 600 mm/an, sont concentrées entre mai et novembre : pendant 6 à 8 mois, l'évapotranspiration dépasse les précipitations (Solbrig, 1996). Les sols sont en général acides et peu fertiles (oxisols et ultisols), avec ou sans concrétions ferrugineuses superficielles. Les savanes qui y prédominent ont des physionomies variables selon l'abondance relative de ligneux, mais il existe également des forêts décidues et semi-décidues, des palmeraies de *Copernicia tectorum*, de *Mauritia flexuosa* (*morichales*) et d'autres formations ligneuses inondées en saison des pluies.

Le déficit hydrique saisonnier, les limitations nutritionnelles et physiques du sol ainsi que l'abondance de graminées cespitueuses pérennes (hémicryptophytes *sensu* Raunkiaer) capables de répondre rapidement aux pluies et de survivre aux feux, ont favorisé l'établissement de systèmes d'élevage bovin allaitant. Néanmoins, la faible valeur nutritionnelle des espèces natives et la conduite trop extensive des systèmes, sans contrôle sanitaire ni supplément d'alimentation pendant la période sèche, se traduisent par de fortes variations de la production animale, avec de grandes fluctuations spatiales et interannuelles. A l'échelle des exploitations, les propositions pour faire face à ces restrictions incluent des changements dans la conduite des troupeaux et l'introduction de graminées et de légumineuses ayant une qualité nutritive et un potentiel productif supérieurs à ceux d'espèces locales, ainsi qu'une bonne pérennité face aux contraintes saisonnières. Rippstein *et al.* (1996) ont proposé l'utilisation de banques de fourrage, l'optimisation de l'utilisation du feu et l'ajustement du chargement animal pour améliorer la productivité dans les savanes tropicales sud-américaines. Tout changement dans la gestion de cette ressource fourragère nécessite au préalable une connaissance des niveaux de production, car les données sur ces communautés végétales sont inexistantes et toute évaluation future d'une nouvelle technique ou d'un nouveau matériel végétal nécessitera ce référentiel. Mais de nombreux travaux existent sur la productivité des savanes dans d'autres zones de *llanos* vénézuéliennes (Blydenstein, 1962, 1963 ; Medina *et al.*, 1977 ; Sarmiento et Vera, 1979 ; Bulla *et al.*, 1980).

L'objectif de cette étude est d'évaluer et de comparer la productivité primaire nette annuelle (parties aériennes) et la distribution saisonnière de la biomasse totale de quelques types de savanes des *llanos* du Venezuela, différenciées par leur physionomie et par les espèces dominantes présentes.

1. Matériels et méthodes

* Le site expérimental

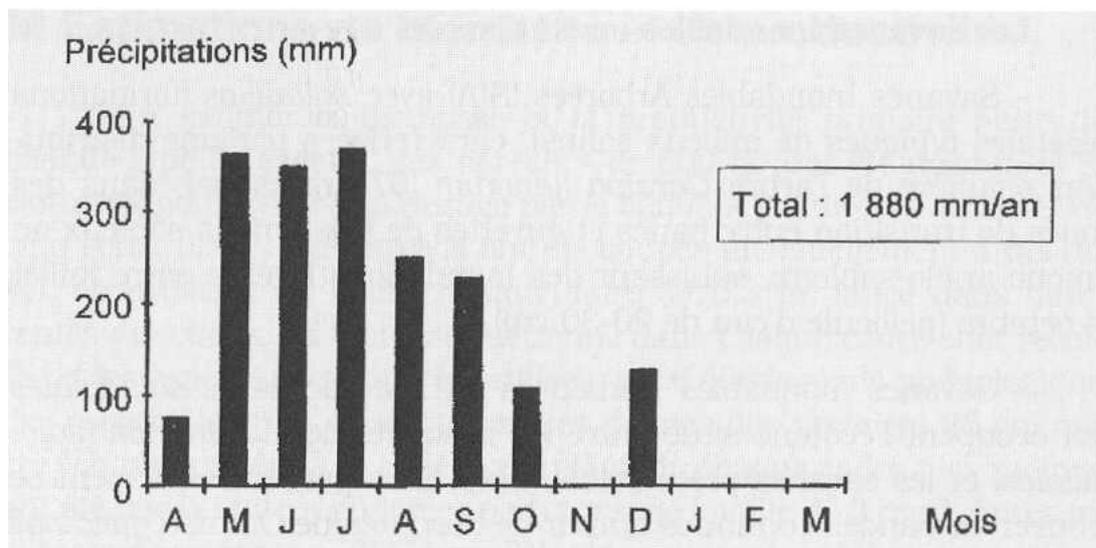
L'étude a été conduite à la Station Expérimentale Nicolasito, située dans les *Llanos Intermedios Centrales* (Berroterán, 1985), entre 8°05' et 8°09' degrés nord et 66°27' et 66°23' degrés ouest (Etat de Guárico, Venezuela). Cette ferme s'étend sur 3 000 hectares de terrains plats, pour la plupart situés entre 40 et 60 m d'altitude. Néanmoins, l'altitude relative et la texture du sol font que la moitié de la surface est inondée lors de la saison des pluies, avec une durée et une profondeur de la couverture d'eau variables (Baritto, 1994). La pluviosité moyenne annuelle sur les 5 ans d'enregistrement disponibles (1994-1998) à Nicolasito a été de 1 398 mm, dont 97% entre les mois de mai et de novembre. La température moyenne mensuelle de l'air a été de 28,2°C, avec des valeurs maximales en avril et septembre (29,9 et 29,8°C), et minimales en juillet et août (27,1°C). Durant la période de mesures (avril 1998 - mars 1999), la pluviométrie totale mesurée a été de 1 881 mm, avec un maximum de 370 mm en juillet (figure 1).

A Nicolasito, les savanes bien drainées (Ramia, 1967) se différencient des savanes inondables par la présence de *Trachypogon* ; elles ont été classées selon leur physionomie et leur position relative dans le paysage :

- Savanes Drainées Arborées à *Trachypogon* sur sol Profond (SDAP), avec une densité moyenne de 117 arbres/ha, situées sur des bancs de sol sableux et sablo-limoneux profonds sans affleurement rocheux (Smith *et al.*, 1977),

- Savanes Drainées Arborées à *Trachypogon* sur sols avec affleurement Rocheux (SDAR), ayant une plus faible densité de ligneux (50 arbres/ha),

- Savanes Drainées Herbeuses à *Trachypogon* sur sols sableux et sablo-limoneux peu profonds où la couche rocheuse a une apparence continue en surface ou proche de la surface (SDH).

Figure 1 : Pluviométrie mensuelle à la Station Expérimentale Nicolasito.**Figure 1 : Monthly rainfall at the Nicolasito Experimental Station.**

En général, la texture plutôt grossière des sols chez les savanes à *Trachypogon* permet une dessiccation rapide, malgré la grande pluviosité pendant l'époque d'échantillonnage. Les arbres à feuilles persistantes qui se développent de manière éparse dans ces savanes sont *Curatella americana* (Dilleniaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) et *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae). On y trouve en moindre proportion *Erythroxylum orinocense* (Erythroxylaceae), une espèce à feuilles caduques.

Les savanes inondables ont été classées en :

- Savanes Inondables Arborées (SIA) avec *saladillos* (formations végétales typiques de milieux salins), caractérisées par une distribution régulière de l'arbre *Caraipa llanorum* (67 arbres/ha), dans des zones de transition entre bancs et cuvettes de sols limono-sableux ou limono-argilo-sableux, subissant des inondations légères entre juillet et octobre (pellicule d'eau de 20-30 cm),
- Savanes Inondables Herbeuses (SIH) de bords de *saladillales* qui occupent l'écotone situé entre les bosquets de *C. llanorum* (*saladillales*) et les savanes précédentes (SIA). Elles peuvent également se trouver en bandes continues autour de bosquets de *Ouratea guildingii* et *Sweetia nitens*,
- Savanes Inondables de "Dépressions noires" (SID), totalement dépourvues d'arbres, typiques des cuvettes, sur sols limoneux superposés à des couches argileuses ou rocheuses et qui subissent une plus longue et plus profonde inondation (lame d'eau supérieure à 100 cm de juin à janvier).

Outre les données de densité d'arbres, nous ne disposons pas de valeurs caractérisant le degré d'ombrage de ces savanes. Des études sont actuellement en cours dans le but de mettre en relation le rayonnement incident sur la strate herbacée et sa croissance.

La conduite de la végétation inclut un brûlis périodique qui permet l'obtention de repousses appétentes pour le bétail, car elles sont refusées une fois fleuries et lignifiées. Le feu est provoqué à la fin de la saison des pluies dans les zones bien drainées et au fur et à mesure que l'herbe des zones inondées se dessèche.

Le tableau 1 résume les caractéristiques pédologiques de l'horizon supérieur (0-30 cm) des sols des communautés étudiées. Les sols sont acides et très pauvres en K et Ca (niveaux parfois inférieurs au seuil de résolution de la technique). La matière organique varie selon le type de végétation et le drainage local, ce qui conditionne également la disponibilité en P, supérieure dans les savanes inondables. Nous ne disposons pas de données sur l'azote du sol des parcelles étudiées. Néanmoins, les teneurs en azote total du sol (profondeur racinaire) dans des savanes proches se trouvent entre 3 et 35 $\mu\text{mol/g}$ (Medina et Silva, 1990).

Tableau 1 : Caractéristiques pédologiques des certaines savanes de la Station Expérimentale Nicolasito.**Table 1 : Pedological characteristics of certain savannas at the Nicolasito Experimental Station.**

Savane	Texture	pH	MO* (%)	P (ppm)	K (ppm)	Ca (ppm)
SDAP**	sablo-limoneuse, limono-sableuse	4,44	2,17-3,22	15-20	10-22	2-6
SDH	sableuse	4,83	0,34	4	6	2
SIA	limono-argileuse	4,19	4,41	25	27	0
SIH	limono-sableuse	4,68	2,08	28	11	1
SID**	limoneuse, limono-sableuse	4,72	4,46	47	12	0,3

* MO : matière organique ; ** source : PARADA, 1998

* Estimations de biomasse et de productivité

Pour estimer la biomasse et la productivité primaire nette de chaque type de savane, des parcelles de 600 m² ont été délimitées et clôturées pour éviter le pâturage par le bétail. A partir du 5 avril 1998, cinq échantillons par parcelle ont été coupés mensuellement à ras du sol, en utilisant un cadre rectangulaire de 0,3 m² lancé dans différentes directions. La biomasse aérienne dans chaque cadre était récoltée et les espèces présentes identifiées, ainsi que le stade phénologique des espèces les plus abondantes. Les racines des premiers 25 cm ont été échantillonnées à la tarière au milieu de chaque cadre ; les racines ont été par la suite récupérées par tamisage (maille de 2 mm). Après tri et séchage en étuve à 70°C jusqu'à poids constant, la biomasse aérienne totale était différenciée en biomasse sèche vivante, sénescence et racinaire. La productivité primaire nette a été estimée par la méthode Singh *et al.* (1975), comme la somme des incréments significatifs ($P < 0,05$) de la biomasse aérienne vivante. Les données de base ont été corrigées pour minimiser les erreurs aléatoires (Biondini *et al.*, 1991). L'analyse de variance et la comparaison des moyennes des données ont été réalisées.

2. Résultats

D'une manière générale, les variations de biomasse des savanes suivent la répartition annuelle des précipitations, mais les valeurs maximales dépendent du développement et de la phénologie des espèces dominantes. Entre mai et juillet, période pendant laquelle l'accumulation de matériel aérien sénescence est inférieure à 7% de la biomasse totale, il existe une relation linéaire entre la biomasse totale et la pluviométrie dans tous les types de savanes (R^2 variant de 0,83 à 0,98).

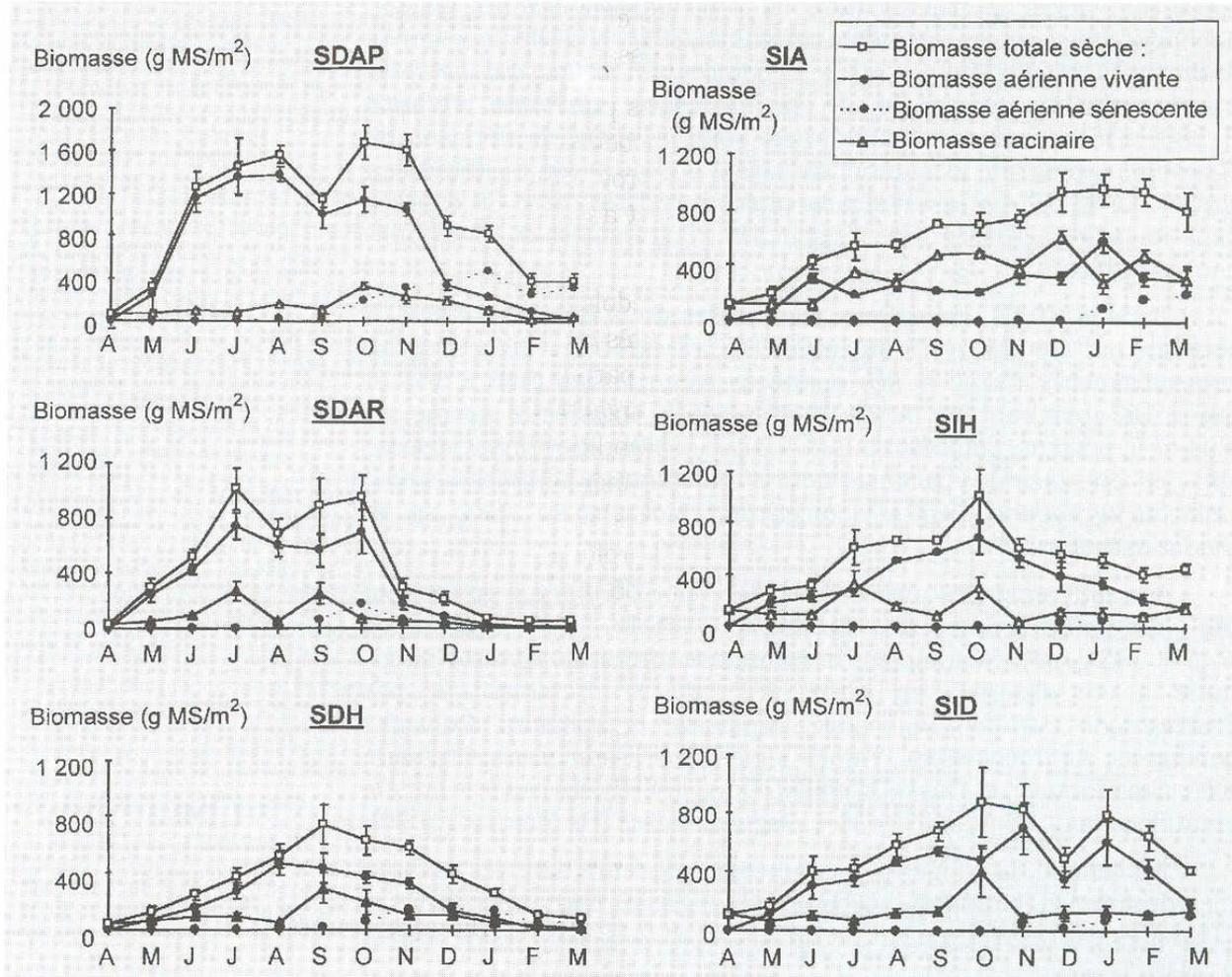
* Des répartitions de la biomasse annuelle assez différentes selon le type de savane

La pente de la régression entre biomasse totale et pluviométrie a été deux fois plus élevée dans la SDAP (1,89) que dans les autres communautés, ce qui montre une réponse très positive de cette savane à l'arrivée de la saison des pluies. Puyravaud *et al.* (1995) ont rapporté des valeurs de R^2 de 0,53 à 0,65 pour ces mêmes variables obtenues sur deux savanes de Côte d'Ivoire. La SDAP (figure 2) atteint le maximum d'accumulation de biomasse en octobre ($1\ 689 \pm 159$ g/m²), après la fructification de *Trachypogon vestitus* (*saeta*), *Axonopus canescens* et *Paspalum carinatum*, et le début de floraison de *Andropogon angustatus* et de la cyperacée *Rhynchospora nervosa*. L'accumulation maximale de la biomasse aérienne vivante ($1\ 386 \pm 153$ g/m²) a été atteinte en août, moment de floraison de *T. vestitus* tandis que le matériel sénescence a montré son maximum en janvier. La SDAP est la savane la plus diversifiée, avec 86 espèces dans la strate herbacée parmi lesquelles 27 graminées et 21 légumineuses (tableau 2).

Dans la SDAR, les valeurs maximales de la biomasse totale et aérienne ont été observées en juillet ($1\ 007 \pm 150$ et 735 ± 95 g/m² respectivement), même si des quantités très proches (943 ± 165 et 695 ± 157 g/m²) ont été mesurées en octobre. Dans cette savane, en plus de *T. vestitus*, dominant aussi *Aristida capillacea* et *Rhynchospora* spp., en présence de *Axonopus anceps* (notamment sous les arbres), *Galactia jussiaeana*, *Waltheria americana*, *Melochia* sp., *Sida* sp. et *Diodia apiculata*.

Figure 2 : Evolution annuelle de la biomasse totale et de ses composantes pour les 6 types de savanes étudiés (rappel des types : voir figure 3).

Figure 2 : Changes from year to year of the total bio-mass and its constituents in the 6 types of savannas studied (types of savannas : see figure 3).



A la différence des précédentes, dans la SDH il n'y a qu'un seul pic d'accumulation de biomasse totale, en septembre (746 ± 143 g/m²). Néanmoins, la biomasse aérienne vivante maximale a été observée en août ($467, \pm 88$ g/m²) constituée par *Trachypogon vestitus*, *Bulbostylis capillaris*, *B. conifera*, *Axonopus canescens*, *Andropogon* sp., *Hyptis suaveolens*, *Chamaecrista rotundifolia*, *Crotalaria* sp. et *Cassia diphylla*. Dans la SDH, 49 espèces ont été identifiées dont 20 graminées et 11 légumineuses (De Martino, 1999).

En général, la biomasse racinaire est inférieure dans les savanes bien drainées et le rapport moyen annuel entre les parties aériennes et racinaires est respectivement de 6,73, 4,41 et 2,73 pour SDAP, SDAR et SDH.

Dans la SIA, la biomasse a augmenté progressivement depuis le début de la saison des pluies, atteignant la valeur maximale totale (962 ± 112 g/m²) et celle de la biomasse aérienne vivante (577 ± 72 g/m²) en janvier. La biomasse racinaire estimée pour ce type de savane a été très supérieure à celle des précédentes, ce qui se traduit par un rapport moyen annuel entre parties aériennes et racinaires très bas (0,92). Le caractère inondable de la SIA permet l'implantation d'espèces qui fleurissent entre juin et juillet, telles que *Rynchospora holoschoenoides*, *Cyperus amabilis*, *Andropogon leucostachyus*, *Cypella linearis*, *Bulbostylis capillaris*, *B. conifera* et *Drosera sessilifolia*. La disparition entre décembre et février de l'eau de surface favorise le développement de *Rynchospora barbata*, *Andropogon angustatus*, *Mesosetum chaseae*, *Axonopus canescens*, *A. compressus*, *Trachypogon vestitus*, *Philodice hoffmannseggii*, *Paratheria prostrata* et *Panicum micranthum*.

Tableau 2 : Liste d'espèces présentes dans la strate herbacée de la savane de Trachypogon arborée sur sol profond (SDAP), à la Station Expérimentale Nicolasito (De Martino, 1999).

Table 2 : Species present in the herbaceous stratum of the Trachypogon tree savanna on deep soil (SDAP) at the Nicolasito Experimental Station (De Martino, 1999).

Espèces présentes	Espèces présentes
<i>Aeschynomene histrix</i> Poir. Fabaceae	<i>Leptocoryphium lanatum</i> (HBK) Nees. Poaceae
<i>Andropogon angustatus</i> (Prels) Steud. Poaceae	<i>Lindernia crustacea</i> L. Scrophulariaceae
<i>A. lateralis</i> Nees. Poaceae	<i>Melochia parvifolia</i> Kunth in HBK. Sterculiaceae
<i>A. leucostachyus</i> Kunth in HBK. Poaceae	<i>M. villosa</i> (Mill.) Fawc et Rendle. Sterculiaceae
<i>A. selloanus</i> (Hack.) Hack. Poaceae	<i>Mesosetum chaseae</i> Lucas. Poaceae
<i>Aristida capillacea</i> Lam. Poaceae	<i>M. rottboelioides</i> (HBK) Hitchc. Poaceae
<i>A. pittieri</i> Henr. Poaceae	<i>Mimosa camporum</i> Benth. Mimosaceae
<i>A. riparia</i> Trin. Poaceae	<i>M. hirsutissima</i> Mart. Mimosaceae
<i>A. torta</i> (Nees) Kunth. Poaceae	<i>M. orthocarpa</i> Spruce ex Benth. Mimosaceae
<i>Axonopus anceps</i> (Mez) Hitchc. Poaceae	<i>Otachyrium versicolor</i> (Doell) Henr. Poaceae
<i>A. compressus</i> (Sw.) Beauv. Poaceae	<i>Panicum discrepans</i> Doell. Poaceae
<i>A. purpusii</i> (Mez) Chase. Poaceae	<i>Paspalum carinatum</i> H et B. ex Flügge. Poaceae
<i>Bauhinia</i> sp. Caesalpiniaceae	<i>P. gardnerianum</i> Nees. Poaceae
<i>Borreria capitata</i> (R. et P.) DC. Rubiaceae	<i>P. hyalinum</i> Nees ex Trin. Poaceae
<i>Borreria</i> sp. Rubiaceae	<i>P. subciliatum</i> Chase. Poaceae
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B. Clarke. Cyperaceae	<i>Pectis swartziana</i> Lees. Asteraceae
<i>B. conifera</i> (Kunth) C.B. Clarke. Cyperaceae	<i>Phaseolus linearis</i> Kunth in HBK. Fabaceae
<i>B. guianensis</i> Aubl. Cyperaceae	<i>Polygala adenophora</i> DC. Polygalaceae
<i>B. lanata</i> (HBK) Lindm. Cyperaceae	<i>P. glochidiata</i> HBJ. Polygalaceae
<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) Rich. Malpighiaceae	<i>P. leptocaulis</i> J. et G. Polygalaceae
<i>Cassia</i> sp. Caesalpiniaceae	<i>P. longicaulis</i> Kunth in HBK. Polygalaceae
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene. Caesalpiniaceae	<i>P. monticola</i> Kunth in HBK. Polygalaceae
<i>C. ramosa</i> Vogel. Caesalpiniaceae	<i>Portulaca pilosa</i> L. Portulacaceae
<i>C. rotundifolia</i> (Pers.) Greene. Caesalpiniaceae	<i>Reimarochloa acuta</i> (Flügge) Hitchc. Poaceae
<i>Cissampelos ovalifolia</i> Menispermaceae	<i>Rhynchospora barbata</i> (Vahl) Kunth. Cyperaceae
<i>Cissus alata</i> Jacq. Vitaceae	<i>R. nervosa</i> (Vahl) Boeck. Cyperaceae
<i>Clitoria guianensis</i> (Aubl.) Benth. Fabaceae	<i>R. subplumosa</i> CB. Clarke. Cyperaceae
<i>Commelina</i> sp. Commelinaceae	<i>Ruellia geminiflora</i> Kunth in HBK. Acanthaceae
<i>Croton glandulosus</i> L. Euphorbiaceae	<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees ex Buse. Poaceae
<i>Cuphea elliptica</i> Koehne. Lythraceae	<i>Schrankia leptocarpa</i> DC. Mimosaceae
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers. Poaceae	<i>Scleria melaleuca</i> Rchb. Cyperaceae
<i>Cyperus amabilis</i> Vahl. Cyperaceae	<i>Scoparia dulcis</i> L. Scrophulariaceae
<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth. Fabaceae	<i>Senna obtusifolia</i> Caesalpiniaceae
<i>Elephantopus mollis</i> Kunth in HBK. Asteraceae	<i>S. occidentalis</i> (L.) Linke. Caesalpiniaceae
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertner. Poaceae	<i>Schultesia benthamiana</i> Klotzsch. Gentianaceae
<i>Eriosema crinitum</i> . Fabaceae	<i>Sida angustissima</i> A. St. Hill. Malvaceae
<i>Eragrostis guianensis</i> Hitchc. Poaceae	<i>Sida</i> sp. Malvaceae
<i>E. maypurensis</i> (HBK) Steud. Poaceae	<i>Stylosanthes hamata</i> (L.) Taub. Fabaceae
<i>Galactia jussiaeana</i> Kunth. Fabaceae	<i>S. capitata</i> Vogel. Fabaceae
<i>Gymnopogon foliosus</i> (Willd.) Nees. Poaceae	<i>Trachypogon vestitus</i> Anderss. Poaceae
<i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poiret. Lamiaceae	<i>Turnera odorata</i> L. Turneraceae
<i>Ipomoea schomburgkii</i> Choisy in ADC. Convolvulaceae	<i>Waltheria americana</i> L. Sterculiaceae
	<i>Zornia diphylla</i> (L.) Pers. Fabaceae

La SIH présente une biomasse maximale en octobre ($1\,014 \pm 206$ et 694 ± 134 g/m² pour la biomasse totale et la biomasse aérienne vivante respectivement). Elle est due presque exclusivement à la croissance de plantes aquatiques telles que *Mayaca fluviatilis*, *Eleocharis minima*, *E. filiculmis* et *Curtia tenella*. Elles sont par la suite, remplacées par une graminée *Paratheria prostrata*, laquelle forme entre novembre et février des colonies dans l'aire de transition entre la SIA et les bois de *Caraipa llanorum*.

Les zones les plus déprimées du paysage sont occupées par les SID, lesquelles ont accumulé en octobre une biomasse de 882 ± 237 et 483 ± 92 g/m² pour la biomasse totale et la biomasse aérienne vivante. Les espèces les plus productives sont *Paspalum hyalinum*, *Paratheria prostrata*, *Reimarochloa acuta*, *Panicum micranthum*, *Rynchospora holoschoenoides* et *Curtia tenella*. A Nicolasito, l'absence notable de *Hymenachne amplexicaulis* et *Leersia hexandra*, deux espèces natives typiques des savanes inondables et non arborées des *llanos* de Apure et Cojedes (Ramia, 1974 et 1997), peut être associée à la faible fertilité du sol. Il est important de signaler que, à Nicolasito, le nombre de légumineuses de la strate herbacée est inférieur dans les savanes inondables à celui des savanes bien drainées, et décroît de 9 à 1 quand on compare la SIA et la SID (De Martino, 1999).

* Des productions de biomasse annuelle significativement différentes

L'analyse de variance a montré des différences significatives de biomasse aérienne vivante, racinaire et totale entre types de savane. Il a été possible de distinguer trois groupes statistiquement homogènes par rapport à la biomasse totale (SDAP>SIA, SID, SIH, SDAR>SDH), et seulement deux pour la biomasse aérienne vivante et la biomasse racinaire (tableau 3). La capacité d'accumulation de la biomasse totale est supérieure dans les savanes arborées, ce qui a été plus évident dans celles à base de *Trachypogon* comparées aux savanes inondables. Les courbes d'accumulation de biomasse totale s'ajustent bien à un modèle polynomial de deuxième ordre, ce qui traduit la croissance saisonnière associée aux variations dans la disponibilité en eau (y est la biomasse, et x la pluviométrie) :

$$- \text{SDAP} : y = 40,89 + 16,80x - 0,05 x^2 \quad (R^2 = 0,83)$$

$$- \text{SDAR} : y = 128,91 + 7,86x - 0,03 x^2 \quad (R^2 = 0,70)$$

$$- \text{SDH} : y = - 63,26 + 7,13x - 0,02 x^2 \quad (R^2 = 0,85)$$

$$- \text{SIA} : y = 80,14 + 4,94x - 0,007 x^2 \quad (R^2 = 0,94)$$

$$- \text{SIH} : y = 72,59 + 6,60x - 0,02 x^2 \quad (R^2 = 0,74)$$

$$- \text{SID} : y = 9,26 + 6,59x - 0,01 x^2 \quad (R^2 = 0,79)$$

Tableau 3 : Comparaison des valeurs moyennes de la biomasse sèche (g/m²) des savanes de la Station Expérimentale Nicolasito.

Table 3 : Compared mean values of the dry bio-mass (g/m²) in the savannas of the Nicolasito Experimental Station .

Savane	Biomasse aérienne vivante	Biomasse des racines	Biomasse totale
SDAP	672,74 a	127,97 b	967,14 a
SDAR	298,18 b	78,67 b	420,57 bc
SDH	192,98 b	93,92 b	339,29 c
SIA	258,44 b	334,42 a	633,34 b
SIH	342,79 b	143,33 b	519,50 bc
SID	375,42 b	130,67 b	533,46 bc
F	3,85	9,82	4,85
P	0,0041	0,0001	0,0008

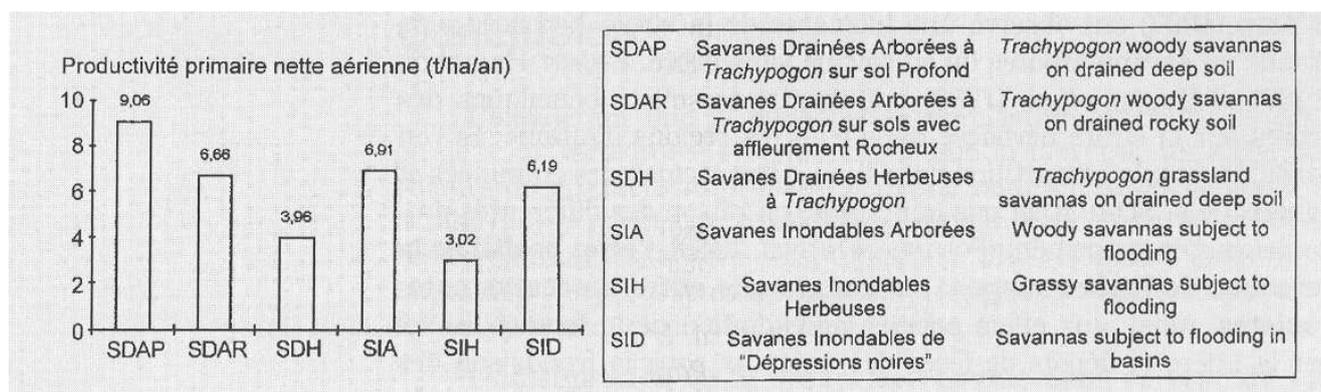
Dans chaque colonne, les valeurs ayant des lettres différentes indiquent des différences significatives au niveau $P < 0,05$ (LSD)

La productivité épigée du couvert herbacé varie entre 3,0 et 9,1 t/ha/an. Elle est significativement différente entre les communautés ($P < 0,05$), suivant la séquence SDAP>SIA, SDAR, SID>SDH, SIH (figure 3). Ces

valeurs sont supérieures aux 2,8-4,3 t/ha/an estimées par Bulla (1996) selon la méthode du pic de biomasse sur savanes de *Trachypogon* des hauts llanos de Calabozo (Venezuela), communautés brûlées et ayant des profondeurs de sol variables. Néanmoins, elles ont des valeurs inférieures aux 7,7-10,5 t/ha/an estimées par la somme d'incrément positifs de biomasse et nécromasse par Mordelet et Menaut (1995) dans des savanes de Côte d'Ivoire.

Figure 3 : Valeur moyenne annuelle de la production nette aérienne des savanes à la Station expérimentale Nicolasito (t MS/ha).

Figure 3 : Mean yearly values of net above-ground bio-mass of the savannas at the Nicolasito Experimental Station.



3. Discussion

* Relation entre production des savanes et diversité d'espèces

La plus grande production de la SDAP peut être mise en rapport avec sa grande diversité d'espèces, et peut s'expliquer par une plus grande disponibilité de micro-habitats qui offrent de bonnes conditions pour la croissance. Ceci est la conséquence de l'interaction entre l'ombre hétérogène des arbres, le recyclage de nutriments à travers la litière (Susach, 1984) et la présence de sols profonds avec une réserve en eau et nutriments supérieure (San José et Garcia Miragaya, 1979). La disponibilité de niches permettrait le développement d'espèces appartenant à des groupes fonctionnels variés et une meilleure efficacité dans l'utilisation des ressources du milieu, ce qui concorde avec les caractéristiques des savanes présentant différents rapports arbres/graminées (Medina, 1996).

* L'effet positif de la présence arborée en conditions hydriques et lumineuses non limitantes

Plusieurs auteurs ont constaté des résultats similaires sur d'autres savanes. Ainsi, dans la zone sahéenne du Sénégal, Grouzis et Akpo (1997) ont observé une biomasse de la strate herbacée plus grande en savane arborée qu'en savane sans arbre. Stuart-Hill *et al.* (1987) et Belsky *et al.* (1989) ont montré les effets bénéfiques des arbres sur la strate herbacée dans d'autres régions d'Afrique. Si l'on considère que la compétition pour l'eau entre racines des graminées et ligneux de la SDAP n'est pas importante en raison des différentes profondeurs d'enracinement (Foldats et Rutkis, 1969), l'effet positif de la présence de l'arbre suppose un compromis entre processus antagonistes. Ainsi, aux effets positifs (amélioration de la fertilité du sol par la litière et dépôts de fèces des animaux sous la frondaison des arbres) s'opposent les effets négatifs (réduction par l'ombrage du rayonnement solaire).

Dans deux régions du Kenya différenciées par la pluviométrie, Belsky *et al.* (1989, 1993) citent des productions supérieures du couvert herbacé sous feuillage d'*Acacia tortilis* et *Adansonia digitata*, où le sol s'était enrichi en matière organique et en nutriments (P, N, K et Ca). Néanmoins, l'effet positif a été plus marqué dans les sites les plus secs en raison de la régulation de la température, donc de l'évapotranspiration, par l'ombrage des arbres. A la différence de résultats rapportés par Mordelet et Menaut (1995), la comparaison des valeurs de

biomasse et de productivité dans la séquence SDAP-SDAR-SDH montre que, dans les savanes de *Trachypogon*, il est possible d'observer un effet positif de l'arbre sur la strate herbacée, tel qu'il a été rapporté pour des conditions de forte pluviométrie annuelle (Benavides *et al.*, 1987 ou saisonnière (Cruz, 1997). L'effet de la présence d'arbres sur le microclimat de la strate herbacée dans des systèmes sylvo-pastoraux a été récemment revu par Cruz *et al.* (1999) en séparant l'effet direct de l'ombrage sur la photosynthèse et la morphogénèse, de ceux liés au recyclage de nutriment et à la compétition racinaire.

Puisque les arbres épars jouent un rôle stimulant sur la productivité de la savane, la pratique du brûlis de la strate herbacée dans ces communautés doit impérativement veiller à conserver la composante ligneuse. Par ailleurs, d'autres facteurs tels que l'abondance d'espèces légumineuses sub-arbustives dans la SDAP ont pu avoir un rôle dans l'expression de sa productivité.

* Le cas particulier de la SIA...

Bien que la SIA dispose d'un environnement lumineux plus uniforme en raison d'une canopée moins dense et d'une plus grande disponibilité de P dans le sol (tableau 1), la productivité et la variété d'espèces sont limitées par le manque d'oxygène en saison des pluies, et probablement par la température très élevée de l'eau en surface au cours de jours très ensoleillés (De Martino, 1999), ce qui se traduit par l'augmentation du taux de respiration de la strate herbacée. Ainsi, à la différence d'autres communautés, l'étude floristique réalisée dans la SIA montre une diversité spécifique majeure en saison sèche par comparaison à la saison des pluies (De Martino, 1999).

Conclusion

Considérant que la pluviométrie enregistrée au cours de cette étude a été d'environ 34% plus élevée que la moyenne annuelle, les valeurs de productivité primaire aérienne nette mesurées (entre 3 et 9 t/ha/an) peuvent être considérées comme proches du potentiel de ces communautés, et être ainsi utilisées à titre référentiel dans toute évaluation d'espèces fourragères exotiques, ou toute autre adoption de nouvelles pratiques de production d'herbe.

L'amélioration de la production bovine dans ce type de *llanos* peut être envisagée par une optimisation de la gestion du pâturage basée sur les différentes dynamiques d'accumulation de la biomasse aérienne des unités de végétation décrites. Cette amélioration à faible coût semble plus appropriée que le remplacement de la végétation par des espèces introduites en raison du faible niveau de trésorerie des exploitations de la région. Dans les savanes bien drainées, où il n'y a pas de restriction pour l'accessibilité du troupeau, et notamment dans la SDAP et la SDAR, il est possible de stimuler une deuxième repousse avant la floraison des graminées les plus importantes, soit par un pâturage précoce, soit par une coupe durant la première partie de la saison des pluies (mai-juillet). Cette dernière pratique suppose i) une évaluation préalable de la tolérance des espèces à la fauche, fonction de la hauteur de défoliation et de la date de coupe, et ii) l'estimation des besoins de restitution par fertilisation organique ou minérale. Le décalage de l'accumulation de biomasse des savanes inondables permet de déplacer les animaux vers ces parcelles bien à la fin de la saison des pluies (SIH, SID) ou au début de la saison sèche (SIA). Ainsi, l'étude approfondie des caractéristiques des différents types de savane permet d'envisager une intensification de l'élevage local, à partir de la diversité existante... sous réserve d'avoir des exploitations comportant des milieux suffisamment variés...

Accepté pour publication, le 1^{er} mars 2001.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baritto F. (1994) : *Planificación física de la finca Nicolasito (Santa Rita, estado Guárico, con apoyo en la tecnología de Sistemas de Información Geográfica (SIG)*, Trabajo Especial de Grado, Facultad de Agronomía UCV, Maracay. 206 p.

Belsky A.J., Amundson R.G., Duxbury J.M., Riha S.J., Ali A.R., Mwonga S.M. (1989) : "The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya", *J. of Applied Ecol.*, 26, 1005-1024.

Belsky A.J., Mwonga S.M., Amundson R.G., Duxbury J.M., Ali A.R. (1993) : "Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high - and low - rainfall savannas", *J. of Applied Ecol.*, 30, 143-155.

Benavides J.E., Rodríguez R.A., Borel R. (1987) : "Producción y calidad del forraje de pasto King grass (*Pennisetum purpureum* x *P. typhoides*) y Poró (*Erythrina poeppigiana*) sembrados en asociación", *Pâturages et alimentation des ruminants en zone tropical humide*, A. Xandé et G. Alexandre (eds), INRA, 367-376.

Berroterán J.L. (1985) : "Geomorfología de un área de los Llanos Bajos Centrales de Venezuela. Enfoque con fines de estudio de suelos y vegetación a escala pequeña", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 143, 139-206.

Biondini M.E., Lauenroth W.K., Sala O.E. (1991) : "Correcting estimates of net primary production: Are we overestimating plant production in rangelands ?", *J. of Range Management*, 44, 194-198.

Blydenstein J. (1962) : "La vegetación de la estación Biológica de los Llanos", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 101, 97-136.

Blydenstein J. (1963) : "Cambios en la vegetación después de la protección contra el fuego", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 103, 223-238.

Bulla L. (1996) : "Relationships Between Biotic Diversity and Primary Productivity in Savanna Grasslands", *Biodiversity and Savanna Ecosystems Processes*, Solbrig, Medina and Silva (eds.), Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 97-117.

Bulla L., Miranda R., Pacheco J. (1980) : "Producción, flujo de materia orgánica y diversidad de una sabana de banco del Módulo Experimental de Mantecal (Venezuela)", *Acta Científica Venezolana*, 31, 31-38.

Cruz P. (1997) : "Effect of shade on the growth and mineral nutrition of a C4 perennial grass under field conditions", *Plant and Soil*, 188, 227-237.

Cruz P., Sierra J., Wilson J.R., Dulorme M., Tournebize R. (1999) : "Effects of Shade on the Growth and Mineral Nutrition of Tropical Grasses in Silvopastoral Systems", *Annals of Arid Zone*, 38 (3), 333-359.

De Martino G. (1999) : *Estudio ecológico de la vegetación de la Estación Experimental Nicolasito, con énfasis en la composición florística*, tesis de Maestría, Facultad de Agronomía UCV, Maracay (Venezuela).

Foldats E., Rutkis E. (1969) : "Suelo y agua como determinantes de la selección de algunas de las especies de árboles que en forma aislada acompañan nuestros pastizales", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 115/116, 9-30.

Grouzis M., Akpo L.E. (1997) : "Influence of tree cover on herbaceous above -and below- ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal", *J. of Arid Environments*, 35, 285-296.

Medina E. (1996) : "Diversidad morfológica y funcional del grupo de productores primarios en sabanas", *Interciencia*, 21(4), 193-202.

Medina E., Silva J.F. (1990) : "Savannas of northern South America : a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability", *J. of Biogeography*, 17, 403-413.

Medina E., Mendoza A., Montes R. (1977) : "Balance nutricional y producción de materia orgánica en las sabanas de *Trachypogon* de Calabozo, Venezuela", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 134, 101-120.

Mordelet P., Menaut J.C. (1995) : "Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna", *J. of Vegetation Sci.*, 6, 223-228.

Parada W. (1998) : *Caracterización y evaluación de unidades de tierras en la Estación Experimental Nicolasito. Santa Rita de Manapire, Municipio Autónomo Las Mercedes del Llano, estado Guárico*, trabajo especial de grado, Fac. Agronomía UCV. Maracay (Venezuela), 118 p.

Puyravaud J.P., Menaut J.C., Abbadie L. (1995) : "Herbaceous phytomass dynamics of two Ivorian savannas measured by the harvest method. Its relationship to rainfall", *Tropical Ecology*, 36 (2), 167-176.

Ramia M. (1967) : "Tipos de sabanas de los Llanos de Venezuela", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 22, 53-169.

Ramia M. (1974) : *Plantas de las Sabanas Llaneras*, Monte Avila Editores. Caracas, 287 p.

Ramia M. (1997) : *Ecología de las sabanas del Estado Cojedes: Relaciones Vegetación-Suelo en sabanas húmedas*, Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Serie Ciencia y Tecnología, No. 9.

Rippstein G., Lascano C., Decaëns T. (1996) : "La production fourragère dans les savanes d'Amérique du Sud intertropicale", *Fourrages*, 145, 33-52.

San José J.J., García Miragaya J. (1979) : "Contenido de nutrientes en el suelo y en la fitomasa de comunidades de sabana de *Trachypogon*, Calabozo (Venezuela)", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 136, 114-122.

Sarmiento G., Vera M. (1979) : "Composición, estructura, biomasa y producción de diferentes sabanas en los llanos de Venezuela", *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.*, 136, 5-41.

Singh J.S., Lauenroth W.K., Steinhorst R.K. (1975) : "Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grasslands from harvest data", *The Botanical Review*, 41, 181-232.

Solbrig O.T. (1996) : "The Diversity of the Savanna Ecosystem", *Biodiversity and Savanna Ecosystems Processes*, Solbrig, Medina and Silva (eds.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1-26.

Smith, G.D., Brito P., Luque O. (1977) : "The lithoplastic horizon, a diagnostic horizon for soil taxonomy", *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 41, 1212-1214.

Stuart-Hill, G.C., Tainton N.M., Barnard H.J. (1987) : "The influence of an Acacia karroo tree on grass production in its vicinity", *J. of the Grassland Soc. of South Africa*, 4, 83-88.

Susach F. (1984) : *Caracterización ecológica de las sabanas de un sector de los Llanos Centrales bajos de Venezuela*, tesis Doctoral, Universidad Central de Venezuela, Fac. Ciencias, Caracas.

SUMMARY

Bio-mass and productivity of the herbaceous stratum in the savannas of the State of Guarico (Venezuela)

The bio-mass accumulation of the herbaceous stratum and its productivity were studied in 6 types of savannas present at the Experimental Station of Nicolasito, in the 'llanos intermedios centrales' of Venezuela. These savannas are used for the extensive rearing of cattle and differ by their botanical composition (dominance or no dominance of *Trachypogon vestitus*), their life forms (presence or absence of trees), and their water conditions (subject to flooding or drained). Bio-mass accumulation is correlated with rainfall, but the dynamics vary according to the type of plant community. The above-ground productivity of the herbaceous stratum is comprised between 3.0 and 9.1 t/ha/year, the highest value being that of the *Trachypogon* tree savanna on deep soil. The presence of trees may alter the productivity of the underlying stratum. The improvement of cattle production on this type of llanos may be contemplated through an optimization of the grazing management, based on the various kinds of accumulation dynamics described for the above-ground bio-mass of the different plant community units.