

# *Le paramo désertique : éléments biogènes, peuplements des microarthropodes et stratégies de survie de la végétation*

---

I. GARAY

Lab. de Zoologie (E.N.S.)  
46, rue d'Ulm, F-75230 Paris cédex 05 (FRANCE)

L. SARMIENTO-MONASTERIO & M. MONASTERIO

Fac. de Ciencias, Dep. de Biol.  
Universidad de Los Andes - Mérida (VENEZUELA)

## Résumé :

Le paramo désertique représente la formation des paramos vénézuéliens qui se trouve aux plus hautes altitudes. Les caractéristiques de la roche-mère modelée par les glaciers, les pentes prononcées et les processus de solifluxion dus aux cycles journaliers de gel-dégel empêchent la formation des sols. La décomposition semble se faire dans des synusies présentant une stratégie de recyclage autonome des éléments biogènes : les plantes en coussinet d'une part et les litières sur pied des *Espeletia* spp. d'autre part.

La distribution des éléments biogènes est évaluée : 1) dans la litière sur pied de *E. lutescens* et *E. timotensis* — les espèces les plus répandues — et dans celle de *E. schultzi* — qui occupe des habitats « refuge » —, 2) dans les coussinets de *Mona meridensis*, 3) dans les sols nus et au pied des *Espeletia* spp.

La description et la comparaison des peuplements de microarthropodes est entamée. Des relations entre la quantité de matière organique, la teneur en azote et les abondances des groupes d'Acariens sont mises en évidence.

On discute les relations entre le stock d'éléments biogènes, la structure des peuplements de microarthropodes et les stratégies de survie des plantes.

**Key words :** desert paramo, biogenic elements, microarthropods, *Espeletia*, survival strategies.

## I. Introduction

L'originalité des écosystèmes de la haute montagne tropicale tient aux adaptations imposées par le climat périglaciaire. Dans des conditions de faible latitude, le trait le plus notable est la périodicité journalière des oscillations thermiques, contrastant avec l'isothermie annuelle. Le rythme journalier, lorsqu'il prend des amplitudes importantes, est susceptible d'induire des cycles de gel et de dégel à la surface du sol. Ces phénomènes sont particulièrement intenses dans l'étage altiandin des Andes vénézuéliennes, au-delà de 4000 m. En effet, les cycles de gel-dégel y sont présents tout au long de l'année — parfois plusieurs jours de suite —; par ailleurs leur action s'amplifie car ils agissent sur un relief de sculpture et érosion glaciaire récente (MONASTERIO, 1980).

Outre les conséquences biologiques dues au « stress » thermique, le climat périglaciaire extrême entraîne une motilité accrue du substrat. Les plages dépourvues de végétation prédominent au-dessus de 4000 m. Cependant la végétation n'en exerce pas moins un rôle modérateur sur l'érosion et la fixation du substrat.

Les deux formations végétales principales de l'étage altiandin sont le paramo désertique et le désert périglaciaire; elles peuvent coexister en mosaïque avec le désert extrême selon un gradient croissant d'intensité de la morphogénèse périglaciaire.

La strate supérieure du paramo désertique est formée exclusivement de Composées arborescentes en rosette du genre *Espeletia*, dont l'association à *Espeletia lutescens* et *Espeletia timotensis* est la plus répandue. La nécromasse foliaire, qui représente 73 % du poids total des individus, reste adhérente au tronc; elle constitue sans doute une structure de cryo-protection (MONASTERIO, 1979). Bien que gardant aussi la litière sur pied, *E. schultzii* occupe des habitats « refuge » : son association se restreint à des sols assez développés plats et humides.

La strate inférieure est dominée par des plantes en coussinet qui ne dépassent guère quelques centimètres de haut. La prépondérance des coussinets dans le désert périglaciaire témoigne de la réussite de leur stratégie d'occupation de l'espace : l'enracinement solide et des rhizomes pérennes constituent des atouts considérables face à l'instabilité du substrat.

La présente note porte sur la localisation et l'importance des éléments biogènes dans le système édaphique des *Espeletia* et les coussinets de *Mona meridensis*, ainsi que

sur la caractérisation des peuplements de microarthropodes associés. Notre travail vise, dans cette première étape, à poser le problème en termes d'une relation entre l'économie de la décomposition, la place de la méiofaune, et les stratégies de survie des plantes.

## II. Méthodes

Les méthodes ont été décrites par ailleurs (GARAY, 1981). Au total, plus de 120 échantillons de sol, sous les plantes et les sols nus, ont été traités afin d'obtenir la méiofaune. Ils ont été ensuite utilisés pour la détermination des éléments biogènes. L'échantillonnage comporte aussi la litière sur pied de *E. lutescens* et *E. timotensis* (7 plantes dont 63 carottes), et de *E. schultzi* (7 plantes dont 35 carottes).

## III. Résultats

### 1. Distribution des éléments biogènes en relation avec la végétation

a. *La litière sur pied de E. lutescens et E. timotensis et la comparaison avec celle de E. schultzi*

La valeur élevée du rapport C/N des feuilles mortes à la base de la rosette suggère « a priori » une décomposition assez lente ( $C/N = 73$ ). Il existe une diminution de ce rapport selon un double gradient : d'une part de la zone des gaines vers l'extrémité des limbes et d'autre part de la partie proche de la rosette vers la base de la plante (Fig. 1). En fait les variations du rapport C/N correspondent à une augmentation de la teneur en azote : elle est de  $0,69 \pm 0,10$  % dans la litière externe proche de la rosette et atteint  $1,15 \pm 0,27$  % à la base de la plante. Comme dans les litières forestières cette augmentation — qui va de pair avec le vieillissement des apports — semble caractériser le processus de décomposition des feuilles.

La litière proche du tronc — constituée surtout par les gaines mortes — est celle qui présente les plus faibles teneurs en azote, soit un tiers environ de l'azote de la nécromasse (Fig. 1). Les gaines étant également la partie des feuilles qui se décompose le moins, cette distribution a pour conséquence de diminuer la fraction du stock d'azote qui reste bloquée. Il est aussi probable que l'azote en tant que facteur limitant soit en partie à l'origine de la faible décomposition des gaines.

Les teneurs en  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$  sont du même ordre de grandeur dans les différentes parties de la litière sur pied. En revanche l'augmentation de  $K^+$  vers la partie proche du sol suggère une accumulation de cet élément, très probablement due au lessivage (Fig. 1).

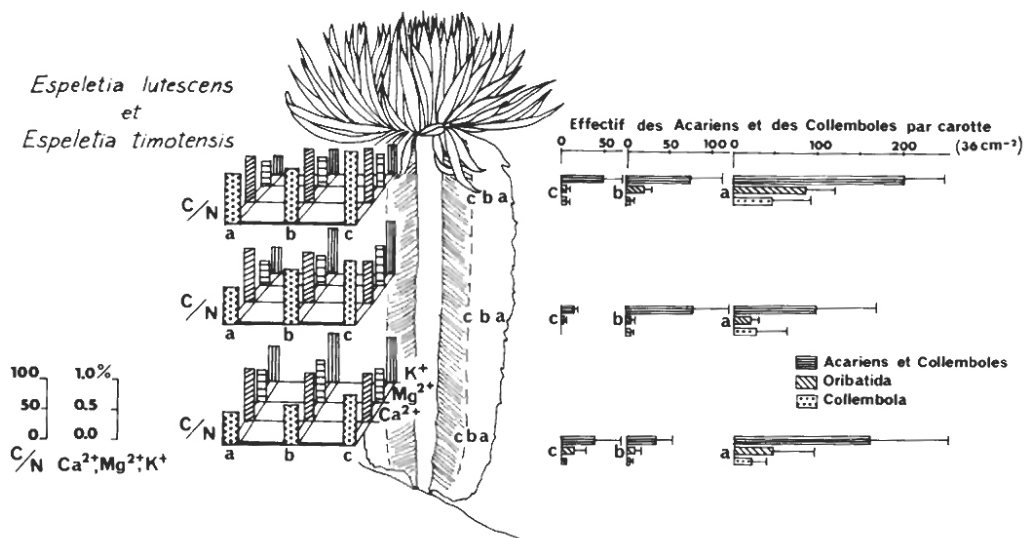


Figure 1 Eléments biogènes et peuplement de microarthropodes dans la litière sur pied d'*Espeletia lutescens* et *Espeletia timotensis*. a : litière externe; b : litière moyenne; c : litière proche du tronc.

L'analyse de la litière sur pied de *E. schultzi* montre deux caractéristiques fondamentales : 1. la teneur en azote des gaines est supérieure à celle de la partie externe des limbes :  $0,93 \pm 0,13$  % et  $0,59 \pm 0,16$  % respectivement (partie proche de la rosette). De plus, les teneurs dans la litière proche du sol sont supérieures à celle de *E. lutescens* et *E. timotensis* :  $1,25 \pm 0,13$  % et  $1,20 \pm 0,18$  %, selon la localisation de la litière, pour *E. schultzi*, et entre  $0,71 \pm 0,13$  % et  $1,15 \pm 0,27$  %, pour *E. lutescens* et *E. timotensis*. 2. Dans *E. schultzi* les teneurs en Ca<sup>2+</sup> sont environ le double (entre 1,47 % et 2,13 %) de celles d'*E. lutescens* et *E. timotensis* (entre 0,65 % et 0,89 %). Les hautes teneurs en azote et en calcium — surtout dans la zone des gaines — sont sans doute à mettre en relation avec une décomposition accrue de la structure foliaire complète. Il en résulte que la fonction protectrice de la litière sur pied de *E. schultzi* serait moins efficace que dans le cas de *E. lutescens* et *E. timotensis*.

### b. Les sols sous-jacents aux troncs des *Espeletia* et les sols nus

Dans l'association à *E. lutescens* et *E. timotensis*, les différences entre les sols sous-jacents aux troncs et les sols nus sont plus marquées en surface (0-2,5 cm) qu'en profondeur. Sous les plantes, les teneurs en azote sont presque le double de celles des sols nus, tandis que les quantités de Ca<sup>2+</sup> et de Mg<sup>2+</sup> sont respectivement 30 fois et 42 fois supérieures. En revanche la teneur en carbone organique n'est pas négligeable dans les sols nus (Fig. 2).

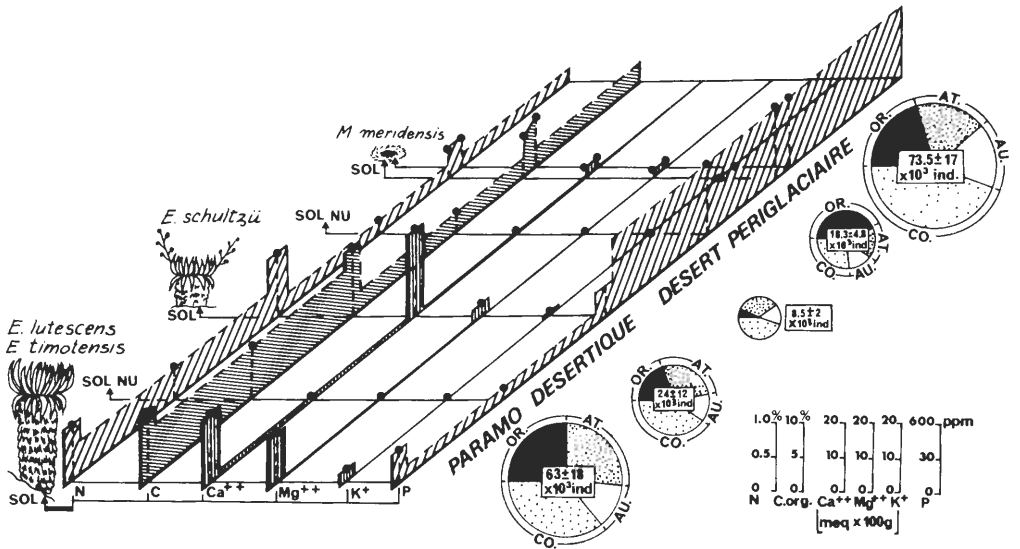


Figure 2 Eléments biogènes et peuplement de microarthropodes dans les sols sous-jacents aux plantes et dans les sols nus.

OR : Oribatida; AT : Actinedida; AU : autres Acariens; CO : Collembola.

$$\bar{x} \pm \frac{s}{\sqrt{n}} \times 10^3 \text{ ind. par m}^2.$$

Au pied des troncs de *E. schultzi* les concentrations en éléments biogènes sont également très importantes (Fig. 2). Les aires de sol nu sont rares dans les endroits « refuge » colonisés par cette espèce. Les sols y sont plus développés et en particulier la teneur en Ca<sup>2+</sup> à plus de 5 cm de profondeur est 20 fois supérieure à celle des sols sous-jacents aux *E. lutescens* et *E. timotensis*, pour la même profondeur.

### c. Les sols sous-jacents à *M. meridensis* et les sols nus dans le désert périglaciaire

La quantité d'azote et de matière organique dans les endroits à sol nu représente la moitié de celle des sols sous les coussinets — aussi bien sous la partie verte que dans le matériau mort de l'année précédente. Comme dans le cas de *E. lutescens* et de *E. timotensis*, le Ca<sup>2+</sup> et le Mg<sup>2+</sup> ont des teneurs 40 fois supérieures sous les plantes que dans les sols nus (Fig. 2). Ces différences sont moins marquées en profondeur.

## 2. Les peuplements de microarthropodes

### a. La litière sur pied de *E. lutescens* et *E. timotensis*

La densité de microarthropodes a pu être estimée à 130 000 individus pour l'ensemble de la nécromasse foliaire dans un tronc de 1,20 m de hauteur. La distribution des abondances de microarthropodes dans la litière sur pied est fonction de la hauteur sur le tronc et de la distance à la tige. La plupart sont localisés dans la partie externe de la litière. Vers les gaines le nombre d'Oribates et de Collembolles décroît plus brusquement que celui des Acariens non Oribates (Fig. 1).

Certains Oribates sont inféodés plus particulièrement à une hauteur donnée de litière (GARAY, 1981). Les espèces d'*Oppiella* et les Brachychthoniidae sont présents seulement dans la litière proche du sol dont le degré d'humification est élevé. A une distribution verticale des abondances s'ajoute aussi une distribution verticale des espèces.

A une hauteur donnée, si l'on considère les échantillons depuis les extrémités des limbes jusqu'aux gaines, il existe une corrélation entre la teneur en azote et le nombre de microarthropodes. Cette corrélation est plus importante au niveau moyen du tronc ( $r = 0,709$ ;  $\alpha = 10^{-4}$ ).

### b. Les sols sous-jacents aux *E. lutescens* et *E. timotensis* et les sols nus

59 % des animaux récoltés dans les sols sont des Acariens dont 86 % presque également partagés entre Oribates et Actinedida. La densité moyenne de microarthropodes dans les sols nus – 24 000  $\pm$  12 000 ind./m<sup>2</sup> – est trois fois moins forte que dans les sols au pied des *Espeletia* (Fig. 2). Certaines espèces d'Oribates sont présentes dans un seul type de milieu : ainsi *Parakalumna* sp. et un Phthiracaridae sp. se trouvent exclusivement sous les plantes.

Les espèces d'*Oppiella* sont bien représentées : elles constituent 42 % des effectifs d'Oribates et se trouvent en majeure partie dans les horizons profonds (66 % du total des Oppiidae). Dans ces horizons, les *Oppiella* spp. sont plus abondants sous les plantes que dans les sols nus. Le nombre d'individus des sols sous-jacents est nettement supérieur à celui des sols nus chez les autres espèces d'Oribates (test-U,  $\alpha = 0,001$ ).

L'abondance des Oribates des sols est en relation avec la teneur en matière organique ( $r = 0,622$ ;  $\alpha = 2,42$ ).

Par ailleurs les abondances de microarthropodes sous *E. schultzi* sont extrêmement faibles (DIAZ, en prép.) (Fig. 2).

### c. Les sols sous-jacents à *M. meridensis* et les sols nus dans le désert périglaciaire

La densité d'Acariens et Collembolles sous les coussinets est quatre fois supérieure à celle estimée dans les sols nus (test-U;  $\alpha = 0,001$ ). L'analyse du peuplement met en

évidence la dominance des Entomobryidae et Isotomidae, chez les Collembolés, et des Actinedida et Oribatida, chez les Acariens (Fig. 2).

L'abondance de la méiofaune sous *M. meridensis* et sous *E. lutescens* et *E. timotensis* est du même ordre de grandeur; néanmoins la composition des peuplements diffère. En particulier les Oribates sont représentés par 10 espèces sous *M. meridensis* tandis qu'on trouve plus de 25 espèces dans les sols sous *Espeletia*. Par ailleurs, sous les coussinets, *Zygoribatula* sp. est très abondant (49 % des Oribates) et *Oppiella* sp. constitue seulement 5 % du total d'Oribates. Il est probable que seules les espèces qui ont des stratégies particulières d'adaptation au gel soient capables de coloniser un milieu aussi extrême (BLOCK, 1980).

Le nombre de microarthropodes est en relation avec la teneur en matière organique ( $r = 0,574$ ;  $\alpha = 0,01$ ). De plus des relations avec le C/N et la teneur en  $\text{Ca}^{2+}$  peuvent être constatées quand on considère les seuls Oribates :  $r = 0,677$  ( $\alpha = 10^{-4}$ ) et  $r = 0,635$  ( $\alpha = 10^{-3}$ ), respectivement.

#### IV. Quelques conclusions préliminaires

L'ensemble des résultats obtenus sur les espèces d'*Espeletia* comme sur les coussinets de *Mona meridensis* suggèrent que les conditions propres au climat périglaciaire extrême favorisent des synusies réalisant de façon plus ou moins autonome la décomposition et le recyclage des éléments (MONASTERIO, 1980; GARAY, 1981).

Le climat empêchant la formation et le développement de sols, le stock d'éléments biogènes et la méiofaune saprophage apparaissent liés aux emplacements de la végétation. La longévité des *Espeletia* et la croissance pluriannuelle des coussinets de *M. meridensis* à partir, très vraisemblablement, des rhizomes vivants des années précédentes (SARMIENTO-MONASTERIO, 1980) permettraient la réutilisation des nutriments essentiels au cours des cycles annuels successifs.

Chez les espèces d'*Espeletia* la potentialité d'occupation des habitats extrêmes résulte en outre d'un compromis entre l'humification de la litière sur pied et le maintien des gaines mortes en tant que structure de cryoprotection. Ainsi, *E. schultzi* dont la décomposition des unités foliaires complètes est supérieure à celle de *E. lutescens* et *E. timotensis*, resterait confiné dans des habitats « refuge », faiblement représentés dans l'étage altiandin. Des recherches parallèles sur le cycle vital des *Espeletia* montrent que certains individus de *E. lutescens* et *E. timotensis* ont plus de 100 ans, et atteignent jusqu'à 3 mètres de hauteur. En revanche, *E. schultzi*, dont la hauteur maximale dépasse à peine 1 mètre, a une durée de vie qui est moins de la moitié de celle de *E. lutescens* et *E. timotensis* (MONASTERIO, 1983).

Une stratégie de consolidation et de permanence dans l'espace occupé se dessine aussi bien dans le système *Espeletia* que dans l'architecture clonale de *M. meridensis*.

L'importance quantitative des peuplements de microarthropodes et leurs relations avec la matière organique accumulée ont été mises en évidence; on pourrait se demander si la méiofaune — et éventuellement d'autres Arthropodes — n'agit pas directement sur la production et le maintien d'une réserve de matière organique sous les plantes.

L'étude du système édaphique — en tant que site de recyclage et de conservation du stock humique — peut être seulement abordée à partir des unités plante-méiofaune-substrat.

### Références

- BLOCK (W.), 1980. — Survival strategies in polar terrestrial arthropods. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 14 : 29-38.
- 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.
- MONASTERIO (M.), 1979. — El Paramo Desértico en el Altandino de Venezuela. In M.L. SALGADO-LABORIAU (Ed.), *El medio ambiente Páramo*. — Caracas, U.N.E.S.C.O., C.E.A. : 117-146.
- MONASTERIO (M.), 1980. — Las Formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. In M. MONASTERIO (Ed.), *Estudios ecológicos en los paramos andinos*. — Ed. de la U.L.A., Mérida, Venezuela : 93-158.
- MONASTERIO (M.), 1983. — Analisis de la estrategia global en especies del Paramo Desértico. U.L.A., Mérida (sous presse).
- SARMIENTO-MONASTERIO (L.), 1980. — Estudio ecológico de *Mona meridensis* : dinámica poblacional, fenología y arquitectura de una especie del altiandino de Venezuela. — *Monographie* : 52 p.

### Discussion

SPAIN, A. : Does fire play a significant part in these ecosystems ?

GARAY, I. : Non.

