

TRAITS PRINCIPAUX DU PEUPLEMENT ANIMAL ET DU FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES DE SAVANE HUMIDE

1. Introduction

L'existence des savanes paraît liée essentiellement à des facteurs climatiques, et plus spécialement à l'alternance d'une saison de pluies avec une saison sèche qui peut être longue et sévère.

Dans les savanes humides, les précipitations annuelles restent assez élevées - plus de 1.100 mm -, mais surtout la saison sèche n'y dépasse pas 4 ou 5 mois. La production primaire y est de l'ordre de 20 à 25 t/ha/an, nettement supérieure à celles des savanes des zones plus sèches.

Les productions les plus élevées correspondent en général à des savanes de nature secondaire qui ont poussé sur des terrains de zone forestière à la suite de défrichements par l'homme. Laissées à elle-même, elles évoluent rapidement vers de nouvelles formations forestières.

La figure 1, relative à deux faciès de la savane de Lamto en Côte-d'Ivoire, donne une image qui correspond sans doute à la situation de toutes les savanes humides: par suite de la réserve d'eau accumulée dans les sols, la production ne s'arrête que pendant un très

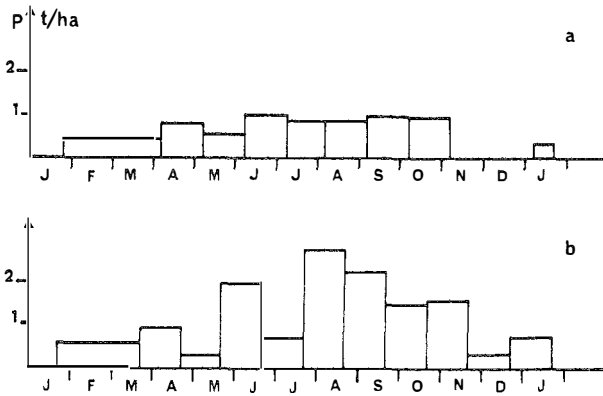


Fig. 1 - Répartition mensuelle de la production herbacée dans deux faciès des savanes de Lamto: a- savane herbeuse à *Louvetia simplex*, b- savane herbeuse à *Andropogonées* (d'après César et Menaut, 1974).

court laps de temps en saison sèche. Cette relative constance s'oppose aux variations importantes de biomasse qui affectent la partie épigée de la végétation, détruite par le feu et qui, au cours de mois, va retrouver sa biomasse maximale à la fin de la saison des pluies (fig. 2).

A l'échelle de l'année, les productions relatives des herbes, des arbres et des palmiers, d'une part, de la strate épigée et de la strate hypogée d'autre part, sont

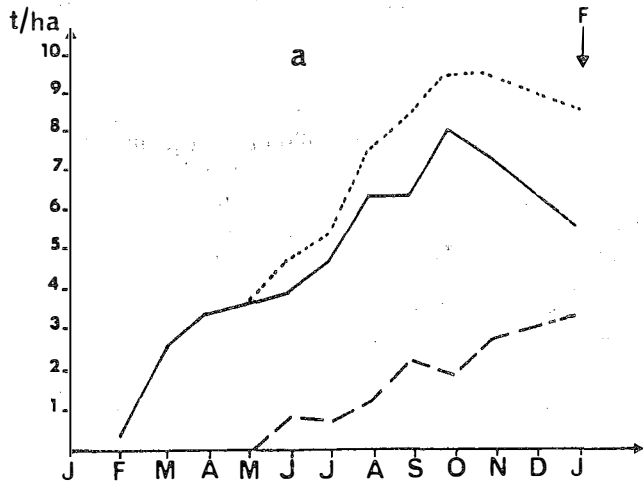


Fig. 2 - Evolution saisonnière de la biomasse totale (trait plein), de la nécromasse (tireté) et de la phytomasse totale (pointillé) de la partie épigée de la végétation herbacée dans une savane de Côte-d'Ivoire, à Lamto (d'après César, 1971). F: moment de passage du feu.

représentées, pour la savane de Lamto, dans le graphique de la figure 3.

Cette matière organique produite par les végétaux va subir des sorts divers. Une partie est utilisée vivante par des consommateurs animaux dits herbivores. Ce qui n'a pas été consommé - la plus grosse part - sert de nourriture à des animaux détritovores et géophages agissant en étroite coopération avec des microorganismes dits décomposeurs, dont certains sont aussi fixateurs d'azote atmosphérique. Entre temps, cependant, la partie épigée des herbes peut être détruite à peu près complètement par le feu, auquel échappent toujours, bien entendu, les parties souterraines.

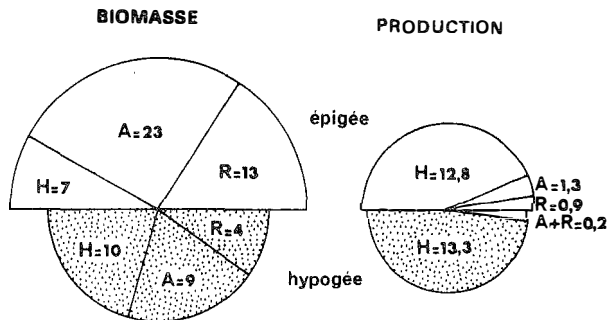


Fig. 3 - Biomasses et productions comparées (en t/ha) an de matière sèche) des herbes, des arbres et des rôniers, dans une savane arbustive de Côte d'Ivoire (d'après César et Menaut, 1974).

(\*) Laboratoire del Zoologie, Ecole Normale Supérieure, Paris.

## 2. LA CONSOMMATION DE LA MATIERE VEGETALE VIVANTE PAR LES ANIMAUX HERBIVORES

La connaissance des effectifs des divers groupes zoologiques vivant dans la savane jointe à celle de leurs caractéristiques trophiques font apparaître le rôle dominant que jouent certains et il devient possible de négliger celui de beaucoup d'autres.

Dans la savane de Lamto, que l'on peut prendre comme exemple de savane humide - les précipitations annuelles y atteignent 1250 mm en moyenne et le nombre de mois secs ne dépasse pas 4 - un petit nombre de groupes d'animaux assure la plus grande partie de la consommation. Certains utilisent les végétaux encore vivants et se comportent donc comme des herbivores vrais: ce sont notamment les Rongeurs, les Acridiens, les Termites fourrageurs et, parmi les groupes moins importants, les Hétéroptères et les Homoptères qui piquent et sucent les tissus végétaux.

Si l'on considère le cas des Rongeurs, dont les bilans énergétiques sont relativement bien connus (fig. 4), on constate que, compte tenu de leur biomasse (1750 kcal/ha), du taux de renouvellement de leurs populations ( $P/B \neq 2$ ) et de leur rendement brut de production ( $P/I \neq 0.02$ ), ils consomment l'équivalent d'environ 170.000 kcal/ha/an de matière végétale, jeunes feuilles et graines.

Les Acridiens, étudiés de la même façon, ont un impact à peu près semblable sur la végétation, avec une consommation de 325.000 kcal/ha/an. Les autres Orthoptères consomment 280.000 kcal/ha/an.

Les Termites fourrageurs, relativement abondants dans la savane de Lamto - bien plus que dans les savanes sèches - consomment, eux, environ 140.000 kcal/ha/an.

Au total, le prélèvement d'herbes vivantes fait par les herbivores apparaît très restreint par rapport à la production, puisqu'il ne représente sans doute guère plus que  $10^6$  kcal/ha/an, soit moins du centième de la production primaire de la savane.

On est frappé, en particulier, par l'absence presque complète des grands Ongulés herbivores - Antilopes diverses, Eléphants - si abondants dans d'autres savanes. Certes la chasse et le braconnage ont contribué à la raréfaction de ces animaux, mais tout porte à croire qu'ils n'ont jamais été abondants dans ces savanes humides, malgré la présence favorable de galeries forestières pouvant servir de refuge. On peut remarquer aussi que l'élevage ne s'est guère développé dans ces régions et que la trypanosomiase n'en est certainement pas la seule cause.

Toutes les études récentes concordent pour donner de cette pauvreté du peuplement d'herbivores dans les savanes humides une explication cohérente.

Peu d'animaux possèdent la capacité de digérer eux-mêmes la lignine et la cellulose, molécules complexes très stables. Or ces éléments constituent l'essentiel de la production des végétaux terrestres et notamment des savanes humides dans lesquels les sels nutritifs du sol, lessivés, sont alors le facteur limitant d'une croissance que favorise l'abondance des pluies, ce qui conduit à une composition de la plante particulièrement pauvre en azote.

Pour tourner cette difficulté liée à la pauvreté des végétaux en substances directement utilisables, une solution est d'ingérer davantage de nourriture, de façon

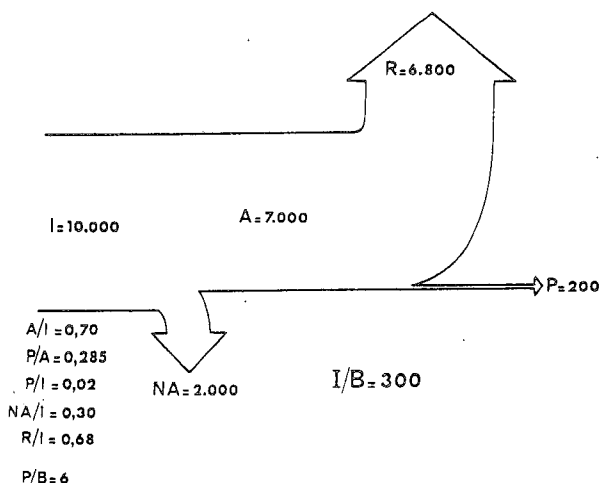


Fig. 4 - Bilan énergétique de la population d'un Rongeur à deux cohortes par an. I - énergie ingérée; A - énergie assimilée; NA - énergie non assimilée; R - énergie respirée; P - production; B - biomasse.

à assurer l'apport minimal de protéines nécessaires, la cellulose en excès étant éliminée, non digérée, par les excréments. Cette solution est adoptée par les Criquets comme par les Chenilles, dont on connaît la forte production d'excréments. Elle a pour inconvénient d'imposer une consommation d'autant plus grande que l'aliment est plus pauvre en protéines et représente donc une dépense énergétique que ne permettent pas forcément les substances ingérées.

Une seconde solution consiste, pour les Herbivores, à sélectionner les organes et notamment les feuilles qu'ils ingèrent. En effet, si la teneur en azote d'une plante entière est faible, il se peut aussi qu'elle possède de jeunes feuilles plus riches en protéines, comme aussi des organes riches en glucides faciles à digérer comme l'amidon. C'est un tel choix que font la plupart des animaux lorsque leur taille est suffisamment petite par rapport à la plante consommée.

Contrairement aux animaux, beaucoup de microorganismes, bactéries et champignons, possèdent la faculté d'utiliser la lignine et la cellulose. Aussi de nombreuses associations entre animaux herbivores et microorganismes se sont-elles développées au cours de l'évolution, permettant aux animaux d'utiliser au moins en partie ces substances complexes si répandues dans la nature. A ces associations symbiotiques se rattachent la microflore et la microfaune du rumen des Ruminants et du caecum des Equidés, les faunes de Protozoaires du rectum d'autre Termites, les cultures de champignons des Termites et des Fourmis, ...

L'action de ces microorganismes revient à fabriquer des glucides plus digestes en même temps qu'à accroître la teneur en substances azotées. Même ainsi, cependant, cette teneur ne peut pas descendre au-dessous d'un certain seuil dans l'aliment originel et elle reste toujours un facteur limitant de la consommation des herbes.

Comme la pauvreté en protéines augmente à mesure que les herbes poussent et que la cellulose et la lignine y tiennent une place plus importante, les herbes cessent ainsi d'y avoir la teneur minimale en protéines nécessaire à la croissance des Ongulés - estimée

à 6.5 p. cent - dès un ou deux mois après le début de leur repousse.

On comprend la limitation que constitue cet accroissement temporaire de la pauvreté en protéines pour les populations d'animaux longévives.

Les animaux à courte durée de vie, en revanche, peuvent adapter davantage leur évolution démographique aux variations saisonnières. C'est tout spécialement le cas de ceux dont le cycle comporte une possibilité d'activité métabolique ralentie, par exemple à l'état d'oeuf ou nymphe dans le cas des Insectes.

Il n'en reste pas moins que la réponse démographique aux fluctuations des possibilités alimentaires du milieu présente nécessairement un important retard, qui permet à beaucoup d'herbes d'arriver intactes à leur stade de non-commestibilité et de constituer ainsi les hautes savanes si caractéristiques des zones humides.

### 3. LA CONSOMMATION DE LA MATIERE VEGETALE MORTE

L'importante quantité de matière végétale non consommée va s'accumuler au cours de l'année (voir fig. 2), donnant aux savanes leur aspect caractéristique de formations à hautes herbes. Celles-ci vont à peu sécher sur pied lorsqu' arrive la fin de la saison des pluies.

Plus encore que les herbes vivantes, ces herbes mortes constituent un aliment de médiocre qualité, très pauvre en protéines, riche en cellulose et en silice. Aussi sa consommation se trouve-t-elle associée à l'intervention de microorganismes, Bactéries et Champignons, seuls capables d'utiliser efficacement la cellulose, mais diminuant par là le rendement apparent des animaux consommateurs.

Parmi ceux-ci se trouvent d'abord des Termites, dits champignonnistes parce que leur action est directement liée à la culture de champignons qui digèrent la cellulose avant d'être eux-mêmes consommée par les Termites. Ces Termites, souvent constructeurs de grandes termitières épigées, constituent un élément de la vie des savanes, mais davantage des savanes sèches que des savanes humides. Dans ces dernières, en effet, le milieu favorise le développement des microorganismes libres qui sont les premiers et plus importants utilisateurs de la matière végétale dont ils vont amorcer si non terminer la décomposition.

Enrichissant en protéines la matière végétale morte, ils la rendent utilisable, au moins en partie, par des animaux détritvires tels que les Myriapodes Diplo-podes ou les Blattes, en même temps qu'ils sont la proie des Protozoaires et de nombreux microarthropodes comme les Acariens.

Les excréments des animaux détritvires facilitant à leur tour le développement des Bactéries et il se développe ainsi progressivement dans le sol une matière organique formée de fines particules dont il devient difficile de dir l'origine. Cette matière organique constitue l'aliment des animaux qualifiés de géophages, ou humivores, qui représentent dans les savanes humides la fraction prépondérante de la faune. Ce sont essentiellement les Termites humivores et les Oligochètes géophages.

Le bilan énergétique de ces derniers a fait l'objet, dans la savane de Lamto, d'études précises dont le schéma de la fig. 5 fait bien ressortir les résultats essentiels. Leur taux d'assimilation est extrêmement faible,

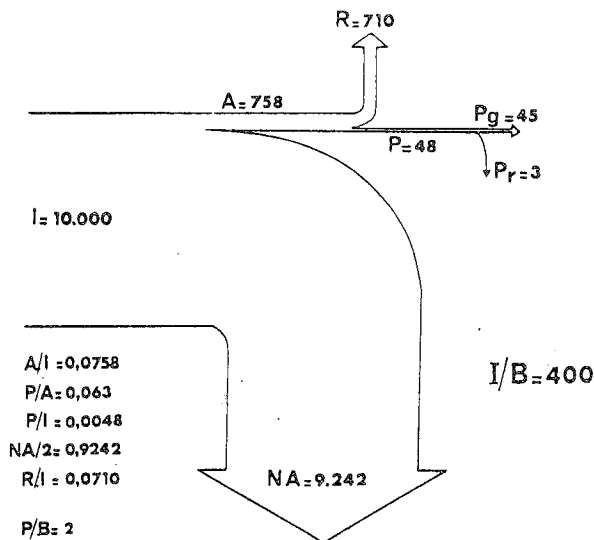


Fig. 5 - Bilan énergétique de la population du Ver de terre *Millsonia anomala* (d'après Lavelle, 1977 et 1978).

comme l'est aussi - et plus encore bien entendu - le taux de production écologique  $P/I$  ( $= 0.006$ ). Compte tenu de l'énorme prédominance de leur biomasse dans le peuplement hypogé de la savane, ces Oligochètes vont y jouer un rôle essentiel qui caractérise le fonctionnement de l'écosystème tout entier: malgré leur mauvais rendement écologique, leur production reste de loin la plus importante de tous les consommateurs primaires.

Ces divers résultats permettent de construire le schéma de la figure 6 qui indique tout à la fois la consommation et la minéralisation (par la respiration) de la matière végétale vivante par les herbivores et celle de la matière végétale morte par les animaux détritvires.

La comparaison avec le diagramme établi de la même façon dans le cas d'une savane sèche du Serengeti (Afrique orientale) fait bien ressortir l'originalité de la savane humide, avec un rôle prédominant des détritvires - saprophages et géophages - et un rôle minime des herbivores.

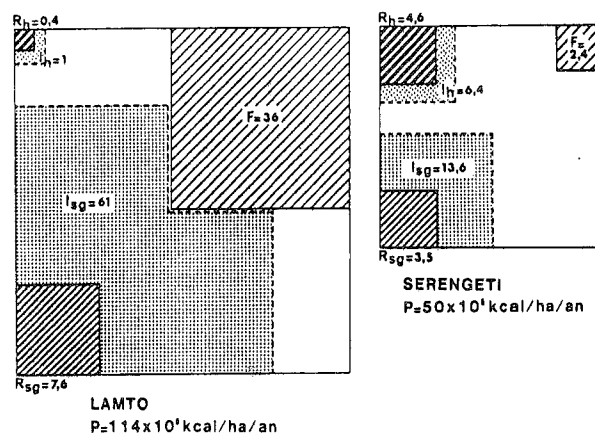


Fig. 6 - Comparaison des flux d'énergie dans les écosystèmes des savanes humides de Lamto et des savanes plus sèches du Serengeti. Parts de l'énergie produite respectivement consommées par le feu de brousse (F), ingérées (Ih) et minéralisées (Rh) par les herbivores, ingérées (Isg) et minéralisées (Rsg) par les détritvires saprophages et géophages.

#### 4. L'ACTION DU FEU

En raison de l'action relativement tardive des détritvovres et des décomposovres la matière végétale épigée tant qu'elle est éloignée du sol, n'est que peu consommée. Elle s'accumule donc progressivement au cours des mois de la saison des pluies de sorte que, lorsqu'arrive la saison sans pluies, une importante quantité d'herbes, qui vont sécher rapidement, deviennent un combustible prêt à s'enflammer.

De fait, la venue du feu est un phénomène pratiquement inéluctable dans les savanes et tout spécialement dans les savanes humides où la quantité de combustible, par suite d'une plus forte production, est bien plus considérable que dans les savanes plus sèches. Il y a là le paradoxe apparent que le feu soit d'autant plus destructeur que la savane est plus humide. De 8,5 t/ha/an dans la savane de Lamto où les précipitations annuelles sont de 1250 mm et où la production primaire atteint 28 t/ha/an, la part brûlée par le feu n'est de moins de 1 t/ha/an dans une savane du Serengeti où les pluies annuelles ne sont que de 600 mm et où la production n'est plus que de 12 t/ha/an.

Il faut d'ailleurs souligner que, en rapport avec une richesse plus grande des herbes dans les zones plus sèches, leur consommation par les herbivores est plus grande et que la fraction restante s'en trouve diminuée d'autant.

#### 5. LA DECOMPOSITION PAR LES MICROORGANISMES

La part des microorganismes dans la décomposition et donc la minéralisation de la matière organique ne peut pas être mesurée de la même façon que celle des animaux puisque la dynamique de leurs populations n'est pas accessible à l'observation. On a recours pour déterminer leur rôle dans les flux d'énergie, à l'étude de leur activité globale, mesurée par le dégagement de gaz carbonique dans le sol, milieu humide où se déroule la plus grande part de leur activité.

Il faut y ajouter la décomposition sur pied des feuilles mortes en milieu aérien, bien mise en évidence par l'analyse de la dynamique des populations de ces feuilles: même protégée des consommateurs, une feuille de Graminée ne persiste que 3 ou 4 mois au maximum en savane humide. Cette minéralisation sur place, due à des microorganismes épiphylls divers - bactéries, levures, champignons - fait disparaître de 2 ou 3 tonnes de matière organique par hectare et par an.

#### 6. LES NIVEAUX TROPHIQUES DE CARNIVORES

Les animaux herbivores et détritvovres ont transformé la matière végétale, aliment médiocre, en une matière riche en protéines que vont pouvoir consommer des animaux carnivores ou parasites, eux-mêmes à leur tour proies et hôtes d'autres prédateurs et parasites.

Comme dans le cas des herbivores, cette consommation a été déterminée à partir des effectifs des populations d'animaux carnivores et de leurs bilans énergétiques. Les principaux groupes concernés sont les Oiseaux Insectivores, les Musaraignes, les Reptiles et

les Amphibiens parmi les Vertébrés et, parmi les Invertébrés, les Araignées, les Mantes et surtout les Fourmis; les Mammifères Carnivores ne tiennent qu'une place insignifiante dans l'écosystème. Les biomasses respectives des divers groupes montrent la large prédominance des Araignées et surtout des Fourmis.

Chez tous ces carnivores, le taux d'assimilation A/I est très élevé, de l'ordre de 0.85. Le rendement écologique de production est lui aussi très élevé, puisqu'il atteint 0.35 chez les Araignées. Des valeurs du même ordre ont été mesurées chez les Mantes religieuses. Chez les Reptiles et les Amphibiens le rapport P/I reste encore supérieur à 0.10.

Les excréments ne représentent plus à ce niveau qu'une quantité négligeable, au contraire de ce qui se passait au niveau des consommateurs primaires et notamment des détritvovres.

En réalité, les carnivores ne constituent pas un niveau trophique unique mais une série de niveaux successifs  $C_2, C_3, C_4 \dots$ . Si l'on admet que le bilan énergétique y sont tous du même type, on peut remplacer le niveau unique par l'enchaînement des niveaux  $C_2, C_3, C_4$ .

La différence qui subsiste entre l'énergie ingérée par les carnivores  $C_1$  ( $P_{C_1} = 0.60$ ) de niveau  $C_2$  ( $I_{C_2} = 0.96$ ), anomalie curieuse, s'explique probablement par le fait qu'une partie de l'énergie de la fraction  $NA_{C_1}$ , c'est-à-dire des excréments des consommateurs primaires, après avoir été utilisée par des Bactéries, est transférée ensuite à des Protozoaires, consommateurs microscopiques qui n'ont pas été pris en compte dans les bilans et qui, comme une partie des Bactéries, sont à leur tour consommés par des organismes du niveau  $C_2$ .

#### 7. CONCLUSION

La croissance de Graminées sous un climat à précipitation élevées durant une saison en alternance avec une période de sécheresse rend presque inéluctable la destruction des herbes sèches par le feu; elle entraîne aussi une cascade de conséquences qui font l'originalité des écosystèmes de savane humide.

Les précipitations élevées déterminent dans les sols - ici ferrugineux tropicaux - un lessivage qui se traduit par une faible réserve en sels minéraux utiles mais elles permettent aussi une croissance rapide des herbes. Celles-ci ne peuvent être ainsi que pauvres en matières azotées et riches en cellulose. Devenues pratiquement incombustibles dès qu'elles ont atteint un certain développement, elles échappent ainsi à la consommation par les herbivores et, lorsque cessent les pluies, elles séchent et meurent sur pied. Cette importante quantité de combustible est presque inéluctablement la proie des flammes, soit que le feu provienne de la foudre, soit que, bien plus souvent, il soit dû à l'homme agissant volontairement ou non. Les cendres dispersées sur le sol faciliteront la repousse qui, dans les savanes humides, se fait très rapidement grâce aux rosées nocturnes et à l'humidité persistant dans le sol.

Le peuplement animal doit faire face tout à la fois à la pauvreté des herbes en protéines et au cycle saisonnier très marqué de la végétation, dont seules les racines restent un élément peu variable puisqu'elles échappent à la destruction par le feu. Ces deux difficultés conjointes maintiennent les effectifs des herbi-

vores longévives à un niveau très bas: les Ongulés sauvages comme le bétail domestique sont presque inexistantes et les gros Rongeurs comme les Aulacodes se nourrissent en grande partie de rhizomes. Parmi les herbivores à vie courte, certains - les Termites fourrageurs - vivent en société et accumulent des réserves dans leur nid. D'autres comme les petits Rongeurs et les Orthoptères ont un cycle de vie adapté au cycle des ressources et, pour les Insectes, un stade de résistance à la saison la plus défavorable. Tous n'en restent pas moins à des niveaux de population relativement bas car la quantité de protéines disponible dans les herbes est faible. Aussi la consommation des herbes vivantes apparaît-elle proportionnellement très faible par rapport à la production végétale: moins du centième! Les racines, en particulier, sont très peu utilisées. Il reste ainsi disponible une quantité importante de matière organique morte, épigée et plus encore endogée, dont la consommation va être l'oeuvre conjointe des microorganismes - Bactéries et Champignons - et des animaux détritiques et géophages.

La faible valeur nutritive, par manque de protéines, fait que les animaux détritiques des savanes humides ne peuvent utiliser les organes morts des plantes qu'en symbiose avec des microorganismes: c'est le cas des Termites dits "champignonnistes" qui consomment les feuilles mortes des Graminées. La pauvreté des herbes fait que cette catégorie trophique est relativement moins abondante que dans les savanes plus sèches.

Ce sont les microorganismes, favorisés par l'humidité,

qui vont intervenir en premier dans la décomposition de la matière organique, notamment de la cellulose et de la lignine des racines. Le sol, peu à peu enrichi en protéines par les corps des microorganismes, devient utilisable comme aliment par des animaux géophages - ou humivores - dont l'extrême abondance est tout à fait caractéristique des savanes humides. Parmi eux dominent les Termites humivores et les Vers de terre géophages, bien plus rares sinon absents dans les savanes sèches. Ces deux groupes représentent à eux seuls une part largement prépondérante de la consommation de la matière végétale par des animaux et constituent l'élément le plus représentatif - mais peu visible - du peuplement des savanes humides.

Cette place importante des animaux géophages et humivores est directement liée à celle, moins visible encore, qu'occupent les microorganismes décomposeurs, qui leur préparent en quelque sorte la nourriture. De fait, c'est par les microorganismes qu'est minéralisée la fraction de loin la plus grande de la matière organique de l'écosystème.

Il faut toutefois souligner aussi le rôle également fondamental que joue dans la minéralisation de la matière végétale le feu, qui détruit chaque année une part de la végétation épigée d'autant plus grande qu'il s'agit d'une savane plus humide: c'est en effet dans ces savanes humides que se rencontrent tout à la fois la production la plus élevée la destruction par le feu la plus forte et la consommation la plus faible par les herbivores (voir fig. 6).

