

QUELQUES RÉSULTATS SUR LES MÉTHODES D'ÉTUDES PHYTOÉCOLOGIQUES, LA STRUCTURE, LA DYNAMIQUE ET LA TYPOLOGIE DES PRAIRIES PERMANENTES (*)

L'OBJECTIF ESSENTIEL DU PROGRAMME DU C.E.P.E. L. EMBERGER EST L'ÉTUDE DES RELATIONS ENTRE LA VÉGÉTATION NATURELLE ET LE MILIEU. POUR SATISFAIRE PLEINEMENT cet objectif, les méthodes d'étude de ces relations doivent être sans cesse contrôlées, vérifiées et améliorées d'une manière très approfondie. C'est la raison pour laquelle, dès sa création, le C.E.P.E. L. Emberger s'est préoccupé des méthodes d'inventaire des formations herbacées (Long, 1957 ; Gounot, 1960 ; Galleja et *al.*, 1962). Mais c'est surtout à partir de 1963, à l'occasion de l'exécution d'un programme portant sur l'étude de la végétation des plateaux basaltiques de l'Ouest du Cantal, que se sont développés nos travaux sur la prairie permanente (1).

Les premiers inventaires effectués au cours des étés 1963 et 1964 permirent de prendre la mesure des problèmes posés par l'étude écologique des prairies au niveau régional. Des développements méthodologiques suivirent qui portèrent sur les points suivants :

- analyse phyto-écologique des prairies permanentes ;
- structure des communautés prairiales ;
- dynamique de la végétation ;
- typologie des herbages - applications pratiques.

* C.N.R.S., Centre d'études phytosociologiques et écologiques L. EMBERGER, Montpellier.

(1) Pour ne pas alourdir le texte on trouvera les références de ces travaux *in fine*. 71

I. Analyse phyto-écologique des prairies permanentes.

L'étude des prairies dans le cadre d'un inventaire régional comporte trois aspects :

- localisation des échantillons à étudier pour procéder à l'inventaire régional ;
- examen des conditions stationnelles à chaque emplacement retenu ;
- description du tapis végétal correspondant.

A) *Inventaire régional : détermination des échantillons à étudier.*

L'inventaire régional est effectué sur la base de relevés phyto-écologiques ; l'implantation de ces relevés est déterminée suivant un plan d'échantillonnage stratifié qui tient compte des facteurs connus *a priori* et considérés comme importants dans la région (par exemple : altitude, géomorphologie, nature lithologique de la roche mère, etc.).

B) *Examen des conditions stationnelles.*

Les premiers inventaires effectués dans plusieurs formations végétales de diverses régions de France et d'Afrique du Nord ont permis de réfléchir aux critères à prendre en considération et à la manière de les aborder. Ces réflexions ont été matérialisées par des propositions méthodologiques concrètes traduites dans un « Code écologique », accompagné d'un « Vade-mecum » pour le terrain et de divers types de formulaires d'inventaire (Godron *et al.*, 1968, 1969).

C) *Description du tapis végétal.*

Comme toute étude phytologique, la caractérisation du tapis végétal doit comporter deux aspects ; le premier porte sur le recensement de la *flore*, le second sur celui de la *végétation*.

1. *Recensement de la flore.*

On entend par *flore*, l'énumération de tous les taxons qui entrent dans la constitution du tapis végétal. Le procédé d'étude est très voisin de celui proposé par Braun-Blanquet pour la réalisation des inventaires phytosociologiques. Il consiste à dresser la liste des espèces dans une surface élémentaire

réduite, 0,25 m² en général dans les prairies, puis à rechercher les espèces nouvelles dans des surfaces croissantes dont l'aire double de l'une à l'autre (0,50 m², 1 m², 2 m², etc.). Ce procédé permet, d'une part d'obtenir plus facilement la liste floristique complète et, d'autre part, de dresser et d'étudier la courbe « aire-espèces » de chaque station prairiale étudiée.

L'examen de cette courbe permet de contrôler rapidement l'aire « optimale » (ou minimale) d'inventaire qui est de 4 m² dans les prairies des régions tempérées et l'homogénéité d'ensemble du tapis végétal examiné.

2. Analyse de la végétation.

La végétation est l'ensemble des plantes qui constituent le tapis végétal et dont un grand nombre peut appartenir au même taxon. Le principe adopté pour l'analyse de la végétation est d'estimer le volume que chacune des espèces occupe par des *mesures de fréquences* sous des points (méthode des points quadrats de Levy et Madden, 1933). Par souci de simplicité nous avons adopté, pour les mesures de fréquence, une technique simple dite du « double-mètre » dans les peuplements bas (inférieurs à 15 cm) ou de la « baïonnette » pour les peuplements plus élevés.

II. Comparaison des méthodes.

La technique d'observation évoquée précédemment fut comparée à plusieurs autres méthodes au moyen d'un dispositif complexe mis en place en 1965 dans une prairie du Cantal.

L'interprétation des nombreuses observations effectuées permet :

- de classer les différentes méthodes les unes par rapport aux autres en fonction de leur précision, de leur rapidité et de leur simplicité d'exécution. Par exemple, les résultats obtenus à partir des diverses méthodes s'écartent d'autant plus de ceux obtenus par la méthode des fréquences sous des points que l'unité échantillon est plus grande. Les écarts peuvent être exprimés par des relations d'inégalités. Des abaques ont pu être établis permettant dans une certaine mesure de comparer des résultats provenant d'observations effectuées par des méthodes différentes.
- d'évaluer le nombre d'échantillons et le temps nécessaire pour espérer recenser avec chaque méthode toutes les espèces de la prairie ;

- de mettre en évidence l'influence de l'hétérogénéité de la végétation et des observateurs sur les résultats ;
- de formuler quelques hypothèses sur les relations entre plusieurs paramètres structuraux de la prairie permanente (nombre d'espèces, recouvrement, biovolume aérien des organes végétaux, biomasse aérienne en place, etc.).

III. Structure des communautés prairiales.

A) Principaux paramètres phytologiques retenus.

L'analyse d'un grand nombre d'écosystèmes pastoraux à l'aide de points-quadrats a conduit à retenir les principaux paramètres structuraux suivants :

- *présence* : c'est l'observation d'une espèce dans une unité d'échantillonnage (par exemple sous un point) ;
- *contact* : c'est l'intersection d'un organe aérien, d'un individu ou d'un taxon avec une ligne de visée ;
- *fréquence centésimale d'une espèce (Fs)* : c'est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de présence et le nombre total de points observés. Elle constitue une « mesure » du recouvrement de l'espèce ;
- *contribution spécifique présence (C.S.P.)* : c'est le rapport exprimé en pourcentage entre la fréquence centésimale de cette espèce et la somme des fréquences centésimales de toutes les espèces ; elle traduit la participation de l'espèce en recouvrement de la surface du sol ;
- *contribution spécifique contact (C.S.C.)* : c'est le rapport exprimé en pourcentage entre le nombre de contacts de cette espèce et la somme des contacts de toutes les espèces ; elle traduit la participation de l'espace ou biovolume végétal aérien ;
- *contribution spécifique matière sèche (C.S.M.)* : c'est le rapport exprimé en pourcentage entre le poids de matière sèche de l'espèce et le poids total de matière sèche ; elle traduit la participation de l'espèce à la biomasse végétale aérienne ;
- *le rang d'une espèce* est le numéro d'ordre attribué à l'espèce en classant les N espèces observées selon leurs fréquences centésimales (ou leurs

C.S.P., ou C.S.C., ou C.S.M.) décroissantes. Le rapport entre le rang et le nombre d'espèces peut être exprimé en pourcentage.

B) *Relations entre les paramètres structuraux : lois d'organisation communautaires.*

Plusieurs lois d'organisation communautaires ou « lois d'habitat » ou « de fonctionnement » ont été pressenties à partir des relations entre les paramètres structuraux. Les travaux de Daget Ph., Poissonet J. et Poissonet P. (nombreuses références bibliographiques), ont permis de mettre en évidence les résultats fondamentaux suivants :

1. *Lois des distributions des fréquences centésimales* (ou C.S.P. ou C.S.C.).

a) *Peuplements en équilibre.*

Dans ce cas il y a liaison log-normale entre effectifs et fréquences (absolue, centésimales, C.S.P. ou C.S.C.).

b) *Peuplements en déséquilibre.*

On a montré qu'une modification de l'un des facteurs du milieu entraînait un déséquilibre structural se traduisant par la combinaison de deux courbes log-normales entre effectifs et fréquences ; ces deux courbes s'écartant d'autant plus l'une de l'autre que l'action perturbatrice du facteur est plus forte, la différence observée tendant à s'atténuer dans le temps à mesure qu'un nouvel équilibre s'établit.

2. *Lois de hiérarchie.*

A de très rares exceptions près, la hiérarchie des espèces, exprimée par leur rang, est la même, quel que soit le critère employé pour l'établir : présence, contact ou poids.

3. *Lois des contributions.*

Ils existe entre *recouvrement*, *biovolume*, *biomasse* et *hiérarchie* (CSP, CSC, CSM et rang), des relations d'inégalité qui permettent, en les prenant deux à deux, de dire que :

— 20 % des espèces de la communauté prairiale participent pour 10 % à la couverture du sol (relation : rang/CSP) ;

- 15 % des espèces constituent 85 % du biovolume et de la biomasse végétale aérienne (relation : rang/CSC et rang/CSM) ;
- à 45 % de participation au recouvrement du sol correspondent 55 % du biovolume et de la biomasse (relation CSP/CSC et CSP/CSM) ;
- les espèces participent de la même façon au biovolume et à la biomasse (relation CSC/CSM).

4. Remarques :

L'observation de ces lois n'est possible que si *toutes* les espèces d'une communauté végétale sont bien distinguées et qu'aucun regroupement de type pastoral par exemple n'a été effectué préalablement.

Ces lois peuvent être considérées comme très générales dans les prairies permanentes ; elles s'appliquent aux formations herbacées en général. En effet, elles ont été vérifiées dans les herbages du Cantal, de la Margeride, du Jura, de la Hollande, mais aussi dans les pelouses des Causses, les pelouses alpines, les steppes de hauts plateaux algériens et dans les savanes de Côte-d'Ivoire.

En conclusion, on peut remarquer que l'analyse phytocénologique des formations herbacées a permis de mettre en évidence une *structure caractéristique* très générale indépendante de la nature de la formation, de son biotope, de sa taille et de son niveau de production.

IV. Dynamique de la végétation.

Au printemps 1966, une série d'essais sur prairies permanentes répartis dans plusieurs régions de France (Mayenne, Cantal, Haute-Marne, Meurthe-et-Moselle et Savoie) a été mise en place.

Les protocoles furent établis dans le but de suivre l'évolution de la biomasse totale et du recouvrement de chaque espèce sous l'action de deux facteurs (date de coupe, fertilisation).

L'étude de la production de matière sèche et l'analyse de la vitesse de croissance ont été conduites par l'ITCF et l'INRA, alors que l'évolution du recouvrement des diverses espèces composant le tapis végétal a été suivie par le CEPE.

Les travaux de terrain ont eu lieu au début du printemps et de l'été (deux séries de mesure sur la végétation par an) ; les observations ont été faites pendant quatre ans.

Les résultats préliminaires (flore et biomasse) de l'un de ces essais furent présentés au Colloque de la Fédération Européenne des Herbages à Aberdeen, en 1968. L'ensemble des résultats et leurs interprétations ont fait l'objet en 1972 de la rédaction d'un volumineux rapport comprenant cinq fascicules analysant successivement : les conditions stationnelles, la production de matière sèche, le recouvrement des espèces, les contributions spécifiques, la valeur pastorale.

Les résultats principaux ont permis :

- de mettre en évidence l'effet année, l'effet saison, l'effet azote (80 unités/ha/an) et l'effet phosphore (100 unités/ha/an) sur les espèces productrices de matière sèche ;
- d'étudier l'influence des aléas climatiques ;
- de confirmer certains résultats obtenus sur la structure (peuplement en équilibre ou en déséquilibre).

V. Typologie des herbages, applications pratiques.

Les inventaires phyto-écologiques effectués au niveau régional entre 1963 et 1972 permirent de recueillir des observations sur la végétation qui, exploitées selon les principes de l'école de De Vries, aboutirent à une typologie agronomique des prairies permanentes étudiées dans le Cantal, la Margeride et le Jura.

C'est ainsi que chaque prairie a pu être caractérisée par un indice global, la valeur pastorale. Cet indice, confronté aux observations effectuées sur la charge animale réelle moyenne et ramenée à l'année, a permis de relier directement la composition floristique à la production secondaire. On peut en déduire pour chaque région étudiée, un spectre pastoral optimal ainsi qu'un indice optimal dont le rapport avec l'indice mesuré permet de caractériser l'intensité de l'action humaine sur l'aire étudiée (station écologique, parcelle agricole, exploitation rurale zone-test, etc.). Des applications à l'aménagement du territoire ont pu être proposées.

VI. Travaux en cours.

L'effort porte actuellement :

- sur la mise au point de méthodes automatiques d'exploitation des relevés phyto-écologiques qualitatifs et quantitatifs, pour la mise en évidence des relations entre les espèces et le milieu permettant, entre autre, de dresser le profil écologique des espèces indicatrices. Ces méthodes, perfectionnées par M. Godron et utilisées par M. Guillermin, sont actuellement appliquées aux relevés prairiaux effectués dans le Cantal, la Margeride, le Jura et les Causses ; les résultats obtenus permettront d'élaborer une typologie écologique des herbages.
- sur l'analyse et les variations structurelles présentées par la végétation des prairies dans l'espace et dans le temps ; ce travail est réalisé en liaison avec l'I.T.C.F. dans les essais évoqués précédemment, avec l'INRA dans les expériences mises en place sur les Causses (Larzac et Mejean), ainsi qu'avec plusieurs responsables de programmes P.B.I. (Programme Biologique International) axés sur l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes prairiaux.

Ph. DAGET et J. POISSONET,

*Centre d'Etudes phytosociologiques et écologiques L. EMBERGER,
C.N.R.S., Montpellier.*

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

- CALLEJA M., DAGNELIE P., GOUNOT M. (1962) : Etude statistique d'une pelouse à *Brachypodium ramosum*. *Bull. Serv. Carte Phytogeogr.* B, 7, 1 : 49-109 ; 7, 2 : 149-210.
- DAGET Ph. (1968) : Quelques remarques sur les distributions de fréquences spécifiques dans les phytocénoses. *Oecol. Plant.*, 3, 299-312.
- DAGET Ph. (1974) : Végétation structure in herbaceous formations — a case study — *Vegetatio*, sous presse.
- DAGET Ph., (1974) : Les prairies du Cantal, I. Valeur bromatologique. *Rev. Haute-Auvergne*, sous presse.
- DAGET-BERTOLETTI L. (1969) : *Présentation de cinq essais sur prairies permanentes*, I.T.C.F., Paris, 43 p.
- DAGET-BERTOLETTI L., et DAGET Ph. (1974) : Expressions empiriques de la sensibilité des espèces dans une prairie permanente soumise à des traitements comportant divers niveaux, *Fourrages* 57, 121-131.
- DAGET Ph., DELPECH R., POISSONET J., ROMANE F. : Approche méthodologique plus particulièrement appliquée aux prairies, in contribution de la phyto-écologie ou diagnostic des conditions hydriques des sols, *B.T.I.* 271-272 : 759-773.
- DAGET Ph., GODRON M., GUILLERM J.L. (1970) : Profils écologiques et informations mutuelles entre espèces et facteurs écologiques. Application à l'inventaire écologique des Hautes-Tatras (Tchécoslovaquie). *Comm. Assoc. Intern. Phytos.* ; 14^e symposium, Reinteln-sur-Weser, Allemagne, 121-149.

- DAGET Ph., POISSONET J. (1965) : *Contribution à l'étude des herbages des plateaux basaltiques de l'ouest du Cantal*. C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, document n° 16, 120 p. + annexes.
- DAGET Ph., POISSONET J. (1966) : *Etude phyto-écologique de la commune de Thoras* (Haute-Loire). C.N.R.S.-C.E.P.E., Montpellier, document n° 28, 620 p. en 5 fasc. + annexes.
- DAGET Ph., POISSONET J. (1970) : Distribution des fréquences spécifiques dans les phytocénoses herbacées en déséquilibre. *Com. V^e Col. Ecologie, Ecole Normale Supérieure, Paris, mars 1970*, 25 p.
- DAGET Ph., POISSONET J. (1971) : Principes d'une technique d'analyse quantitative de la végétation des formations herbacées. *Com. Sem. sur les méthodes d'inventaire des prairies permanentes. Montpellier, mars 1969*, C.N.R.S. - C.E.P.E., document n° 56 : 85-100.
- DAGET Ph., POISSONET J. (1971) : Mode d'appréciation du niveau d'intensité de l'utilisation des herbages. Quelques applications. *Com. Sem. sur les méthodes d'inventaire des prairies permanentes, Montpellier, mars 1969*, C.N.R.S. - C.E.P.E., document n° 56 : 115-129.
- DAGET Ph., POISSONET J. (1971) : Analyse phytologique des prairies, critères d'application. *Ann. Agron.*, 22,1 : 5-41.
- DAGET Ph., POISSONET J. (1971) : From the structure of végétation to its quality and productivity in pastures. *4th General meeting of the European Grassland Federation, Lausanne* : 156-162.
- DAGET Ph., POISSONET J. (1972) : Un procédé d'estimation de la valeur pastorale des pâturages. *Fourrages*, n° 49 : 31-39.
- DAGET Ph. et TRANCHEFORT J. (1974) : Une méthode globale d'analyse diachronique des populations complexes - application au peuplement végétal d'une prairie permanente. *Com. Coll. Int. Informatique et Environnement. Arlon, mai 74*, 25 p.
- GODRON M. (1968) : Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. Recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage. *Decol. Plant.* 3, 185-212.
- GODRON M. (1971) : Quelques aspects de l'hétérogénéité dans les formations herbacées du Cantal. *Com. Sem. sur les méthodes d'inventaires des prairies permanentes, Montpellier, mars 1969*, C.N.R.S. - C.E.P.E., document n° 56 : 101-114.
- GODRON M., DAGET Ph., EMBERGER L., LONG G., LE FLOCH E., POISSONET J., SAUVAGE Ch., WACQUANT J.M. (1968) : *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. C.N.R.S., Paris, 292 p.
- GODRON M., DAGET Ph., EMBERGER L., LONG G., LE FLOCH E., POISSONET J., SAUVAGE Ch., WACQUANT J.M. (1969) : *Vade-mecum pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. C.N.R.S. Paris, 170 p.

- GOUNOT M. (1960) : Méthodes d'études et d'inventaire de la végétation pastorale et prairiale. *Fourrages*, 4, 46-52.
- GOUNOT M. (1969) : *Méthodes d'étude de la végétation*, Lib. Masson, Paris, 314 p.
- GUILLERM J.L. (1969) : Calcul de l'information fournie par un profil écologique et valeur indicatrice des espèces. *Oecol. Plant.*, 6 : 209-225.
- HEDIN L., LEFEBRE J.M. (1951) : Les méthodes d'analyse botanique dans l'étude agronomique des prairies. *Ann. Amél. Pl.*, 376-407.
- I.T.C.F. - C.E.P.E. Collectif (1972) : *Variation de la production et de la composition botanique de cinq prairies permanentes*, I.T.C.F., Paris, 5 fascicules, 383 p.
- JACQUARD P., DAGET Ph., POISSONET J., LAROCHE G. (1968) : The expression of production potential and botanical composition of a dense herbaceous formation. *Hill land productivity, European grassland federation*, Aberdeen : 96-108.
- LAISSUS R., POISSONET J. (1971) : Quelques résultats des essais sur prairie permanente dans le « domaine expérimental du Vieux-Pin ». *Com. Sem. sur les méthodes d'inventaire des prairies permanentes, Montpellier, mars 1969*, C.N.R.S. - C.E.P.E., document n° 56 : 145-157.
- LEVY B., MADDEN E. (1933) : The point method of pasture analysis, *New-Zeal Jr. Agric.*, 46 : 267-279.
- LONG G. (1957) : Description d'une méthode linéaire pour l'étude de l'évolution de la végétation. *Bull. Serv. Carte Phytogeogr.*, B, 3 (2) : 107-128.
- LONG G., POISSONET P., POISSONET J., DAGET Ph., GODRON M. (1972) : Improved needle point frames for exact line transects. *Journal of range management* 25, 3 : 228-229.
- POISSONET J. (1968) : *Recherche sur une loi d'équilibre dans la composition floristique des formations herbacées denses*. C.N.R.S. - C.E.P.E., Montpellier, 18 p.
- POISSONET J., CESAR J. (1972) : Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à Palmier Ronier de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, Série B (écologie)*. TV. fasc. 1 : 577-601.
- POISSONET P., DAGET Ph., POISSONET J., LONG G. (1972) : Rapid point survey by bayonet blade. *Journal of range management*, 25, 7 : 313.
- POISSONET P., POISSONET J. (1969) : *Essai de comparaison de méthodes d'analyses phytosociologiques et agronomiques des formations herbacées denses permanente*. C.N.R.S. - C.E.P.E. Montpellier, document n° 50, 120 p.
- POISSONET P., POISSONET J., GODRON M., LONG G. (1972) : A comparison of sampling methods in dense herbaceous vegetation. *Journal of Range Management*, 25, 11 : 65-67.