

DOCUMENTS
du
LABORATOIRE D'ÉCOLOGIE VÉGÉTALE



La phytosociologie synusiale intégrée

Guide méthodologique

par

François Gillet

Document 1

Mars 2000

1ère édition mars 1994

4ème édition revue et corrigée

UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL — INSTITUT DE BOTANIQUE
Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie
Rue Émile-Argand 11 CH-2007 Neuchâtel

Document diffusé dans le cadre des formations suivantes :

Cours théorique et pratique de phytosociologie synusiale intégrée

Université de Neuchâtel (Suisse)
28-31 mars 1994

Responsables: François Gillet, Jean-Daniel Gallandat
(Université de Neuchâtel)

Séminaire de phytosociologie synusiale intégrée

Chambéry, Université de Savoie (France)
14-16 juin 1995

Organisateurs: Jean André, Sylvaine Camaret (Université de Savoie)
Intervenant: François Gillet (Université de Neuchâtel)

Master in analisi della vegetazione

Ancona, Università degli Studi di Ancona, Facoltà di Agraria (Italie)
15 avril 2000

Organisateurs: Edoardo Biondi (Università degli Studi di Ancona)
Intervenant: François Gillet (Université de Neuchâtel)

© Université de Neuchâtel, 2000. La diffusion est autorisée et encouragée dans la mesure où elle préserve l'intégralité du document. Toute modification, reproduction partielle ou utilisation à des fins de publication est soumise à l'autorisation préalable de l'auteur.

Sommaire

1.	Introduction	5
1.1.	Pourquoi un guide méthodologique ?	5
1.2.	Principes généraux de la méthode	5
1.3.	Approche synusiale et approche «classique»	8
2.	Le relevé de la végétation	9
2.1.	Le plan d'échantillonnage	9
2.1.1.	Principes généraux	9
2.1.2.	Les étapes de l'échantillonnage	10
2.2.	L'échantillonnage des synusies	11
2.2.1.	La délimitation des aires-échantillons	11
2.2.1.1.	L'individualisation des synusies	11
2.2.1.2.	Le choix de la date du relevé	14
2.2.1.3.	Les critères du choix de l'aire-échantillon	15
2.2.1.4.	La technique du relevé fragmenté	15
2.2.2.	La notion d'aire minimale	18
2.2.3.	Le relevé synusial	23
2.2.3.1.	La liste floristique	23
2.2.3.2.	Les indices d'abondance-dominance et d'agrégation	23
2.2.3.3.	Identification et localisation du relevé	26
2.3.	L'échantillonnage des phytocénoses	27
2.3.1.	La délimitation des aires-échantillons	27
2.3.2.	Le relevé phytocénotique	29
3.	Le traitement des relevés	31
3.1.	La typologie des synusies	31
3.1.1.	La définition des syntaxons élémentaires	31
3.1.1.1.	Principes généraux	31
3.1.1.2.	La technique du tri manuel des tableaux phytosociologiques	33
3.1.1.3.	Les techniques d'analyses multivariées	34
3.1.1.4.	Les propriétés statistiques d'un tableau phytosociologique homotone	37
3.1.2.	Les indices de biodiversité	42
3.1.3.	Caractérisation écologique des syntaxons élémentaires	43
3.1.3.1.	Renseignements déduits de la composition floristique	43
3.1.3.2.	Corrélations avec des variables indépendantes	45
3.1.3.3.	L'achèvement de la typologie	45
3.1.4.	Nomenclature des syntaxons élémentaires et délimitation des associations	46
3.1.5.	Classification hiérarchique des synusies	49

3.2.	La typologie des phytocénoses	49
3.2.1.	Définition des cœnotaxons élémentaires	50
3.2.2.	Nomenclature des cœnotaxons élémentaires et délimitation des cœnassociations	50
3.2.3.	Classification hiérarchique des phytocénoses	51
4.	La modélisation systémique de la végétation	52
4.1.	L'approche systémique en phytosociologie	52
4.1.1.	Principes généraux de l'approche systémique	52
4.1.1.1.	L'esprit de la démarche systémique	52
4.1.1.2.	Caractères généraux d'un système	53
4.1.2.	Composants et frontières des systèmes phytosociologiques	53
4.1.3.	Nature des relations entre composants des systèmes phytosociologiques ..	54
4.1.3.1.	Relations temporelles	54
4.1.3.2.	Relations spatiales	55
4.2.	Modélisation qualitative des systèmes phytocénologiques	56
4.2.1.	Le réseau systémique d'une phytocénose	56
4.2.2.	Les structures formelles	58
4.3.	Modélisation dynamique quantitative	59
4.3.1.	Principes généraux de la démarche prédictive	59
4.3.2.	Construction du modèle	60
4.3.3.	Simulation du comportement dynamique du modèle	62
4.3.4.	Validation du modèle	63
	Bibliographie	65

1. Introduction

1.1. Pourquoi un guide méthodologique ?

Le présent *Guide méthodologique* constitue un complément indispensable à la publication de GILLET, DE FOUCAULT et JULVE (1991), qui traitait sous une forme théorique de la définition des objets et des concepts de la *phytosociologie synusiale intégrée*. L'objectif est ici de proposer une méthodologie précise et opérationnelle afin de répondre au souhait souvent exprimé des étudiants et des praticiens.

L'essentiel du contenu de ce *Guide* est tiré des chapitres méthodologiques de la thèse de GILLET (1986b, non publiée), complétés et remaniés pour tenir compte de l'évolution des concepts et de l'expérience acquise depuis ce travail préliminaire, notamment dans le cadre des recherches sur les pâturages boisés. L'apport récent le plus important concerne les aspects systémiques, qui constituent désormais une composante fondamentale de la phytosociologie synusiale intégrée.

Le lecteur se référera aux deux références précédentes pour ce qui concerne les aspects théoriques, historiques et épistémologiques de la phytosociologie synusiale intégrée. Il gardera présent à l'esprit que le caractère figé d'un tel *Guide méthodologique* n'est dû qu'à un souci d'efficacité et d'homogénéité dans la démarche: sa réalisation suppose des choix, partiellement arbitraires mais toujours explicites, qui devront être remis en question au fur et à mesure du progrès des connaissances.

1.2. Principes généraux de la méthode

Les fondements de la démarche

La *méthode phytosociologique synusiale intégrée* est conçue à l'origine par ses auteurs (DE FOUCAULT, 1986; JULVE, 1986; GILLET, 1986a; GILLET *et al.*, 1991) comme un perfectionnement de la méthode *sigmatiste* classique de BRAUN-BLANQUET (1964). Elle est née de la convergence de différents impératifs d'ordre théorique:

- établir un parallélisme étroit entre les types de communautés végétales et

- les niveaux d'organisation de la végétation;
- homogénéiser et clarifier les concepts de base;
- promouvoir une approche systémique de la végétation en relation avec la dynamique des écosystèmes et son déterminisme écologique.

Deux principes fondamentaux la distinguent de la phytosociologie sigmatiste classique:

- les *communautés végétales élémentaires* sont situées au niveau d'organisation de la *synusie* (généralisation d'une conception synusiale de l'association végétale, découlant d'un affinement historique progressif des méthodes d'analyse de la végétation);
- les *complexes de végétation* (phytocénoses, teselas, catenas) sont décrits par *intégration* à partir de ce niveau de base (généralisation des méthodes de la phytosociologie paysagère ou symphytosociologie).

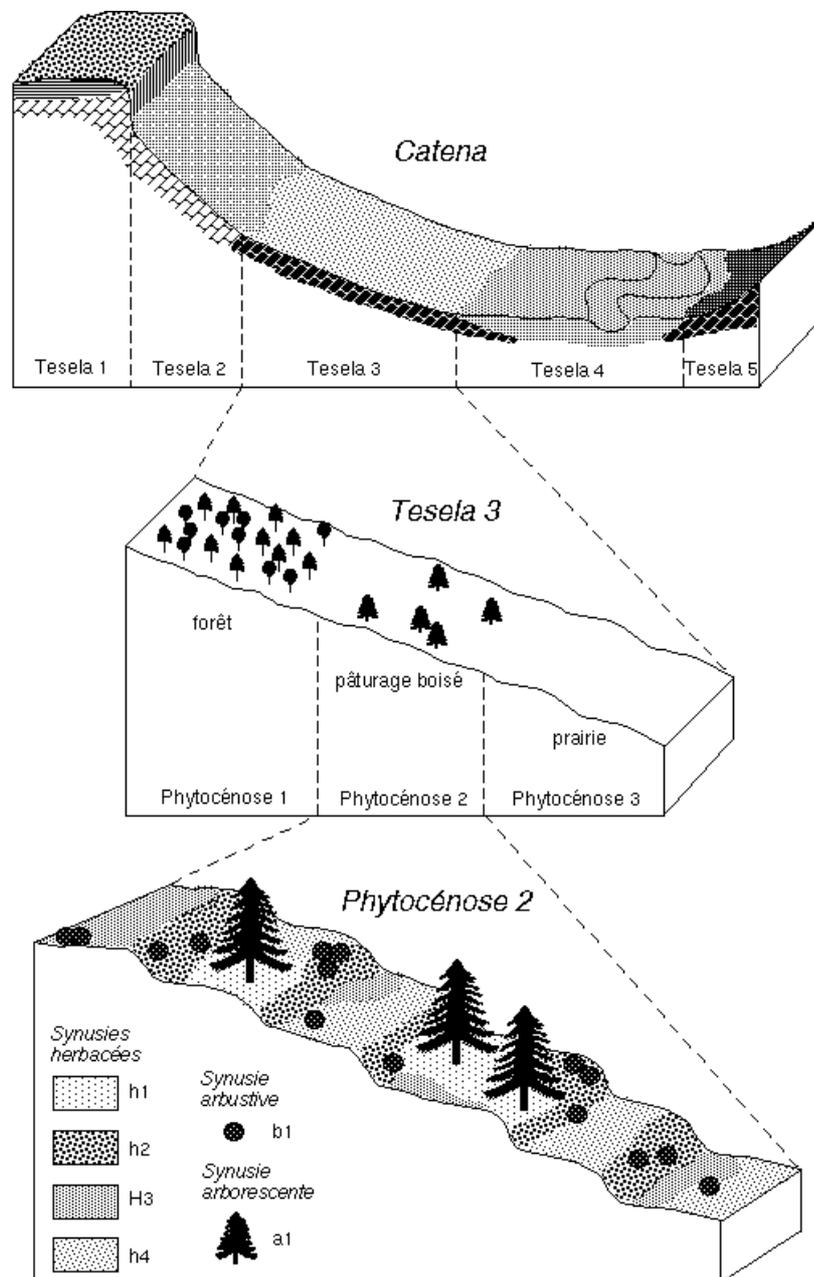


Fig. 1.1:
Les principaux niveaux
d'organisation de la
végétation, de la tesela à
la synusie.

Deux niveaux d'étude privilégiés

Parmi les niveaux d'organisation de la végétation (fig. 1.1), deux sont privilégiés, la *synusie* et la *phytocénose*. Il en découle une méthode de description de la végétation en deux étapes successives et analogues (fig. 1.2):

- la première étape, *synusiologique*, vise à décrire, classer et comprendre le déterminisme des synusies végétales;
- la deuxième étape, *phytocénologique*, vise à décrire, classer et comprendre le déterminisme des phytocénoses, considérées comme des complexes de synusies en interaction.

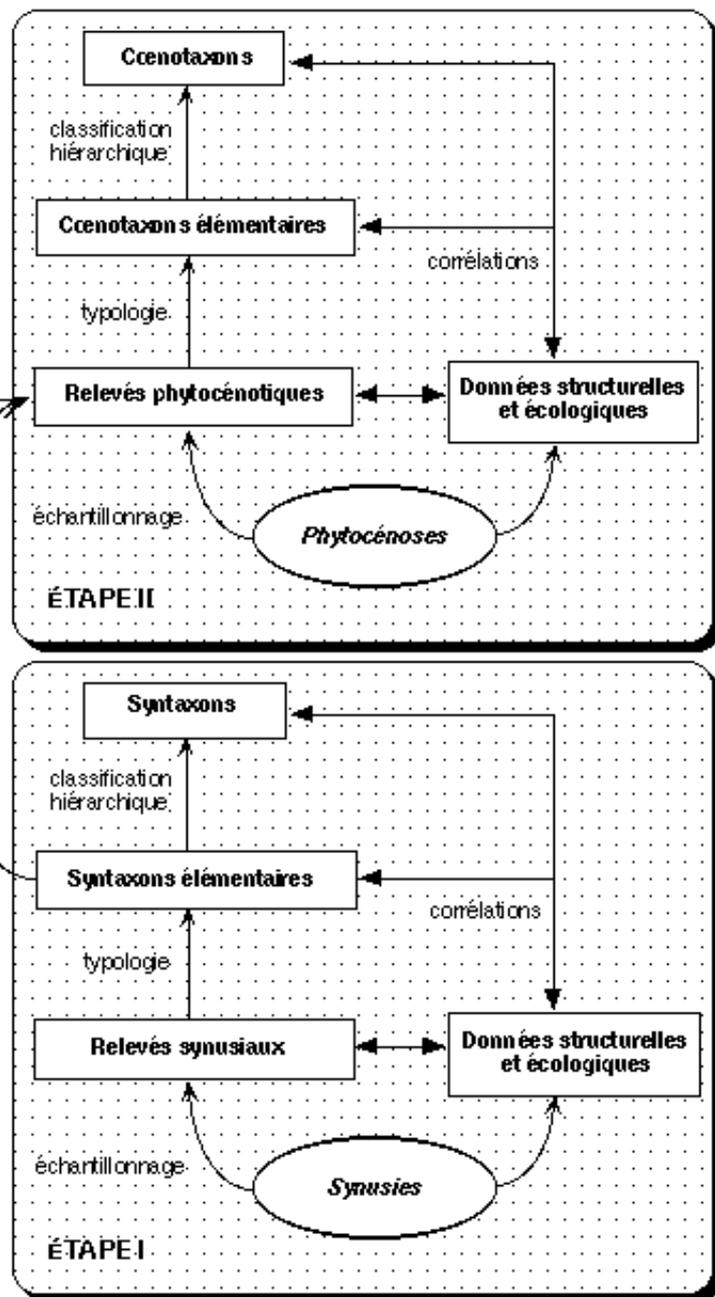


Fig. 1.2: Les deux étapes de la description des communautés végétales selon la phytosociologie synusiale intégrée.

Les niveaux supérieurs d'organisation sont appréhendés selon une démarche analogue à partir des niveaux de base.

Ces deux étapes visent à *décrire* la structure fine de la végétation dans le

but ultime d'*expliquer* l'organisation et le fonctionnement des systèmes phytocénétiques. Ce double aspect descriptif (lié à la diversité) et explicatif (lié aux processus écologiques) de la démarche ne peut être dissocié. Des outils spécifiques de modélisation dynamique, empruntés à la démarche systémique, inscrivent résolument la phytosociologie synusiale intégrée dans une perspective écologique.

1.3. *Approche synusiale et approche «classique»*

L'approche synusiale intégrée ne prétend pas concurrencer et remplacer l'approche sigmatiste. Elle apparaît de plus en plus comme un outil complémentaire aux autres méthodes d'analyse de la végétation et de modélisation écologique.

Malgré les critiques qui lui sont adressées par une part grandissante de la communauté scientifique, l'approche sigmatiste classique s'avère encore aujourd'hui très utile pour l'élaboration de classifications à l'échelle d'un pays (p.e. catalogue des stations forestières d'Ellenberg et Klötzli) ou d'un continent (p.e. classification européenne des habitats CORINE), qui doivent servir de cadre de référence pour des objectifs de conservation ou de gestion. Quand il s'agit de décrire et de classer des phytocénoses complexes, de rendre compte de leur organisation spatiale et temporelle, l'approche synusiale constitue une solution privilégiée.

Les constructions syntaxonomiques, qui constituent l'essentiel des préoccupations des phytosociologues classiques, ne peuvent plus prétendre évoluer asymptotiquement vers un syn- (saint?) système universel, stable et définitif (MUCINA, 1997). La coexistence de plusieurs systèmes de classification n'est pas sans poser de sérieux problèmes; des conventions de nomenclature seront proposées pour éviter toute ambiguïté.

2. *Le relevé de la végétation*

2.1. *Le plan d'échantillonnage*

2.1.1. *Principes généraux*

Dans le cadre d'une étude monographique régionale, il est souvent nécessaire de *stratifier* l'échantillonnage en sélectionnant à l'avance des sites représentant un échantillon aussi complet et équilibré que possible des différentes synusies et/ou phytocénoses de la dition, en fonction d'une série de critères liés à la problématique. Cette sélection est facilitée par l'élaboration préliminaire d'un *plan d'échantillonnage* dont le but est de préparer et d'orienter la campagne de terrain. Toutes les informations disponibles sur le sujet pourront être mises à profit pour la sélection des sites les plus intéressants, notamment en ce qui concerne leur diversité, leur bon état de conservation⁽¹⁾, leur représentativité ou leur originalité (cartes topographiques, géologiques, pédologiques, catalogues floristiques, comptes-rendus d'excursions botaniques, etc.).

Des *prospections préliminaires* sur le terrain seront utiles pour acquérir une vue d'ensemble de la diversité des situations. A l'intérieur de chaque région naturelle sélectionnée, il sera utile de préparer des itinéraires (transects) recoupant les différentes situations topographiques, mésoclimatiques et géologiques, de manière à traverser les différentes phytocénoses représentées localement.

Deux stratégies de stratification sont dès lors envisageables, en fonction de la problématique:

1. organiser l'échantillonnage de manière à obtenir un nombre de relevés à peu près équivalent pour chaque situation supposée déterminante;
2. respecter dans l'échantillonnage les proportions relatives de chaque situation.

La deuxième stratégie présente l'avantage d'être directement compatible avec les techniques de quadrillage systématique ou d'échantillonnage aléatoire, et d'éviter ainsi d'introduire un excès de subjectivité dans le choix

(1) quand l'étude porte sur des milieux non ou peu anthropisés

des stations; elle présente cependant l'inconvénient de favoriser les situations les plus fréquentes par rapport aux plus rares, ces dernières risquant de se voir sous-échantillonnées, voire ignorées. La première stratégie (*échantillonnage préférentiel stratifié*) est plus délicate à mettre en œuvre; elle nécessite des choix selon des critères qui doivent toujours être clairement explicités; en revanche, si elle est bien menée, elle permettra ultérieurement de disposer d'un nombre optimum de relevés pour définir chaque type de synusie ou de phytocénose. Dans la plupart des cas, cette première stratégie sera donc préférée à la deuxième.

2.1.2. *Les étapes de l'échantillonnage*

Le principe de l'approche synusiale intégrée suppose théoriquement *deux étapes successives* dans le relevé de la végétation:

1. une étape d'échantillonnage et de description des *synusies*, indépendamment de leur situation dans les phytocénoses, débouchant sur une typologie des synusies de la dition;
2. une étape d'échantillonnage et de description des *phytocénoses*, utilisant les résultats de la typologie préalable des synusies et débouchant elle-même sur une typologie régionale des phytocénoses.

Perception globale préalable des phytocénoses

Dans la pratique, il est préférable de ne pas dissocier complètement ces deux étapes et d'adopter une progression plutôt "spirale" que linéaire: on commencera par appréhender la diversité des phytocénoses dans le complexe paysager, puis l'organisation synusiale de chacune d'elles (cf. § 2.2.1.1), avant de passer à leur description précise par les relevés phytosociologiques. En effet, la perception des synusies est facilitée par la prise en compte de leur situation au sein des phytocénoses.

Concrètement, chaque phytocénose sera d'abord décrite sur le terrain par une liste provisoire des synusies. Dans ce *relevé phytocénologique provisoire*, chaque synusie sera identifiée par un code (du type *A1, h4...*) ainsi que par quelques espèces-repère et sera affectée d'indices d'abondance-dominance et d'agrégation. Ce relevé sera si possible complété lors d'observations ultérieures et progressivement amélioré pour aboutir au relevé phytocénologique définitif quand chaque synusie aura été identifiée à un syntaxon élémentaire (à l'issue de la typologie des synusies).

Description précise des synusies

À partir du moment où les synusies sont distinguées les unes des autres et où leur situation dans la phytocénose est clairement délimitée, c'est-à-dire immédiatement après ce premier relevé phytocénologique provisoire, il est possible de relever séparément un certain nombre d'entre elles. Dans les cas favorables, et bien qu'il ne soit nullement indispensable de situer les synusies étudiées à l'intérieur de phytocénoses bien délimitées, on s'efforcera de relever toutes les synusies non fragmentaires de chaque phytocénose décrite, ceci pour faciliter l'étape ultérieure phytocénologique. Il n'est cependant pas obligatoire ni souhaitable d'effectuer tous ces relevés synusiaux le même jour ! Il faut en effet tenir compte des décalages phénologiques

**Description
précise des
phytocénoses**

dans le développement des synusies. Il est donc souvent plus judicieux de prévoir des campagnes de terrain spécialisées dans certains types de synusies: par exemple, il sera profitable d'étudier spécifiquement les communautés bryophytiques en hiver, les synusies herbacées vernaies au printemps, etc. Cette stratégie présente l'avantage d'adapter le plan d'échantillonnage aux particularités locales ou saisonnières des stations étudiées.

Dès que l'on dispose d'une typologie bien établie des synusies (concrétisée par une clé de détermination à base floristico-écologique), il devient envisageable d'effectuer directement des relevés phytocénotiques (sub-) définitifs, sans passer par de nouveaux relevés synusiaux. On optimise ainsi le temps de description, tout en testant la validité du catalogue des syntaxons élémentaires. Dès le moindre doute concernant l'identification d'une synusie, la prudence oblige à en effectuer un relevé synusial qui permettra, après analyse, le rattachement à une unité connue, voire la définition d'une nouvelle unité (affinement de la typologie). Étant donné qu'un relevé de phytocénose doit inclure tous les aspects saisonniers et temporaires, il est nécessaire de prévoir un échantillonnage échelonné dans le temps; dans les régions tempérées, trois observations dans l'année (une au début du printemps, une au début de l'été, et une autre en automne) suffiront généralement pour mettre en évidence les phénophases d'une phytocénose spatialement délimitée. A l'intérieur de certains sites sélectionnés, quelques transects linéaires orientés pourront être effectués, dans le but de repérer précisément les discontinuités entre phytocénoses (GILLET, 1986a, 1986b, 1988).

2.2.***L'échantillonnage des synusies***

Les relevés synusiaux sont effectués selon le modèle de la phytosociologie classique (relevés floristiques), mais:

- à l'intérieur d'une même strate de végétation (repérée par les végétaux adultes de l'"ensemble du présent"), pour que l'espace vital des organismes constitutifs soit comparable;
- à un instant donné, pendant l'optimum de développement de la synusie considérée;
- le plus souvent, il faut réunir plusieurs fragments pour atteindre l'aire minimale, adaptée à la taille des organismes constitutifs.

2.2.1.***La délimitation des aires-échantillons***

Le travail d'échantillonnage sur le terrain commence par un inventaire préliminaire des différentes synusies végétales observables dans la station sélectionnée, celles-ci étant le plus souvent fragmentées à l'intérieur des phytocénoses.

2.2.1.1. *L'individualisation des synusies*

La discrimination des synusies s'appuie essentiellement sur des critères

**Les critères
d'individualisation**

structurels biologiques (types morphologiques végétatifs, formes biologiques, espace vital, stratification verticale, phénologie) *et écologiques* (microtopographie, nature du substratum géologique et pédologique, microclimat) que l'on met empiriquement *en corrélation avec des variations répétitives de la composition floristique*.

Les grandes catégories de synusies

La première discrimination, d'ordre biologique, concerne les *quatre grandes catégories fondamentales de synusies végétales: arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales*. Ces catégories de synusies seront considérées dans les traitements ultérieurs (analyses multivariées, réseaux systémiques) comme des ensembles nettement distincts.

Leur définition fait intervenir l'*espace vital* et donc la taille des végétaux, mais s'appuie aussi sur les *types biologiques* et les *groupes taxonomiques*: une *synusie arborescente* se définit par un peuplement exclusivement mégaphanérophytique et macrophanérophytique (végétaux ligneux de plus de 8 m de hauteur), une *synusie arbustive* par une composition exclusivement nanophanérophytique et microphanérophytique (végétaux ligneux de plus de 40 cm et de moins de 8 m de hauteur), une *synusie herbacée* par un peuplement d'hémicryptophytes, de géophytes, de thérophytes, de chamæphytes et/ou d'hydrophytes, une *synusie muscinale* (ou *bryolichénique*) par un peuplement de Bryophytes et/ou de Lichens. Chacune de ces catégories est composée d'idiotaxons élémentaires ou écophènes particuliers; ainsi, les stades de développement méga-macrophanérophytique (p.e. *Fagus sylvatica A*), nano-microphanérophytique (p.e. *Fagus sylvatica B*) et chamæphytique (p.e. *Fagus sylvatica H*) d'une même essence arborescente sont autant d'écophènes distincts appartenant essentiellement à une catégorie donnée, respectivement arborescente, arbustive et herbacée. Le cas des ronces (*Rubus fruticosus* aggr.) est un peu particulier: considérées tantôt comme des nanophanérophytes (LANDOLT, 1977), des hémicryptophytes ou des chamæphytes, elles peuvent participer aux synusies herbacées hautes (friches, ourlets hauts), dans la mesure où leur taille et leur phénologie est comparable.

Strates et ensembles structurels

Bien que la dénomination de ces catégories rappelle le découpage en *strates*, il convient de ne pas les confondre avec celles-ci. La *stratification* correspond à la structure verticale, *i.e.* à l'étagement des organes végétatifs aériens (feuilles) et souterrains (racines) des végétaux d'une phytocénose. Les strates ne concernent pas seulement les végétaux enracinés dans le sol: en milieu terrestre, les communautés épiphytiques (synusies muscinales, herbacées, arbustives ou même arborescentes dans les forêts intertropicales humides !) s'organisent en horizons superposés à déterminisme essentiellement microclimatique (LIPPMAA, 1935); en milieu aquatique, les strates nageantes et flottantes (synusies herbacées d'hydrophytes) sont partiellement indépendantes du fond. En dehors des communautés épiphytiques et aquatiques, il existe un lien évident entre les catégories de synusies et la stratification aérienne: les synusies arborescentes sont les constituants de la strate arborescente, tout comme les synusies arbustives constituent la strate

(1) La notion d'*ensemble structurel*, due à OLDEMAN (1974), désigne un compartiment architectural constitué d'un ensemble de végétaux vivants adultes de hauteur déterminée, formant un niveau privilégié d'occupation de l'espace dans une phytocénose pluristratifiée; les ensembles structurels sont *discontinus* et se superposent selon une échelle de hauteur logarithmique, à la différence des *strates* qui incluent les éléments de l'ensemble de l'avenir (jeunes arbres en croissance) et du passé (individus moribonds ou bloqués dans leur croissance), et qui pour cette raison peuvent présenter un aspect continu.

arbustive, les synusies herbacées la strate herbacée, et les synusies muscinales la strate muscinale.

Une synusie regroupant des organismes d'espace vital comparable, elle ne peut se développer qu'à l'intérieur d'une même strate de végétation, repérée par un *ensemble structurel*⁽¹⁾ particulier. Dans les phytocénoses terrestres (les synusies épiphytiques constituant un cas particulier), il est possible de s'aider d'un découpage indicatif en fonction des niveaux de hauteur atteints par l'appareil aérien. Pour les forêts tempérées, on distingue ainsi classiquement quatre *strates* principales (arborescente [A], arbustive [B], herbacée [H] et muscinale [M]), chacune correspondant à une catégorie de synusies et pouvant être subdivisée en deux *sous-strates* haute et basse (fig. 2.1). Le nombre de sous-strates peut être plus élevé, notamment dans les forêts tropicales humides (voire certaines forêts tempérées primaires en milieu alluvial).

Il est parfois délicat de délimiter les strates, dont les discontinuités peuvent être masquées par les éléments de "l'ensemble de l'avenir"; pour déterminer

Sous-strate (ensemble structurel)	Symbole	Hauteur optimale indicative	Hauteur minimale indicative	Hauteur maximale indicative
Arborescente haute	A	25 m	18 m	35 m
Arborescente basse	a	14 m	8 m	18 m
Arbustive haute	B	4 m	2 m	8 m
Arbustive basse	b	1 m	0.5 m	2 m
Herbacée haute	H	50 cm	30 cm	100 cm
Herbacée basse	h	10 cm	2 cm	30 cm
Muscinale haute	M	20 mm	10 mm	40 mm
Muscinale basse	m	5 mm	2 mm	10 mm

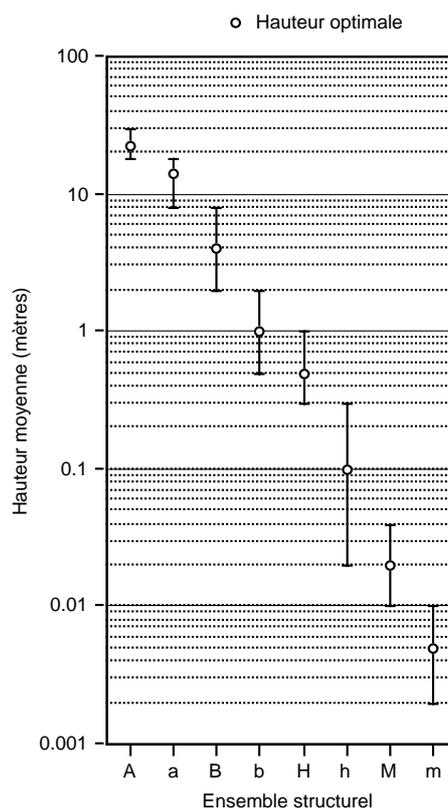


Fig. 2.1: Echelles de hauteur indicatives des ensembles structurels en forêt tempérée.

le nombre et la hauteur des strates et sous-strates, on s'appuie en priorité sur les espèces ayant atteint leur développement optimal (éléments de "l'ensemble du présent" selon OLDEMAN, 1974). Il peut toutefois se produire qu'une sous-strate donnée ne soit constituée que d'éléments de l'ensemble de l'avenir (cas assez fréquent par exemple dans des sous-bois arbustifs clairsemés); il convient alors de juger si cette sous-strate apparente ne constitue que le niveau inférieur d'un ensemble structurel plus élevé de même composition floristique, ou si elle mérite d'être individualisée en raison de son originalité floristique.

Les *strates* et *sous-strates* ne sont que des subdivisions structurelles et floristiques d'une phytocénose; leur délimi-

tation est moins rigoureuse que celle des catégories de synusies; les sous-strates, en particulier, ne sont pas toujours nettement distinctes et dans ce cas on peut choisir de les réunir dans une même synusie.

Les valeurs numériques qui apparaissent dans le tableau de la fig. 2.1 n'ont qu'une valeur indicative; elles sont basées sur des hauteurs observées dans les forêts et pâturages boisés du Jura. Il ne s'agit pas de plaquer une échelle *a priori* sur la végétation à décrire, mais de rendre compte de l'organisation architecturale verticale de la végétation observée. Dans cette optique, le nombre de strates dépend moins de la hauteur absolue de la végétation que du degré de différenciation synusiale de la phytocénose (développement de la structure verticale). Certaines strates peuvent manquer, être confondues, ou atteindre une hauteur inhabituelle (plus réduite en altitude ou sur des sols superficiels par exemple). Ces observations sont d'une importance capitale d'un point de vue écologique et leur prise en compte constitue l'un des points forts de l'approche synusiale intégrée.

La structure horizontale

À l'intérieur de chaque strate ou sous-strate ainsi reconnue, il convient de distinguer les éléments de la *mosaïque* (structure horizontale), en sachant que le grain de celle-ci est habituellement d'autant plus fin et la diversité en synusies d'autant plus grande que la taille des végétaux est petite. À ce stade de l'analyse, il convient de prêter particulièrement attention à l'hétérogénéité des microbiotopes (buttes et dépressions, rochers affleurants, petites clairières, etc.), en fonction de l'échelle de perception écologique des catégories de synusies.

Dans les phytocénoses climaciques, il faut remarquer que les phénomènes de stratification et de mosaïque sont intimement liés pour aboutir à un optimum d'occupation de l'espace. On distingue ainsi, à l'intérieur d'une forêt par exemple, des synusies arborescentes et arbustives (hautes et basses), des synusies herbacées (basses de sous-bois, rochers, ou hautes d'ourlets internes, de coupes...), des synusies muscinales épigéiques, épilithiques, épiphytiques, saprolognicoles. Chacune de ces synusies pourra faire l'objet d'un relevé synusial distinct.

À l'étage alpin, la structure verticale est très réduite alors que la structure horizontale des phytocénoses peut être très complexe. Il convient de décoriquer minutieusement les mosaïques fines de synusies herbacées et muscinales.

Ce découpage préliminaire des phytocénoses en synusies est parfois délicat, surtout pour le débutant; il constitue néanmoins une étape déterminante du travail d'échantillonnage, qu'il ne faut en aucun cas négliger.

2.2.1.2. Le choix de la date du relevé

Un relevé synusial doit être situé précisément dans le temps: il devrait toujours être effectué au moment de l'année où la synusie est à l'optimum de son développement. Il faut éviter de compléter le relevé, effectué à une date précise, à partir de nouvelles observations faites à une autre saison: outre la perte totale de signification de la date et des indices d'abondance-dominance, une telle pratique peut aboutir à donner une image totalement

artificielle de la synusie, rassemblant des espèces qui peuvent très bien ne jamais se rencontrer ensemble au même moment, et se développer dans des conditions écologiques (abiotiques et biotiques) radicalement différentes. Si la période optimale n'est pas connue ou si l'on suppose une alternance de *phénophases*⁽¹⁾, il est toujours possible d'effectuer *plusieurs* relevés sur la même aire-échantillon à des dates différentes (par exemple au printemps et à la fin de l'été).

2.2.1.3. Les critères du choix de l'aire-échantillon

Une fois les synusies clairement individualisées les unes par rapport aux autres sur le terrain, il convient de sélectionner, parmi celles qui concernent les objectifs de l'étude, celles qui sont relevables à l'endroit et au moment où sont faites les observations. En effet, on évitera le plus possible de relever des *communautés fragmentaires* pour des raisons spatiales (surfaces trop faibles) ou temporelles (période trop éloignée de leur optimum de développement saisonnier). Les relevés fragmentaires, qui ne contiennent chacun qu'une partie très limitée du cortège floristique habituel de la communauté considérée, contribueraient immanquablement à faire chuter l'homoténeté des tableaux phytosociologiques et à augmenter le nombre minimum nécessaire de relevés; d'autre part, la comparaison ultérieure de relevés "complets" et de relevés fragmentaires ne manquerait pas de poser de sérieux problèmes d'interprétation.

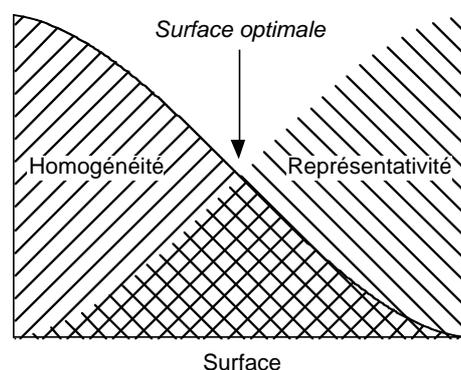
Il faut ensuite choisir soigneusement les emplacements (aires-échantillons) où seront exécutés les relevés floristiques à l'intérieur de chacune d'elles. La surface de végétation inventoriée doit obligatoirement répondre à une double exigence d'*homogénéité* (floristique et écologique) et de *représentativité* (fig. 2.2): elle doit être assez grande pour satisfaire à la seconde exigence (une surface trop petite rendrait le relevé fragmentaire), mais suffisamment restreinte pour répondre à la première (une surface trop

grande risque de contenir une proportion trop importante d'espèces des synusies avoisinantes, par introgression topographique).

On évitera le plus possible les zones de contact et de transition, en situant si possible chaque surface inventoriée dans la partie centrale du fragment de synusie. On recherchera en priorité les situations extrêmes et bien tranchées.

Homogénéité et représentativité

Fig. 2.2:
Relations théoriques
entre la surface du
relevé, l'homogénéité et
la représentativité de
l'aire-échantillon.



2.2.1.4. La technique du relevé fragmenté

Si chacune des surfaces connexes d'une même synusie s'avère *fragmentaire*, *i.e.* ne renferme qu'une faible proportion des espèces de la communauté considérée, il sera nécessaire de regrouper plusieurs fragments spatialement distincts dans un même relevé. Cette technique du *relevé*

(1) *Phénophases*: synusies de même catégorie mais de types différents se succédant au cours d'un cycle annuel.

Aire-échantillon et surface de végétation

fragmenté (ou “en mosaïque”) sera requise dans tous les cas — fort fréquents ! — où le grain de la mosaïque n’est que de peu supérieur à l’espace vital des organismes de la synusie.

Il est habituel en phytosociologie de préciser la *surface* des relevés. Plusieurs difficultés pourraient pourtant affaiblir l’importance attachée à cette indication. La première est que la synusie végétale se développant dans un volume plutôt que sur une surface, la projection dans un plan de la végétation ne permet pas de rendre compte de son encombrement (directement lié à la biomasse) ni de sa compartimentation verticale (stratification). La deuxième est que cette surface est difficilement mesurable dans le cas d’un relevé fragmenté, quand la synusie est éclatée en nombreuses taches aux contours irréguliers. Enfin la troisième est que, en toute rigueur, l’indication de la surface totale du relevé ne suffit pas pour établir *a priori* ou *a posteriori* si l’aire minimale (limite du relevé fragmentaire) est atteinte ou si l’aire maximale (limite du relevé hétérogène) est dépassée: l’expé-

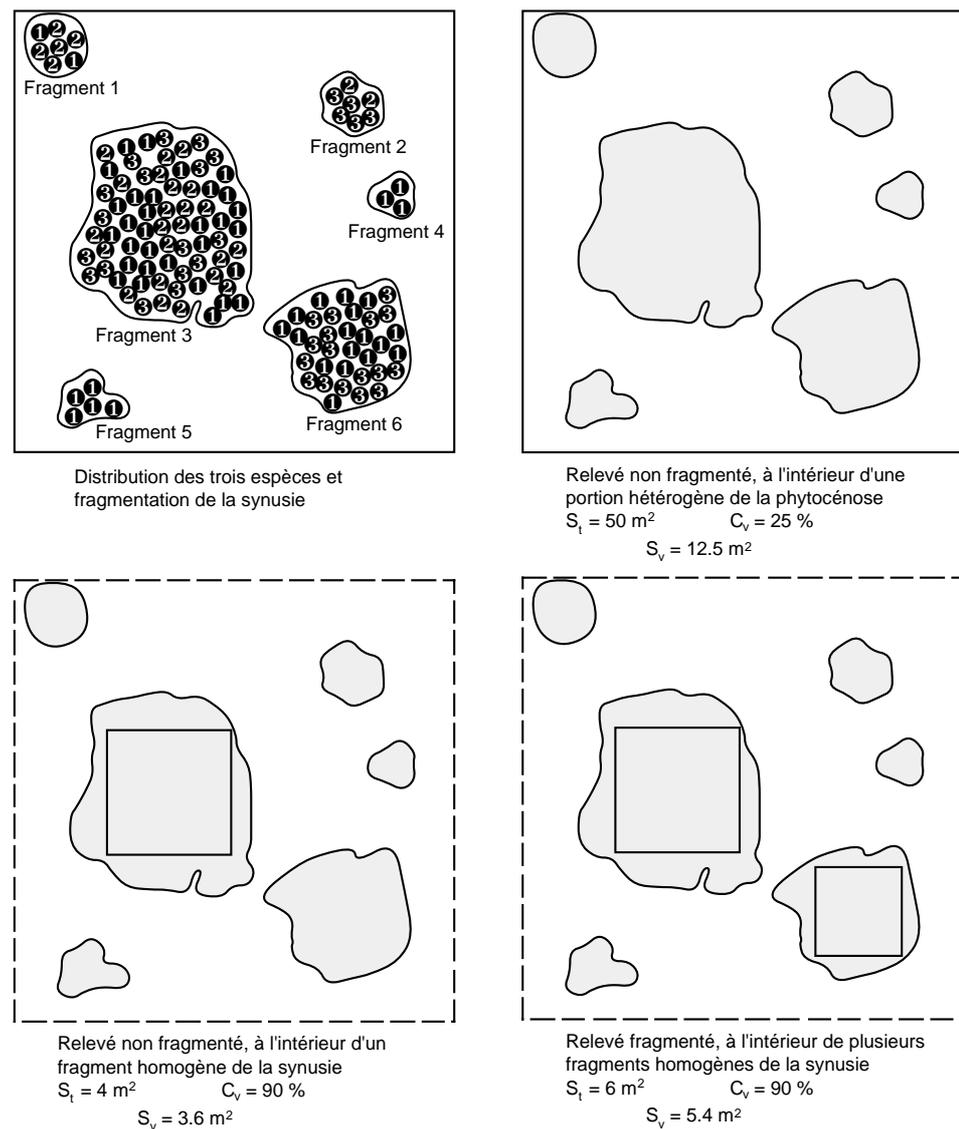


Fig. 2.3:
Délimitation de l'aire-
échantillon pour le
relevé d'une synusie
fragmentée.

Trois techniques de relevé

rience montre qu'un même type de synusie peut présenter une aire minimale empirique très variable selon le taux de recouvrement et la sociabilité de certaines espèces.

Ces difficultés peuvent être en grande partie contournées si l'on distingue la surface totale du relevé (S_t) de la surface effectivement recouverte par la végétation (S_v); c'est cette dernière, et non la première, qui est directement liée à l'aire minimale et à la biomasse pour un type de synusie donné ! Un moyen simple d'évaluer la surface de végétation S_v est de la calculer à partir de la surface totale du relevé S_t et du pourcentage de recouvrement de la végétation sur cette surface C_v :

$$S_v = \frac{S_t \times C_v}{100}$$

Ces deux indications complémentaires peuvent être obtenues selon les cas à partir de trois méthodes (fig. 2.3):

- Une *première méthode* (fig. 2.3, en haut à droite) s'applique de préférence à des synusies très fortement fragmentées (indice d'agrégation 1 ou 2), pour lesquelles chaque fragment isole un ou quelques individus seulement (pelouses à thérophytes, synusies arbustives de sous-bois, par exemple). Dans ce cas, on effectue un *relevé non fragmenté* dans un vaste quadrilatère englobant une portion *hétérogène* de la phytocénose (qui peut être une mosaïque de plusieurs synusies); S_t est la surface du quadrilatère et C_v le recouvrement moyen des végétaux de la synusie considérée (en faisant abstraction des autres synusies⁽¹⁾ !) dans cette surface.
- La *deuxième méthode* (fig. 2.3, en bas à gauche) s'applique à des synusies peu fragmentées (indice d'agrégation 4 ou 5), à large développement spatial, pour lesquelles l'aire-échantillon peut se réduire à un unique quadrilatère. Dans ce cas (idéal mais assez rarement réalisé), on choisit d'effectuer un *relevé non fragmenté* sur une portion homogène de la synusie, en évitant les zones de contact avec les synusies adjacentes; S_t est la surface du quadrilatère et C_v le recouvrement moyen des végétaux de la synusie dans cette surface.
- La *troisième méthode* (fig. 2.3, en bas à droite) concerne des synusies fragmentées en taches plus ou moins régulières et bien délimitées (indice d'agrégation 3 ou 4). Dans ce cas, où aucune tache ne possède une surface suffisante pour atteindre l'aire minimale, il est préférable de faire un *relevé fragmenté*, en additionnant les surfaces de plusieurs fragments homogènes de la synusie pour obtenir S_t et en évaluant le recouvrement moyen C_v de la synusie sur l'ensemble des fragments relevés.

(1) Notons que dans le cas d'une synusie herbacée très fragmentée, la *surface du relevé* peut inclure non seulement des synusies muscinales, arbustives ou arborescentes superposées par stratification, mais aussi des fragments d'autres synusies herbacées en mosaïque; en toute logique, le relevé synusial fait totalement abstraction de ces éléments.

Rappelons que seule la deuxième méthode est appliquée dans le cadre d'une application rigoureuse du relevé phytosociologique de BRAUN-BLANQUET. Cependant, les deux autres méthodes sont pratiquées plus ou moins explicitement depuis longtemps par les phytosociologues habitués à une analyse fine du tapis végétal; elles ne sont donc pas nouvelles, mais elles

se trouvent ici légitimées par le modèle d'une végétation en mosaïque.

2.2.2. *La notion d'aire minimale*

La notion d'*aire minimale*, que l'on présente volontiers comme une donnée objective et opérationnelle, s'avère elle-même moins évidente qu'il n'y paraît. Selon la définition originelle, l'aire minimale est « *l'espace minimum [que demande un individu d'association] pour acquérir le développement auquel correspond l'ensemble spécifique normal* » (BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD, 1928). Un relevé ne sera considéré comme représentatif de l'individu d'association étudié que s'il est effectué sur une surface au moins supérieure à l'aire minimale. Bien que cette technique soit en fait très rarement utilisée, on définit classiquement l'aire minimale d'un individu d'association à partir de la *courbe aire-espèces* (courbe d'accroissement du nombre d'espèces en fonction de la surface, que l'on augmente par doublements successifs de placettes imbriquées, cf. GOUNOT, 1969, p. 31). On détermine alors l'aire minimale qualitative comme abscisse

Fig. 2.4A:
Courbe aire-espèces d'une
synusie herbacée de sous-
bois; échelle linéaire de
0 à 32 m²; régression
logarithmique des données
complètes.

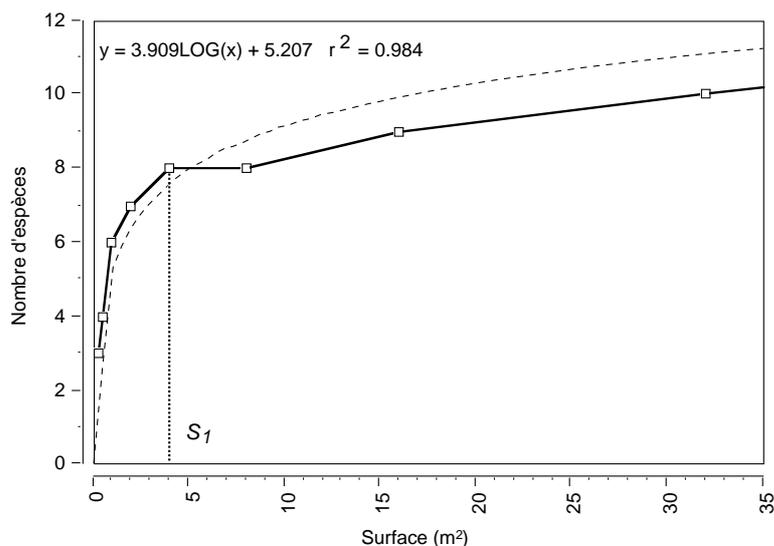
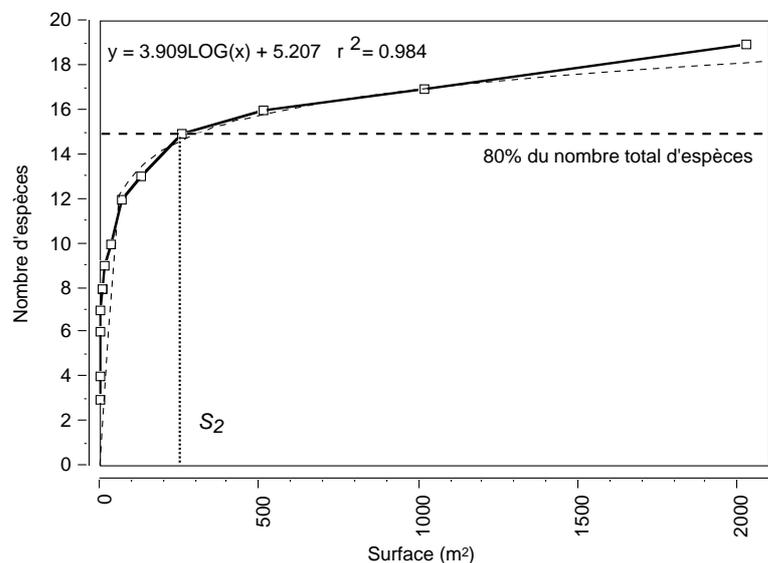


Fig. 2.4B:
Courbe aire-espèces d'une
synusie herbacée de sous-
bois; échelle linéaire de 0 à
2'048 m²; régression
logarithmique des données
complètes.



du point de courbure maximale de la courbe (fig. 2.4A).

Par cette technique (ou par une évaluation empirique directe), on repère ainsi la *surface optimale* du relevé pour chaque type de communautés. Selon LIPPMAA (1935), la surface des relevés doit se situer entre 1 et 4 m² pour les associations muscinales, autour de 20 m² pour les associations herbacées de sous-bois, et autour de 400 m² pour les associations arborescentes. En ce qui concerne les associations épiphytiques étudiées par BARKMAN (1958), la surface optimale varie de 1 cm² (*Pleurococetum viridis*) à 4 m² (*Anomodonto-Isothecietum*). Significativement, l'aire minimale d'une communauté augmente corrélativement avec l'espace vital des organismes constitutifs.

GOUNOT (1969) et BARKMAN (1968) ont contesté l'approche empirique traditionnelle de l'aire minimale, vis-à-vis du problème de l'homogénéité floristique et de celui de la représentativité de l'échantillon, en utilisant des courbes aire espèces en coordonnées semi-logarithmiques. Ces travaux nous ont incité à tester l'intérêt méthodologique de telles courbes dans l'approche expérimentale de la surface optimale représentative d'un échantillon floristiquement homogène. Nous nous limiterons ici à deux exemples particulièrement démonstratifs.

La fig. 2.4 illustre le cas d'une synusie constituant le sous-bois herbacé d'une hêtraie-chênaie-charmaie marnicole de plateau (*Carici brizoidis - Milletum effusi primuletosum elatioris*, cf. GILLET, 1986b, tab. XLIV, rel. 5), floristiquement homogène et très recouvrante (recouvrement 95 %). Une courbe aire-espèces classique, limitée à une surface maximale de 32 m², (fig. 2.4A) permet de déterminer sans ambiguïté une aire minimale proche de 4 m²; au-delà, le nombre d'espèces tend à se stabiliser. Or, les 8 espèces recensées à l'intérieur d'une telle aire minimale — correspondant essentiellement aux dominantes-constantes — ne sont nullement représentatives de l'ensemble spécifique maximal de l'individu d'association.

Une deuxième courbe aire-espèces classique (fig. 2.4B), effectuée sur l'échantillon complet (jusqu'à 2'048 m²) aboutit à considérer une *nouvelle* aire minimale, aux alentours de 250 m², plus représentative de l'ensemble

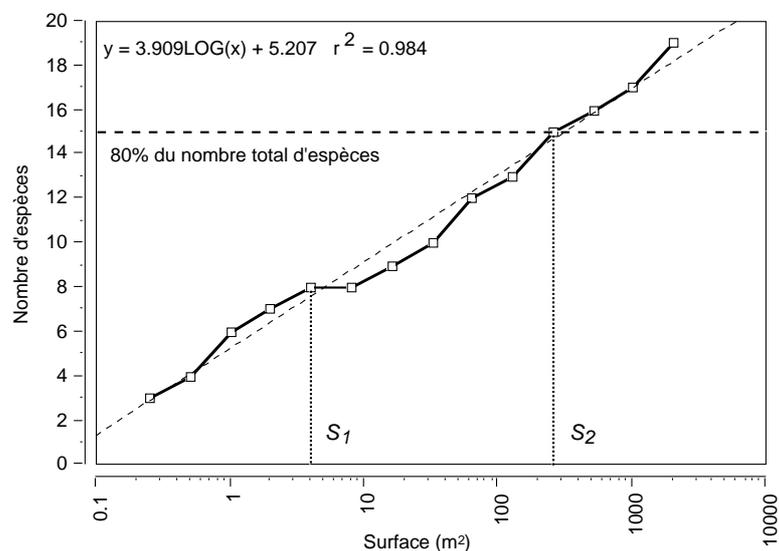


Fig. 2.4C:
Courbe aire-espèces d'une
synusie herbacée de sous-
bois; échelle et régression
logarithmiques.

taxonomique maximal (80 % des espèces de celui-ci étant représentées). Pour ce même exemple, si l'on représente la surface par une échelle logarithmique (fig. 2.4C), on constate que l'accroissement du nombre d'espèces est proportionnel au logarithme de la surface, tout au moins entre 10 cm² et 2'000 m². L'"aire minimale" déterminée graphiquement à partir des représentations précédentes apparaît donc comme un artefact lié à un choix arbitraire de l'échelle d'investigation. Dans le cas étudié, l'aire minimale "absolue", *i.e.* correspondant à un plafonnement réel de la courbe, est en fait plus grande que 2'000 m², surface largement supérieure à toutes celles qui sont habituellement considérées à propos des communautés herbacées ! Ces résultats viennent confirmer les observations de GOUNOT (1969, p. 34):

« Il semble plutôt que le nombre d'espèces croisse d'une manière plus ou moins linéaire en fonction du logarithme de la surface inventoriée, dans la gamme de surfaces où l'on situe généralement l'aire minimale ».

Le deuxième exemple (fig. 2.5) concerne une communauté muscinale épigéique humicole (*Cirriphylo piliferi* - *Eurhynchietum striati atrichetosum undulati*, cf. GILLET, 1986b, tab. XXVI, rel. 40) recouvrant largement (rec. 80%) le sol limoneux d'une grande doline. Une première courbe aire-espèces classique, limitée à 16 m², (fig. 2.5A) est très semblable à la précédente (fig. 2.4A): un "plateau" semble s'observer à partir d'une "aire minimale" de 4 m². Si l'on considère la courbe aire-espèces classique jusqu'à 256 m² (fig. 2.5B) ou, de préférence, la courbe semi-logarithmique sur les données complètes jusqu'à 860 m² (fig. 2.5C), on constate à nouveau que cette surface de 4 m² ne correspond pas à l'aire minimale "absolue". La courbe semi-logarithmique, contrairement au cas précédent (fig. 2.4C), présente nettement trois paliers de stabilisation relative du nombre d'espèces, que l'on peut interpréter comme l'expression de trois aires minimales "relatives": la première (S_1), de l'ordre du dm², coïncide schématiquement avec l'apparition des espèces dominantes (*Atrichum undulatum*, *Eurhynchium striatum* et *Mnium undulatum*), la deuxième (S_2), vers 4 m², à celle des constantes locales (au sens de DU RIETZ, 1930), la troisième (S_3), aux alentours de 30 m², à l'ensemble taxonomique maximal (au sens de GILLET *et al.*, 1991). La deuxième correspond à l'aire minimale empirique à laquelle on se réfère habituellement, la troisième à l'aire minimale théorique définie plus haut.

La conséquence méthodologique la plus importante que nous pouvons tirer de ces observations est qu'il est toujours souhaitable d'exécuter un relevé sur une portion — indivise ou fragmentée — la plus grande possible d'une synusie, bien au-delà de l'aire minimale empirique apparente, dans les seules limites de l'homogénéité floristique, structurale et écologique nécessaire. Cette conception extensive de l'aire-échantillon, contrairement aux apparences, n'est pas en rupture avec l'attitude de la plupart des phytosociologues, qui délimitent plus ou moins précisément une surface proche de l'aire minimale empirique et qui complètent l'échantillonnage en dehors de ces limites initiales (les espèces complétées figurant ou non entre parenthèses).

Fig. 2.5A:
 Courbe aire-espèces d'une
 synusie muscinale
 épigéique; échelle linéaire
 entre 0 et 16 m²; régres-
 sion logarithmique des
 données complètes.

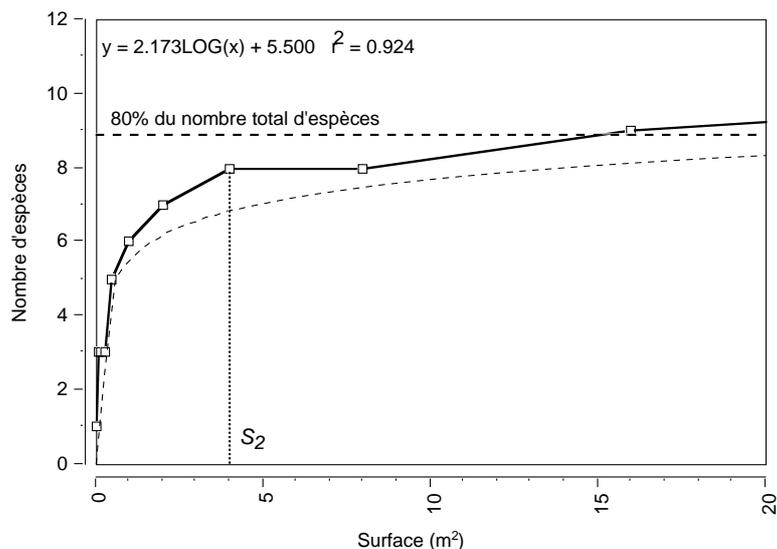


Fig. 2.5B:
 Courbe aire-espèces d'une
 synusie muscinale
 épigéique; échelle linéaire
 entre 0 et 256 m²;
 régression logarithmique
 des données complètes.

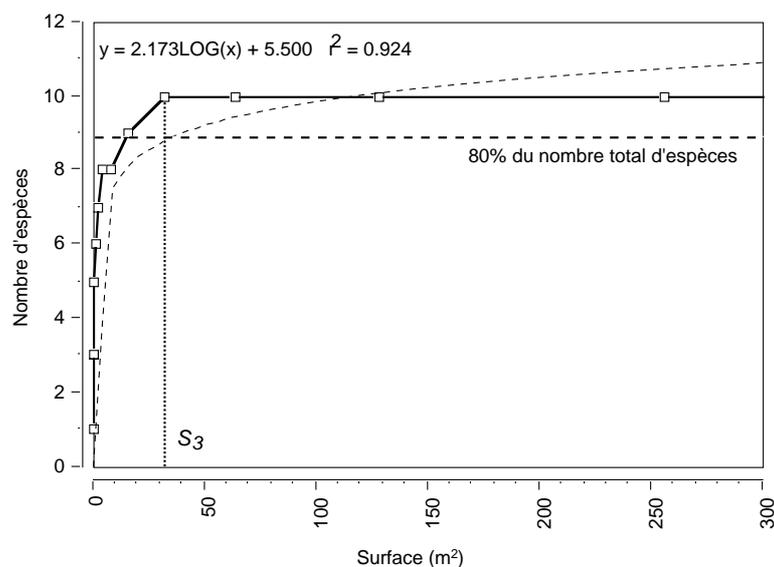
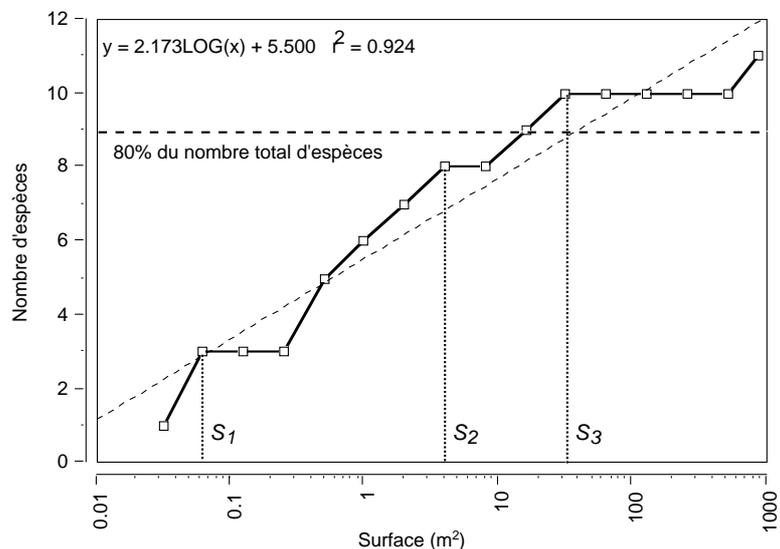


Fig. 2.5C:
 Courbe aire-espèces d'une
 synusie muscinale
 épigéique; échelle et
 régression logarithmiques
 des données complètes
 (jusqu'à 860 m²).



ses).

On peut signaler, à titre indicatif, l'ordre de grandeur des surfaces de relevés S_r , telles que nous les avons appliquées à l'échantillonnage des synusies intraforestières (GILLET, 1986b):

- entre 1 et 10 m² pour les synusies muscinales épiphytiques et saprologéniques;
- entre 5 et 200 m² pour les synusies muscinales épilithiques et épigéiques;
- entre 50 et 1'000 m² pour les synusies herbacées;
- entre 400 et 2'000 m² pour les synusies arbustives et arborescentes.

La fig. 2.6 présente les valeurs statistiques de la surface de végétation S_v de 487 relevés synusiaux des pâturages boisés du Jura suisse.

Selon notre expérience (fig. 2.7), on peut estimer approximativement l'ordre de grandeur de la surface du relevé S_r (en m²) à partir de la hauteur optimale H_v (en m) et du recouvrement moyen de la végétation C_v (entre 0 et 1):

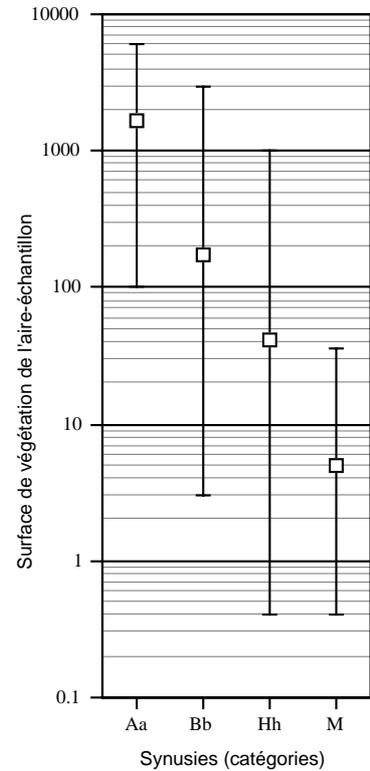


Fig. 2.6: Surfaces de végétation de 487 relevés synusiaux. Le graphique représente les valeurs moyennes, encadrées par les valeurs minimales et maximales.

Synusies (catégorie)	S_v moyenne	S_v médiane	S_v minimale	S_v maximale
Arborescentes	1644	1000	100	6000
Arbustives	174	50	3	3000
Herbacées	42	25	0.4	1000
Muscinales épigéiques	5	2.8	0.4	36

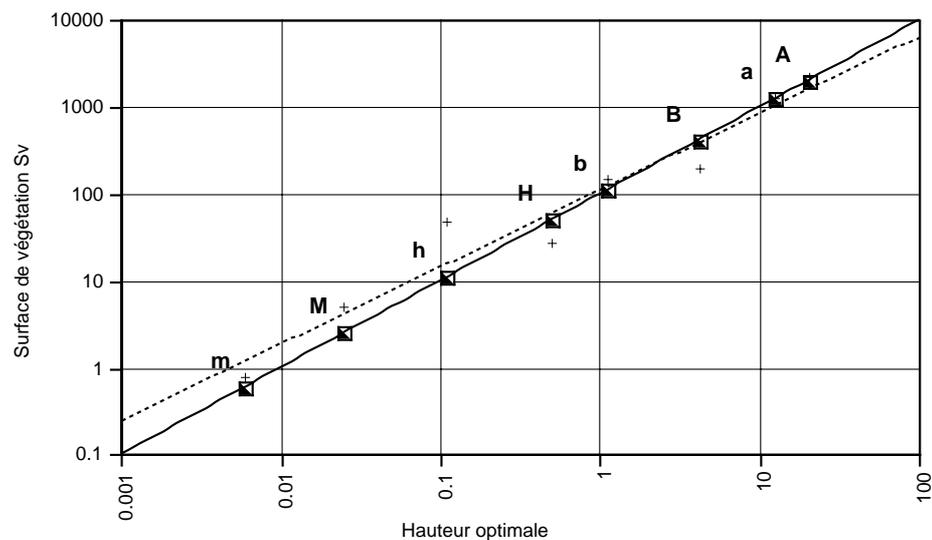


Fig. 2.7: Relation statistique entre hauteur optimale et surface de végétation de l'aire-échantillon. Les valeurs moyennes correspondent à un échantillon de 600 relevés synusiaux (droite de régression en pointillés).

+	S_v moyenne	$y = 112.627x^{0.886}$ $r^2 = 0.946$
■	$100H_v$	$y = 100x$

$$S_t = 100 \frac{H_v}{C_v}$$

Il faut cependant corriger la valeur obtenue pour tenir compte de la diversité spécifique de la synusie: dans le cas d'une communauté paucispécifique, on peut se contenter d'une surface inférieure, tandis que pour une communauté très riche en espèces on devra au contraire l'augmenter.

2.2.3. *Le relevé synusial*

2.2.3.1. *La liste floristique*

L'emplacement du relevé étant délimité, on procède à l'échantillonnage floristique proprement dit. Celui-ci consiste à dresser la liste la plus complète que possible des *idiotaxons élémentaires* (espèces, sous-espèces, variétés pouvant correspondre à de simples écomorphoses ou accomodats, écophènes, mais à l'exclusion des écotypes non différenciés morphologiquement) représentés dans l'aire-échantillon de la synusie considérée.

Du point de vue systématique, le phytosociologue s'intéresse exclusivement aux végétaux (Spermaphytes, Ptéridophytes, Bryophytes, Lichens, parfois "algues"), à l'exclusion des animaux, des bactéries et des champignons (des descriptions d'"associations fongiques" à partir des carpophores ont toutefois pu être tentées). Toutes questions de compétences taxonomiques mises à part, il est très important que le relevé soit complet, *i.e.* contienne la totalité des idiotaxons élémentaires supposés appartenir à la synusie et représentés dans l'aire-échantillon considérée.

Les espèces dont l'appartenance à la synusie est douteuse (situation marginale en contact ou transition avec une autre synusie, présence isolée dans un fragment excentrique...) peuvent être ajoutées entre parenthèses à la liste du relevé (elles seront ignorées dans les traitements ultérieurs, au moins dans un premier temps).

2.2.3.2. *Les indices d'abondance-dominance et d'agrégation*

Chaque idiotaxon élémentaire est affecté d'un indice semi-quantitatif (ou "coefficient") d'*abondance-dominance* et d'un indice d'*agrégation* ou "coefficient de sociabilité". D'autres indices complémentaires peuvent être utilisés en cas de besoin (vitalité-fertilité, coefficient phénologique).

L'indice d'abondance-dominance

L'indice d'*abondance-dominance* est une estimation globale de la densité (nombre d'individus, ou *abondance*) et du taux de recouvrement (projection verticale des parties aériennes des végétaux, ou *dominance*) des éléments de la synusie (organismes individuels représentant l'idiotaxon élémentaire) dans l'aire-échantillon.

Les taux de recouvrement sont estimés *en proportion de la surface effectivement recouverte par l'ensemble des végétaux* de la synusie relevée

(S_v), et non en proportion de la surface totale du relevé (S_t), contrairement à l'usage classique inauguré par BRAUN-BLANQUET (1928).

On distingue les classes suivantes:

- r* éléments uniques ou très peu abondants, recouvrement inférieur à 1% de S_v
- +* éléments peu abondants, recouvrement inférieur à 5% de S_v
- 1* éléments assez abondants, recouvrement inférieur à 5% de S_v
- 2* éléments très abondants, recouvrement inférieur à 25% de S_v
- 3* recouvrement compris entre 25 et 50% de S_v , abondance quelconque
- 4* recouvrement compris entre 50 et 75% de S_v , abondance quelconque
- 5* recouvrement supérieur à 75% de S_v , abondance quelconque.

Certains auteurs (BARKMAN *et al.*, 1964; WESTHOFF & VAN DER MAAREL, 1978; THEURILLAT, 1992) proposent trois subdivisions pour l'indice 2:

- 2m* éléments très abondants, recouvrement inférieur à 5%
- 2a* recouvrement compris entre 5 et 12.5%, abondance quelconque
- 2b* recouvrement compris entre 12.5 et 25%, abondance quelconque

L'indice *2m* est difficile à distinguer de l'indice *1*. Il nous paraît plus judicieux de restreindre l'usage de l'indice *2* à des espèces dont le recouvrement dépasse 5% (*2a* et *2b*); *1* et *2m* seront donc regroupés sous l'indice *1*.

Pour le calcul de moyennes ou la pondération des espèces dans les analyses numériques, on peut éventuellement rendre quantitatif le code semi-quantitatif d'abondance-dominance. Il suffit de remplacer, par exemple, le code *r* par la valeur 0.1 et le code *+* par la valeur 0.5. Mais étant donné que l'échelle de BRAUN-BLANQUET n'est pas linéaire, il est préférable de convertir chaque code en un recouvrement moyen, à l'aide d'une table de correspondance (fig. 2.8). À partir de l'indice quantitatif d'abondance-dominance *AD*, une formule simple permet d'estimer le recouvrement moyen *R* :

$$R = 0.034 \cdot AD^2$$

Ceci nécessite de privilégier la dominance par rapport à l'abondance dans la codification, comme l'illustre le tableau de la figure 2.8.

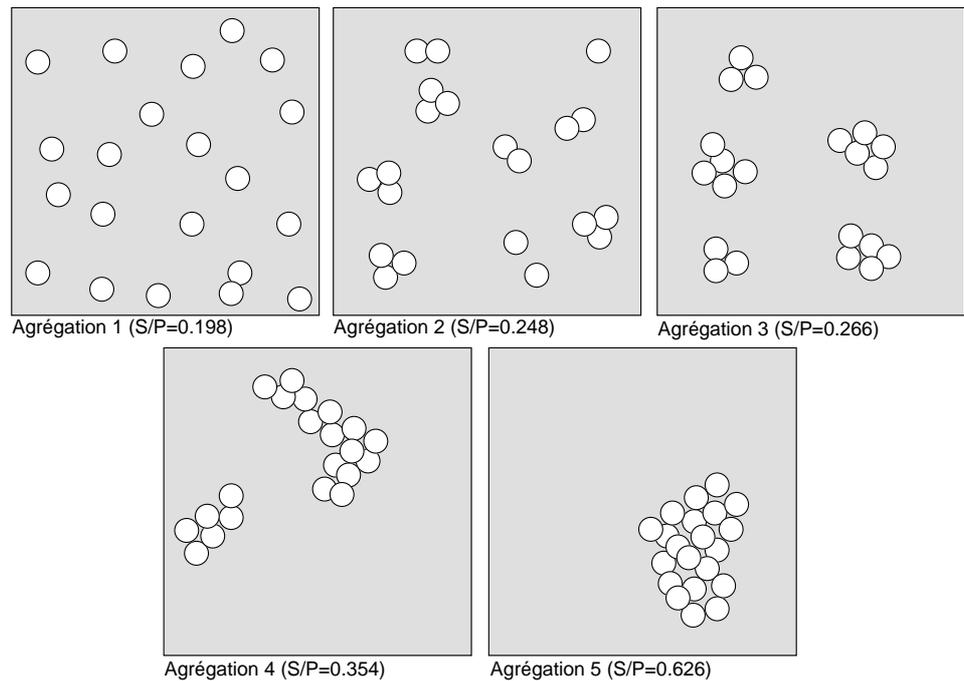
AD code	AD num.	Rec. moy.	Rec. min.	Rec. max.
r	0.1	0.03%	0%	0.1%
+	0.5	0.3%	0.1%	1%
1	1	3%	1%	5%
2	2	14%	5%	25%
3	3	32%	25%	50%
4	4	57%	50%	75%
5	5	90%	75	100%

Fig. 2.8:
Table de correspondance entre le code d'abondance-dominance (AD code), l'indice quantitatif d'abondance-dominance (AD num.) et le recouvrement moyen, minimum et maximum.

L'indice d'agrégation

L'*indice d'agrégation* (ou de *sociabilité*) est une estimation globale du mode de répartition spatiale et du degré de dispersion des éléments de la synusie (organismes individuels représentant l'idiotaxon élémentaire) dans l'aire-échantillon. Cet indice, qui améliore sensiblement la lisibilité d'un

Fig. 2.9:
Représentation
schématique des indices
d'agrégation; les cercles
représentent les
individus de l'espèce
considérée. Le rapport
Surface/Périmètre est
calculé à partir des
fragments de la
population (groupes
d'individus contigus).



relevé ou d'un tableau, présente un intérêt informatif certain sur la physiologie et la structure horizontale de la synusie, même si ces indications sont rarement exploitées et mises en valeur. La sociabilité d'une espèce dépend pour une part des caractéristiques biologiques de celle-ci, mais elle varie aussi pour une même espèce selon les conditions du milieu et les processus écologiques (compétition, dynamique), comme l'ont démontré divers auteurs (BRAUN-BLANQUET, 1964; SCAMONI & PASSARGE, 1963; WESTHOFF, 1965). On ne peut que regretter l'abandon récent de cet indice par la plupart des phytosociologues. Si l'on analyse les raisons de cet abandon, on constate qu'il est souvent reproché à l'indice de sociabilité une certaine redondance avec l'abondance-dominance. Il convient, pour donner toute leur valeur à ces indices, de les considérer indépendamment les uns des autres, même si (et pour que...), *a posteriori*, on puisse parfois mettre en évidence une corrélation entre eux. Nous avons donc proposé (GILLET, 1986b; GILLET *et al.*, 1991) une conception de l'indice d'agrégation qui, contrairement à l'usage habituel, ne tient aucun compte du recouvrement; elle se base sur l'échelle qualitative suivante⁽¹⁾:

- 1 éléments répartis de façon ponctuelle ou très diluée (pieds isolés)
- 2 éléments formant des peuplements ouverts, très fragmentés en petites taches à contours souvent diffus (touffes, bouquets)
- 3 éléments formant des peuplements fermés mais fragmentés en petits îlots (nappes, bosquets)
- 4 éléments formant plusieurs peuplements fermés, souvent anastomosés, à contours nets (réseaux)
- 5 éléments formant un seul peuplement dense

(1) Cette échelle est générale et peut s'appliquer à n'importe quel niveau d'organisation; les «éléments» représentent ici les organismes végétaux (individus de l'espèce considérée).

En termes mathématiques, le taux d'agrégation est une fonction croissante du rapport entre la somme des surfaces S_{vi} et la somme des périmètres P_{vi} des fragments i de la population de l'espèce considérée, un fragment de population étant défini par un ensemble d'individus de la même espèce dont

la projection verticale du contour des organes aériens est contiguë (fig. 2.9).

Ces contours ayant à l'évidence une dimension *fractale*, leur appréciation dépend de l'échelle d'observation et donc de la taille des organismes considérés. Pour en tenir compte, on pourrait pondérer le rapport précédent par l'inverse de la hauteur optimale de la synusie H_v :

$$AG = f\left(\frac{\sum S_{vi}}{H_v \times \sum P_{vi}}\right)$$

Mais, pour des raisons pratiques autant que théoriques, l'indice d'agrégation ne peut pas être considéré comme une *mesure* au sens physique; il s'agit d'une *donnée empirique complexe* qui intègre également d'autres paramètres: nombre de fragments (taux de fragmentation), forme des fragments (taux d'étirement), surface moyenne des fragments par rapport à la surface moyenne des individus, etc.

2.2.3.3. Identification et localisation du relevé

Le relevé floristique doit être complété par des indications précises permettant son identification et sa localisation dans l'espace et dans le temps (les rubriques obligatoires sont soulignées):

- *Identification* (numéro du relevé, numéro de la phytocénose).
- *Situation géographique* (pays, province administrative — canton, département —, commune, lieu-dit, longitude, latitude, altitude).
- *Caractères de l'aire-échantillon* (surface, recouvrement, relevé fragmenté)
- *Date* (jour-mois-année).
- *Localisation (micro-) topographique* (exposition, pente, surface inclinée, plane, convexe ou concave).
- *Informations structurelles* (ensemble structurel, pourcentage de recouvrement, hauteur optimale, hauteur minimale, hauteur maximale, croquis de situation dans la phytocénose, contacts...), *écologiques* (substrat géologique, pédologique ou biologique, microclimat, action de l'homme...), *dynamiques*.

La *hauteur optimale* correspond à la taille modale des individus bien développés (adultes de préférence) appartenant aux espèces dominantes de la synusie; elle donne une indication sur le niveau de hauteur privilégié qui caractérise l'organisation verticale de la végétation. La *hauteur minimale* et la *hauteur maximale* définissent respectivement les limites inférieure et supérieure des tailles atteintes par les différentes espèces de la synusie; elles permettent surtout de délimiter la synusie par rapport aux autres strates et d'apprécier son amplitude verticale. L'estimation de ces trois hauteurs se base uniquement sur l'appareil végétatif (feuilles, tiges feuillées), sans tenir compte des inflorescences qui tendent souvent à émerger du feuillage.

Toutes ces informations seront utiles, voire indispensables, à la définition ultérieure des syntaxons élémentaires. Certaines rubriques seront étroitement dépendantes de la problématique de l'étude (degré de piétinement ou de broutage par exemple). Il est cependant essentiel de compléter les

rubriques indispensables à l'utilisation du relevé dans un contexte plus général, surtout si les données sont destinées à être valorisées dans un système de gestion de bases de données relationnel.

2.3. L'échantillonnage des phytocénoses

2.3.1. La délimitation des aires-échantillons

La recherche sur le terrain des discontinuités entre phytocénoses s'appuie en priorité sur des critères biologiques (floristiques et structurels). A l'intérieur d'une phytocénose, la végétation doit présenter une structure (horizontale et verticale) régulière et une composition synusiale (et floristique) homogène. Cette homogénéité globale de la végétation suppose une homogénéité géomorphologique et mésoclimatique à cette échelle (mêmes pente et orientation générales, substratum géologique identique, mosaïque régulière de creux et de bosses, etc.). Fondamentalement, elle traduit l'existence de relations spatiales (contacts, superpositions) et temporelles (successions cycliques) très fortes entre les synusies qui composent le système phytocénotique. Dans les phytocénoses climaciques paucistrates liées à des situations écologiques extrêmes (étage alpin, toundra), où le dynamisme de la végétation est très limité, les synusies ne présentent guère que des relations spatiales horizontales, à déterminisme géomorphologique (mosaïques de synusies liées à la microtopographie).

Critères liés à la structure et à la dynamique

D'un point de vue structurel, l'échelle de perception considérée pour l'homogénéité structurelle des phytocénoses ne diffère pas de celle que l'on applique habituellement aux formations végétales: les limites des phytocénoses suivent celles des formations végétales. On distinguera donc des phytocénoses de forêts, de prés-bois, de landes, de prairies, etc.

Pour délimiter les phytocénoses forestières par rapport aux phytocénoses extraforestières (pelouses, prairies, coupes forestières étendues, etc.), on utilise des critères structurels et dynamiques découlant de la définition de la phytocénose forestière (GILLET, 1986b), et qui sont intimement liés au rôle prépondérant (pouvoir intégrateur écologique, floristique et dynamique) des synusies arborescentes. D'une manière générale, toutes les synusies placées sous la dépendance du microclimat intraforestier et/ou inscrites dans un cycle de régénération au sein de l'écosystème forestier élémentaire doivent être prises en considération, à l'exclusion des synusies en relation structurelle ou dynamique directe et obligatoire avec des phytocénoses extraforestières (ourlets et manteaux externes, groupements anthropogènes de bord de route, etc.) qui forment des phytocénoses particulières (écotones à structure linéaire). Par référence au découpage de la phytosociologie forestière classique, la phytocénose forestière intègre l'"individu d'association forestière" (constitué de synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales sciaphiles humicoles) et les différents groupements "dépendants" et "associés" (ourlets et manteaux internes, friches de coupe ou de

chablis, groupements herbacés saxicoles, groupements muscinaux épilithiques, épiphytiques, saprolignicoles et terricoles).

Dans le cas des phytocénoses extraforestières, le caractère intégrateur des synusies arborescentes ne peut pas être utilisé comme critère de délimitation. Cependant, d'autres *synusies unificatrices* (GILLET, 1988b) peuvent jouer ce rôle intégrateur (synusie herbacée à *Carex elata* dans une phytocénose de magnocariçaie, synusie muscinale à *Sphagnum magellanicum* dans une phytocénose de haut-marais). Les phytocénoses peu ou pas stratifiées sont délimitées à la même échelle spatiale que les phytocénoses forestières.

La structure très hétérogène de certaines phytocénoses (pâturage boisé, garrigue, savane arborée...) rend parfois difficile la perception des limites. La structure horizontale d'un pâturage boisé (grain du boisement) influe sur la perception de son homogénéité: quand les arbres sont isolés et régulièrement répartis dans le pâturage, herbages et arbres sont intégrés dans une même phytocénose; à l'opposé, quand les arbres forment des bosquets denses et étendus séparés par de larges "chambres" prairiales, il convient de distinguer deux phytocénoses. Dans les cas intermédiaires, on utilisera la hauteur des végétaux les plus élevés comme unité de mesure du grain de la mosaïque: une forêt parcourue formée de bosquets lâches et mal délimités séparés par d'étroits couloirs herbagers, par exemple, sera considérée comme une unique phytocénose (bois pâturé) dans la mesure où la largeur des couloirs herbagers (et des bosquets) est du même ordre de grandeur que la hauteur des arbres qui les entourent et qui, en conséquence, les influencent fortement.

Critères liés à la composition synusiale

À l'intérieur d'une même formation végétale, on repère une coupure ou une transition entre deux phytocénoses contiguës par l'apparition ou/et la disparition concomitantes de plusieurs types de synusies (syntaxons élémentaires). Comme pour la délimitation des synusies à un niveau d'intégration inférieur, l'appréciation empirique de ces discontinuités suffit dans la plupart des cas. On peut toutefois aborder l'étude des limites optimales à l'aide de *transects linéaires orientés* (GILLET, 1986a, 1986b, 1988b). La technique consiste à dresser l'inventaire des SyE à l'intérieur de placettes contiguës alignées sur un transect, orienté selon un gradient de différenciation maximal de la végétation. Différentes techniques (groupement sous contrainte spatiale, recherche des limites optimales inspirées de la théorie de l'information) peuvent ensuite être appliquées à l'analyse des discontinuités dans le gradient de composition synusiale des placettes.

On a pu montrer l'étroite correspondance entre les limites des phytocénoses forestières, celles des *stations forestières*, telles qu'elles sont conçues par les forestiers, et celles des "individus d'associations forestières" de la phytosociologie classique (GILLET, 1988a).

2.3.2.

Délimitation de l'aire-échantillon

La liste quantifiée des syntaxons élémentaires

Le relevé phytocénotique

À l'intérieur de chaque phytocénose reconnue sur le terrain, il convient de rechercher une surface de végétation *homogène* et *représentative* afin d'y effectuer un relevé phytocénotique. Une telle surface doit être choisie en fonction de critères analogues à ceux qu'on utilise classiquement pour les relevés floristiques. La phytocénose, conçue comme un assemblage régulier de synusies, doit nécessairement être floristiquement homogène, au sens de GUINCHET (1973). En effet, bien que nous considérons à ce niveau la composition synusiale et non la composition floristique, il est facile de démontrer que si la mosaïque est répétitive, *i.e.* résulte d'un agencement régulier de ses éléments texturaux (synusies) dans la surface considérée, cette "homogénéité synusiale" se traduit inmanquablement par une homogénéité floristique (répartition régulière des espèces végétales), à l'échelle de la "macrohétérogénéité" définie par GODRON (1971).

Pour être représentative de la phytocénose, l'aire-échantillon doit être suffisamment étendue spatialement et temporellement pour inclure la quasi totalité des types de synusies constituant *l'ensemble taxonomique maximal* (GILLET *et al.*, 1991) de cette phytocénose. La détermination de l'aire minimale s'appuie sur une évaluation empirique (stabilisation du nombre de syntaxons élémentaires en augmentant la surface). Cette aire-échantillon correspond généralement à une surface continue, bien qu'il soit parfois nécessaire de considérer une aire discontinue dans le cas particulier de phytocénoses fragmentaires en mosaïque (végétation des dolines, de certains éboulis, etc.).

Dans chaque surface de végétation ainsi délimitée, on effectue une *liste des syntaxons élémentaires*, complétée le cas échéant pour tenir compte de la périodicité annuelle ou pluriannuelle. Il est en effet indispensable d'inclure dans le relevé la liste exhaustive des types de synusies reconnaissables dans l'aire-échantillon, en tenant compte des variations saisonnières ou temporaires. Les syntaxons élémentaires représentés par des synusies fragmentaires sont intégrés à la liste du relevé phytocénotique, même s'ils ne peuvent faire l'objet d'un relevé floristique.

Chaque syntaxon élémentaire (association, sous-association, variante ou groupement provisoire) est affecté de deux indices permettant de quantifier l'importance spatiale et la distribution de la synusie dans la surface du relevé à la période correspondant au maximum de son développement végétatif. Le premier est un indice d'*abondance-dominance* (de *r* à 5), selon l'échelle de BRAUN-BLANQUET directement transposée des espèces aux associations (comme TÜXEN, 1973 l'a proposé pour les relevés de sigmassociations). Le deuxième, ou indice d'*agrégation* (baptisé provisoirement *coefficient de dispersion* par GILLET, 1986b), s'inspire, comme pour les relevés synusiaux, du "coefficient de sociabilité" de BRAUN-BLANQUET; il consiste en une codification conventionnelle de la manière dont les synusies se répartissent spatialement à l'intérieur de la portion échantillonnée de la phytocénose. Appliquée aux relevés phytocénotiques, l'échelle peut se résumer qualitati-

vement ainsi (voir aussi § 2.2.3.2.):

- 1 synusie éclatée en fragments réduits à quelques individus;
- 2 synusie formée de fragments ouverts plus ou moins étendus, à contours flous, dans lesquels les végétaux sont répartis de façon clairsemée;
- 3 synusie morcelée en fragments fermés, bien individualisés mais peu étendus;
- 4 synusie peu morcelée, formée de fragments assez denses, souvent anastomosés;
- 5 synusie très peu morcelée, formée de fragments denses à contours circulaires ou ovoïdes.

L'indice d'agrégation permet d'appréhender le degré de fragmentation structurelle et écologique de la phytocénose, à mettre en rapport avec les problèmes synécologiques fondamentaux de diversité et de relations (biotiques et abiotiques secondaires) entre populations (JULVE, 1986). Dans les relevés phytocénologiques, les deux indices d'abondance-dominance et d'agrégation seront séparés soit par un point (.) dans le cas d'une *forme spatiale ou ponctuelle*, soit par un trait oblique (/) dans le cas d'une *forme linéaire* (codification inspirée des signes spatiaux introduits par GÉHU, 1974 pour les sigmassociations). Les syntaxons élémentaires représentés par des synusies fragmentaires ou atypiques sont signalés par un exposant (°) à droite de l'indice d'agrégation.

Quelques exemples suffiront pour montrer comment la codification préconisée ici peut efficacement rendre compte de l'organisation spatiale des synusies:

- “*Daphno mezerei-Ligustretum typicum* 3.2”
signifie que ce syntaxon arbustif recouvre environ la moitié de la surface, mais de façon diffuse et diluée, sans former de segments bien différenciés;
- “*Tamo-Coryletum* 2/4”
signifie que l'association arbustive recouvre environ le quart de la surface, sous forme d'une bande linéaire large en peuplement dense et bien individualisé;
- “*Ulotetum crispae typicum* 2.3°”
indique que ce groupement muscinal épiphytique est relativement abondant mais très morcelé en segments fragmentaires ou mal caractérisés.

La cartographie à grande échelle (1:250) fournit des outils qui peuvent être mis à profit pour une mesure quantitative des taux de recouvrement et d'agrégation des synusies (GALLANDAT *et al.*, 1995).

Le relevé phytocénologique doit être complété par des indications précises permettant son identification et sa localisation dans l'espace et dans le temps (les rubriques obligatoires sont soulignées):

- *Identification* (numéro du relevé).
- *Situation géographique* (pays, province administrative — canton, département —, commune, lieu-dit, longitude, latitude, altitude).
- *Caractères de l'aire-échantillon* (surface totale, recouvrement des strates A, B, H et M, relevé fragmenté)
- *Dates* (jour(s)-mois-année(s) des descriptions).
- *Localisation topographique* (exposition, pente, surface plane, inclinée, convexe ou concave).
- *Informations structurelles* (croquis de situation dans le paysage, contacts...), *écologiques* (substrat géologique, mésoclimat, action de l'homme...), *dynamiques*.

Identification et localisation du relevé

3. *Le traitement des relevés*

3.1. *La typologie des synusies*

3.1.1. *La définition des syntaxons élémentaires*

La comparaison d'un lot quelconque de relevés synusiaux vise à établir une partition de celui-ci en un certain nombre d'ensembles homogènes — à l'intérieur desquels les relevés se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres —, correspondant à autant de *syntaxons élémentaires synusiaux* (en abrégé *SyE*) ou types de synusies.

3.1.1.1. *Principes généraux*

La comparaison des relevés se fait prioritairement en *présence-absence*, sans tenir compte de l'abondance-dominance ou du recouvrement des espèces. Ces dernières informations ne seront utilisées qu'ultérieurement, dans la définition des faciès, et/ou pour la caractérisation biologique et écologique des syntaxons élémentaires. Toutes les espèces possèdent *a priori* la même valeur dans la comparaison des relevés: aucune importance particulière ne doit être attachée subjectivement à telle espèce en fonction des connaissances préalables (de nature écologique ou autre) du phytosociologue. Les données écologiques associées aux relevés seront totalement ignorées à ce stade, afin de pouvoir être corrélées ultérieurement avec les données floristiques. Un seul critère universel de ressemblance sert donc à la classification des relevés synusiaux: la présence ou l'absence commune d'idiotaxons élémentaires (espèces, sous-espèces, variétés, écomorphoses, stades ontogénétiques ou écophènes).

Pour servir à la définition d'un syntaxon élémentaire, un ensemble de relevés doit satisfaire à deux conditions complémentaires et obligatoires: il doit être *homogène* et posséder des espèces *différentielles*. La première est une condition de symétrie interne, la deuxième de dissymétrie. Comme le résume DE FOUCAULT (1986), «*le syntaxon élémentaire se définit absolument par ses espèces constantes et relativement par ses espèces différentiel-*

Un critère universel de comparaison

**Première
condition:
l'homogénéité
endogène et
exogène**

les». Comme nous allons le voir, ces deux conditions sont intimement liées.

L'*homogénéité endogène* (intrinsèque, absolue) d'un SyE, qui ne fait référence qu'aux relevés d'un ensemble, se traduit par l'existence d'*espèces constantes*: une espèce constante est définie par un haut niveau de fréquence relative (présente dans plus de 60% des relevés de l'ensemble). Cependant, étant donné que la probabilité de rencontrer deux relevés identiques est très faible, on doit admettre une certaine variabilité et définir un seuil de ressemblance minimum entre les deux relevés les plus dissemblables (cf. § 3.1.1.4).

L'homogénéité d'un SyE peut également être appréciée *relativement* à un échantillon plus ou moins grand et hétérogène de relevés. C'est cette *homogénéité exogène* (extrinsèque, relative) que traduit l'expression «*sous-ensemble à l'intérieur duquel les relevés se ressemblent plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres*». La difficulté est que l'homogénéité relative d'un ensemble de relevés varie selon le nombre et la variabilité *des autres* relevés avec lesquels ils sont comparés; elle est donc intimement liée à la deuxième condition.

**Deuxième
condition: les
groupes
d'espèces
différentielles**

Une *espèce différentielle* est une espèce qui, par sa présence (*différentielle positive*) ou son absence (*différentielle négative*), permet de différencier un ensemble de relevés d'un autre ensemble. La présence d'une seule espèce différentielle, même si elle est constante et dominante, ne peut être considérée comme suffisante. Un SyE doit posséder *plusieurs* espèces différentielles positives ou/et négatives, dont au moins une constante, par rapport à chacun des autres ensembles homogènes de relevés (à l'exception des groupements monospécifiques qui constituent un cas-limite de SyE).

**Les difficultés
du problème**

Le problème posé peut donc se résumer ainsi: «*Partager un ensemble de relevés en un nombre minimum de sous-ensembles homogènes et différenciés les uns des autres par plusieurs espèces*». Trois difficultés majeures peuvent être signalées:

- Il existe probablement dans la plupart des cas non pas une mais *plusieurs* solutions, en raison du fait que les relations de ressemblance ne sont pas transitives (GUINOCHET & CASAL, 1957): si A ressemble à B et si B ressemble à C, on ne peut pas assurer que A ressemble à C.
- La condition sur le nombre minimum de sous-ensembles est très difficile à vérifier dans l'absolu, en raison du très grand nombre de partitions possibles à comparer.
- Étant donné que l'appréciation de l'homogénéité est tributaire du nombre de relevés de l'échantillon analysé, il faut admettre que la délimitation d'un SyE est toujours provisoire et conjoncturelle.

**Typologie et
vision du monde**

D'un point de vue épistémologique, deux attitudes opposées sont possibles (CHALMERS, 1988):

- Selon l'attitude «réaliste», il s'agit de *découvrir* la structure d'un «réel caché» en *révélant* les analogies et les discontinuités de la composition floristique; une bonne typologie reflétera bien la réalité du monde, que l'on suppose conforme au modèle discontinu de la théorie phytosociologique et indépendante de l'observateur: on devrait tendre asymptotiquement vers une classification unique et objective (au sens fort).
- Selon l'attitude «instrumentaliste», nous n'avons pas accès à cette réalité extérieure, et les syntaxons élémentaires ne sont que des fictions commodes pour relier entre elles différentes observations (elles-mêmes entièrement dépendantes d'une théorie préalable), pour organiser notre vision du monde; une bonne typologie nous permettra de rendre intelligible et de mettre de l'ordre dans nos observations.

Même si la première est *a priori* la plus séduisante et sécurisante, la deuxième est plus opérationnelle, à condition toutefois qu'elle s'accompagne de beaucoup de rigueur pour éviter tout excès de subjectivité. Un compromis est possible entre ces deux attitudes extrêmes: on admettra que les relevés phytosociologiques sont le reflet d'une réalité indépendante, mais seulement accessible par le biais de notre théorie d'une végétation discontinue (à tous les niveaux); nos constructions classificatoires seraient vaines si elles ne reflétaient pas elles-mêmes un aspect de la structure de la végétation réelle, mais il faut admettre qu'elles ont un caractère pragmatique et qu'elles sont largement tributaires de la qualité de notre échantillonnage et de nos méthodes de traitement.

3.1.1.2. *La technique du tri manuel des tableaux phytosociologiques*

La technique traditionnelle de tri manuel des tableaux de relevés est encore largement utilisée. Tout utilisateur de techniques plus sophistiquées (cf. § 3.1.1.3) devrait avoir fait l'apprentissage de cette méthode matricielle. Elle consiste à déplacer les colonnes (relevés) et les lignes (espèces) d'un tableau phytosociologique de manière à rapprocher les relevés qui se ressemblent le plus et à regrouper les espèces selon leurs affinités sociologiques.

On part d'un *tableau brut* ordonné par ordre décroissant de fréquence des relevés (nombre d'espèces par relevé) et des espèces (nombre de relevés par espèce). On vise alors à isoler des sous-ensembles de relevés qui partagent des sous-ensembles d'espèces différentielles, en concentrant son attention sur les espèces de fréquence moyenne. Les espèces les plus fréquentes (fréquence relative supérieure à 90%) ou les plus rares (fréquence relative inférieure à 10%), qui ne jouent qu'un rôle accessoire dans ce processus, sont donc provisoirement ignorées (le travail sur un *tableau différentiel* dépourvu de ces espèces peut faciliter les comparaisons quand le nombre d'espèces du tableau brut est très grand). On cherche alors à rapprocher entre elles les espèces qui sont simultanément présentes dans quelques relevés et simultanément absentes dans d'autres, en négligeant les présences isolées («bruit de fond»); en même temps, on repère les espèces qui s'excluent (qui ne sont

presque jamais présentes ensemble dans les relevés). Cette recherche d'espèces corrélées positivement et négativement sert à regrouper les relevés qui partagent ces groupes d'espèces. Une permutation des lignes et des colonnes permet de rapprocher espèces et relevés par approximations successives.

En incluant les espèces constantes et accidentelles au tableau différentiel ainsi travaillé, on aboutit à un *tableau diagonalisé*, dans lequel sont individualisés des sous-ensembles hiérarchisés de relevés et d'espèces, disposés selon un gradient de composition floristique. Notons que ce processus de diagonalisation présente un inconvénient majeur: il procède d'une vision linéaire (à deux dimensions) d'affinités multidimensionnelles. Ce tableau est ensuite partagé en un certain nombre de *tableaux homotones*, chacun étant formé d'un groupe homogène de relevés, selon les critères énoncés dans le § 3.1.1.1.

Chaque tableau homotone devant servir à la définition d'un syntaxon élémentaire est finalement ordonné en un *tableau élaboré*, dans lequel les espèces sont regroupées selon leur appartenance phytosociologique (espèces différentielles du SyE, caractéristiques et différentielles d'alliance, d'ordre et de classe, compagnes). À ce stade, on suppose que le SyE a été rattaché à une association (déjà décrite ou nouvelle), elle-même située dans une classification hiérarchique. La liste des espèces compagnes est présentée classe par classe, en commençant par les classes les mieux représentées.

3.1.1.3. Les techniques d'analyses multivariées

À la faveur du développement des moyens informatiques (et surtout micro-informatiques), les techniques traditionnelles de traitement manuel des tableaux phytosociologiques tendent aujourd'hui à être remplacées par des techniques sophistiquées d'analyses multivariées. Leur introduction en phytosociologie est déjà relativement ancienne et doit beaucoup à l'impulsion de M. GUINOCHET qui, très tôt, a perçu l'intérêt (et les limites !) de l'analyse factorielle des correspondances pour le tri des relevés floristiques (GUINOCHET, 1973).

Contrairement à la méthode des tableaux, fondée sur la théorie mathématique des groupes (DE FOUCAULT, 1986), les méthodes numériques habituellement utilisées sont fondées sur une représentation vectorielle des relevés et des espèces. Elles permettent de traiter en un minimum de temps une quantité très grande de relevés extraits de bases de données. Leur principal avantage est qu'elles imposent un contrôle beaucoup plus strict du protocole de traitement des données : en rendant explicite le choix des indices de similarité et des algorithmes, elles rendent l'analyse plus objective (reproductibilité des résultats, indépendance vis-à-vis de l'expérience du phytosociologue). Néanmoins, elles ne suppriment pas les choix nécessaires en amont et en aval de la phase d'analyse proprement dite.

Les programmes aujourd'hui disponibles⁽¹⁾ permettent de combiner différentes techniques d'**ordination** (destinées à visualiser la structure générale des données et à mettre en évidence des gradients floristiques) et de **groupement agglomératif hiérarchique** (ou *classification hiérarchique*

(1) Parmi les programmes à diffusion scientifique non commerciale et utilisables sur un micro-ordinateur Macintosh, citons, outre *MULVA-5* décrit plus loin: le progiciel *R* (LEGENDRE & VAUDOR, 1991) qui inclut 17 programmes, la programmable ADE (CHESSEL & DOLÉDEC, 1992) regroupant 225 programmes pilotés par HyperCard™, le logiciel *CANOCO* (TER BRAAK, 1987).

ascendante, destinées à former des groupes de relevés et d'espèces, à différents niveaux de fusion).

Les données phytosociologiques présentent certains caractères qu'il est nécessaire de bien connaître pour éviter des erreurs dans le choix des méthodes de traitement et dans l'interprétation des résultats. Chaque relevé (échantillon de communauté végétale) est un objet formé d'un nombre variable de descripteurs biologiques (les espèces ou idiotaxons élémentaires) parmi un ensemble potentiellement très riche (la flore mondiale !). Si la présence commune d'une espèce dans deux relevés doit toujours être considérée comme une ressemblance entre les deux communautés, l'absence commune d'une espèce est loin d'être aussi significative⁽¹⁾. En conséquence, on conseille habituellement d'utiliser pour la comparaison des relevés des indices d'association *asymétriques*⁽²⁾ qui, dans la mesure de la ressemblance (similarité ou distance), ne tiennent pas compte des double absences. C'est la raison principale pour laquelle l'AFC⁽³⁾ (basée sur la distance du χ^2 , indice asymétrique) est préférée à l'ACP⁽⁴⁾ (utilisant la distance euclidienne, indice symétrique) comme méthode d'ordination des relevés floristiques ou faunistiques (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998).

En phytosociologie sigmatiste, les comparaisons de relevés se font normalement en présence-absence (codage 0 ou 1, données dites *binaires* ou *booléennes*), sans pondération des espèces en fonction de l'abondance-dominance (ou du recouvrement). Les principaux avantages de cette règle sont l'universalité et la simplicité (la pondération nécessitant des choix arbitraires et lourds de conséquences), alliées à un traitement égalitaire des espèces; l'inconvénient majeur tient à la non prise en compte de l'importance synécologique des phénomènes de dominance dans la typologie (influence des espèces dominantes sur la structure et la diversité du peuplement, le spectre biologique, la valeur pastorale, etc.). On a pu montrer que la prise en compte de l'abondance-dominance est particulièrement déterminante dans le cas des communautés paucispécifiques (synusies arborescentes et muscinales par exemple); elle n'influence par contre que très peu l'ordination et le groupement des relevés riches en espèces. Afin de respecter les fondements de la méthode phytosociologique et de garantir ainsi une méthodologie rigoureuse et la comparabilité des résultats, il est donc souhaitable, dans le cas général et au moins dans un premier temps, de ne pas pondérer les espèces par un coefficient de transformation du code d'abondance-dominance, contrairement à ce qui est souvent préconisé (VAN DER MAAREL, 1979). Si une pondération des espèces est néanmoins adoptée (définition de faciès, communautés arborescentes paucispécifiques), il convient de bien préciser la manière dont les coefficients de pondération sont attribués dans l'analyse (nature et transformation des données).

Les contraintes liées à la nature des données (binaires avec nombreux 0) et aux critères de classification (recherche de sous-ensembles homogènes, hiérarchisation des espèces différentielles) limitent de façon appréciable les choix des techniques et des paramètres utilisables.

L'organigramme de la Figure 3.1 décrit la procédure mise au point par GILLET (*in* GALLANDAT *et al.*, 1995) pour le traitement des relevés synu-

(1) Même si, en toute rigueur, elle constitue un fait digne d'être pris en considération et interprété; l'argumentation selon laquelle la présence d'une espèce dans un relevé a une signification écologique précise (l'existence d'un ensemble minimal de conditions d'installation et de survie) alors que son absence n'en a aucune est critiquable: les cas sont nombreux où l'absence d'une espèce par ailleurs répandue est hautement informative d'un point de vue écologique ou chorologique.

(2) Le coefficient de communauté de Jaccard est un exemple connu de cette catégorie d'indices, appliqué aux données binaires (présence-absence).

(3) Analyse Factorielle des Correspondances

(4) Analyse en Composantes Principales

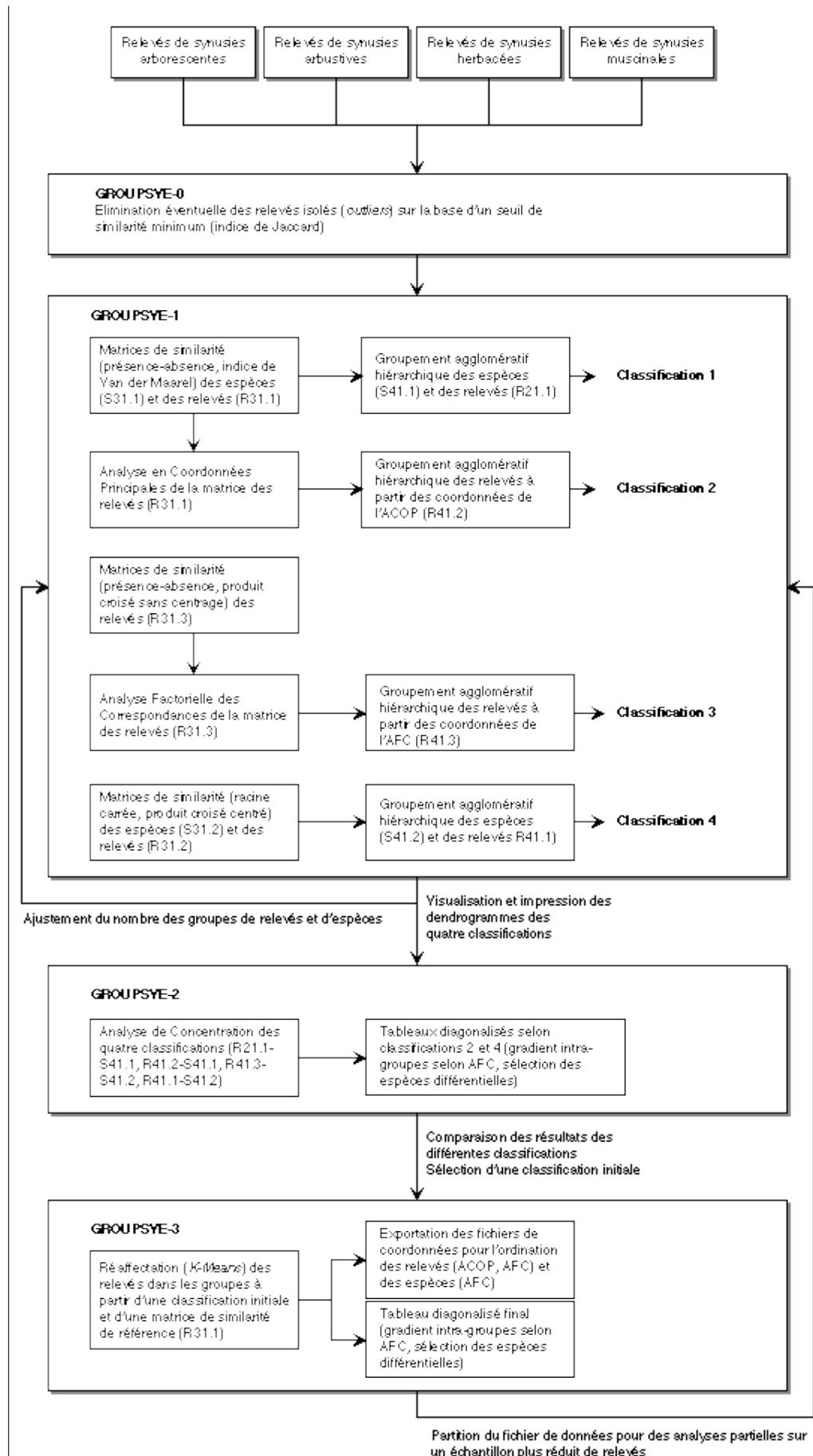


Fig. 3.1:
Procédure standard de traitement automatisé des relevés phytosociologiques à l'aide du logiciel MULVA-5.

siaux (et phytocénétiques). Elle peut s'appliquer de façon standard à n'importe quel lot de données phytosociologiques. Elle utilise le logiciel MULVA-5, spécialement conçu pour traiter les relevés de végétation et utilisable sur micro-ordinateur Apple Macintosh (WILDI & ORLOCI, 1995). Les différents modules de MULVA-5 (30 sous-programmes) peuvent être pilotés par des macro-commandes qui automatisent l'enchaînement des traitements.

Le choix du nombre de groupes de relevés est laissé à l'appréciation du classificateur ! Toutefois, les dendrogrammes des classifications 2 et 4 présentent habituellement une bonne ségrégation des groupes et laissent peu de liberté dans l'interprétation. Le dendrogramme issu du groupement à partir des coordonnées de l'Analyse Factorielle des Correspondances (classification 2) présente le plus souvent un phénomène d'agglutination : un ou plusieurs groupes réduits chacun à un seul relevé sont isolés à la fin du dendrogramme, les autres groupes pouvant être très hétérogènes bien que possédant chacun un noyau de bonnes espèces différentielles.

Les résultats des différentes classifications dépendent très étroitement de la quantité et de la qualité des données, ainsi que des algorithmes utilisés ! Il est fortement conseillé de comparer les dendrogrammes : si des procédures différentes donnent des résultats semblables (à quelques détails près), il est légitime de considérer que ces résultats rendent compte d'une bonne structure intrinsèque des données; dans le cas contraire, il faut peut-être mettre en cause l'échantillonnage. Dans la plupart des cas, l'élimination de quelques relevés fragmentaires, hétérogènes et exotiques (responsables de phénomènes d'agglutination) ou/et l'ajout de relevés complémentaires permet de clarifier la situation⁽¹⁾. Il est souvent opportun de retravailler manuellement le tableau final en examinant les dendrogrammes pour délimiter les groupes définitifs.

Les groupes de relevés issus de cette procédure peuvent être assimilés à des *syntaxons élémentaires* et les espèces discriminantes de chaque groupe à des espèces *différentielles* (voire à des espèces *caractéristiques régionales*). Il convient cependant de s'assurer de l'homogénéité et de la cohérence des groupes de relevés issus de l'analyse (cf. § 3.1.1.4).

Le traitement des données écologiques associées aux relevés se fait indépendamment de la typologie phytosociologique — qui se fonde, rappelons-le, uniquement sur les données floristiques —, de manière à mettre en évidence *a posteriori* des corrélations entre les syntaxons élémentaires et les variables environnementales (§ 3.1.2.2).

3.1.1.4. Les propriétés statistiques d'un tableau phytosociologique homotone

Chacun des tableaux homotones issus du tri manuel ou numérique des relevés jouit de propriétés statistiques particulières. Nous avons vu que pour qu'un tableau puisse être considéré comme homotone (*sensu lato*), il suffit qu'il satisfasse à des conditions d'homogénéité *relative* (§ 3.1.1.1). Les différents relevés qui constituent un tableau homotone doivent pouvoir être interprétés comme l'expression de la variabilité statistique d'une même

(1) Il est significatif de ce point de vue de constater que les tableaux triés "à la main" paraissent souvent plus homogènes que les tableaux directement sortis des logiciels d'analyse ! Ceci n'est pas surprenant si l'on tient compte du fait que le tri manuel fait intervenir conjointement le classement *et* l'élimination des relevés, cette deuxième composante étant beaucoup plus délicate dans une procédure d'analyse se voulant "objective".

combinaison floristique originale. Celle-ci peut être assimilée à l'*ensemble taxonomique (spécifique) normal* (ETN) du syntaxon élémentaire, défini par la liste des espèces non accidentelles (de fréquence relative supérieure ou égale à 10%) du tableau homotone qui sert à le définir. Il a été en effet montré (BARKMAN, 1958, WESTHOFF & VAN DER MAAREL, 1978) que le nombre d'espèces accidentelles croît à peu près linéairement avec le nombre de relevés, tandis que le nombre des autres espèces tend à se stabiliser à partir d'un nombre fini de relevés (même si le tableau n'est pas homotone !). Se pose alors le problème de la *représentativité* d'un tableau par rapport à l'ETN: un tableau réduit à un seul relevé est certes parfaitement homotone, mais ne contient le plus souvent qu'une fraction de l'ETN tel qu'il pourrait être défini à partir d'un grand nombre de relevés du même SyE. Pour pouvoir apprécier la variabilité d'un SyE et définir correctement l'ETN, il est donc nécessaire de disposer d'un nombre suffisant de relevés. On retrouve, au niveau du SyE, le problème de la nécessité de concilier *homogénéité* et *représentativité*, déjà évoqué à propos de l'aire minimale d'un relevé.

Les indices d'homotonité

L'homogénéité endogène d'un syntaxon élémentaire peut être testée à l'aide de l'**indice de similarité** (ou coefficient de communauté) de JACCARD SJ_{ij} , qui mesure la proportion d'espèces communes à deux relevés i et j par rapport au total des espèces qu'ils contiennent ensemble :

$$SJ_{ij} = \frac{a}{a + b + c}$$

- a = nombre d'espèces communes au relevé i et au relevé j
- b = nombre d'espèces présentes seulement dans le relevé i
- c = nombre d'espèces présentes seulement dans le relevé j

Un critère simple pourrait théoriquement être appliqué pour apprécier l'homogénéité interne d'un ensemble de relevés : un relevé appartient à un ensemble intrinsèquement homogène si et seulement si, vis-à-vis de *chacun* des relevés de ce groupe, il présente au moins autant d'éléments communs que d'éléments différentiels, autrement dit si le coefficient de communauté de Jaccard est supérieur ou égal à 0.5 pour toutes les paires de relevés de l'ensemble. Dans la pratique, cette exigence à la simplicité séduisante se révèle le plus souvent beaucoup trop restrictive: l'application rigoureuse de cette règle pourrait aboutir à une véritable pulvérisation des types (ensembles limités à un ou quelques relevés).

On mesure SJ_{ij} pour tous les couples de relevés du SyE; on relève la valeur minimum et la valeur moyenne de ces indices. On peut considérer que dans un tableau homotone, la valeur minimum des indices de Jaccard ne doit pas être inférieure à 0.1 (voire 0.2 pour un syntaxon paucispécifique); dans le cas contraire, le SyE doit être considéré comme provisoire ou être expurgé de ses éléments les plus « atypiques ».

Le calcul de la moyenne des indices entre chaque relevé et tous les autres permet de trier les relevés afin de définir un « *relevé-type* » (moyenne la plus élevée) et d'écarter éventuellement les relevés les plus excentriques (moyennes les plus basses). Ces relevés excentriques, qui ne sont pas utilisés pour la définition des SyE, seront secondairement rattachés au SyE dont ils se

rapprochent le plus.

D'autres indices ont été proposés pour « tester » l'homotonité d'un tableau phytosociologique. Citons en particulier (pour les symboles utilisés dans les équations, voir l'encadré):

Q Le *quotient de saturation* (TÜXEN *et al.*, 1977) est le rapport, exprimé en pourcentage, du nombre spécifique moyen n sur le nombre total d'espèces N (borne supérieure= 100%):

$$Q = 100 \frac{n}{N}$$

Il correspond également à la moyenne des coefficients de similarité de Jaccard de chaque relevé par rapport au relevé centroïde.

H L'*indice d'hétérogénéité* (KLEMENT, 1941) est l'inverse du rapport précédent (borne inférieure= 1, seuil d'hétérotonité= 3):

$$H = \frac{N}{n}$$

V L'*indice de variabilité* (DE FOUCAULT, 1979) s'obtient en retranchant 1 à l'indice d'hétérogénéité (borne inférieure= 0):

$$V = \frac{N}{n} - 1$$

T₁ L'*indice d'homotonité* de DE FOUCAULT (DE FOUCAULT, 1986) se base sur le rapport entre le demi-empan et l'écart-type du nombre d'espèces par relevé (valeur théorique selon la loi normale= 1.645, seuil d'hétérotonité= 2):

$$T_1 = \frac{S_{\max} - S_{\min}}{2\sigma}$$

T₂ L'*indice d'homotonité* de TÜXEN (TÜXEN ? *in* DE FOUCAULT, 1986) se base sur la différence entre le nombre spécifique moyen et le demi-empan du nombre d'espèces par relevé (valeur minimale= 1, seuil d'hétérotonité= 2):

$$T_2 = \frac{n + \left(\frac{S_{\max} - S_{\min}}{2} \right)}{n - \left(\frac{S_{\max} - S_{\min}}{2} \right)}$$

A Le *taux d'accidentelles* est la proportion d'espèces accidentelles du tableau (il dépend largement du nombre de relevés):

$$A = 100 \frac{N - N_0}{N}$$

D'autres estimations de l'homotonité partent de l'interprétation de l'histogramme des classes de fréquence de RAUNKIAER (RAUNKIAER, 1934; GUINOCHET, 1973; DE FOUCAULT, 1986;

Symboles conventionnels utilisés:

R	nombre total de relevés du tableau
N	nombre total d'espèces du tableau
n	nombre moyen d'espèces par relevé
s_{\min}	nombre minimum d'espèces par relevé
s_{\max}	nombre maximum d'espèces par relevé
σ	écart-type du nombre d'espèces par relevé
R_0	nombre minimal de relevés
N_0	nombre d'espèces de l'ensemble taxonomique normal (fréquence relative $\geq 10\%$)
N_I	nombre d'espèces de la classe de fréquence I (fréquence relative $\leq 20\%$)
N_{II}	nombre d'espèces de la classe de fréquence II (20% < fréquence relative $\leq 40\%$)
N_{III}	nombre d'espèces de la classe de fréquence III (40% < fréquence relative $\leq 60\%$)
N_{IV}	nombre d'espèces de la classe de fréquence IV (60% < fréquence relative $\leq 80\%$)
N_V	nombre d'espèces de la classe de fréquence V (fréquence relative > 80%)

**Signification et
utilité des
indices
d'homotonité**

WESTHOFF & VAN DER MAAREL, 1978). Selon la « loi de fréquence » de RAUNKIAER, l'histogramme d'un tableau homotone (fig. 3.2, en haut à droite) doit présenter une forme régulière en J ou en U, telle qu'il satisfasse à ces conditions:

$$N_i > N_{ii} > N_{iii} \text{ et } N_w < N_v$$

Dans le cas contraire, on peut considérer le tableau comme hétérotone.

L'application à des cas concrets des divers critères et seuils d'hétérotonté indiqués dans la littérature donne des résultats souvent contradictoires. On prétend souvent qu'ils permettent de conclure à l'hétérotonté (non-homotonité) d'un tableau, mais pas à son homotonité: la valeur-seuil à ne pas dépasser serait une condition nécessaire mais pas suffisante. Pourtant, l'application combinée de ces conditions aboutit facilement à désigner comme hétérotones des tableaux qui ne peuvent pourtant être partagés en sous-ensembles possédant des groupes d'espèces différentielles. Ces seuils correspondent en fait à des choix empiriques arbitraires et aucun ne peut prétendre constituer un critère universel: ils n'ont qu'une valeur indicative.

Ces indices peuvent être utilisés par contre avec profit pour la détermination *a posteriori* du nombre minimum nécessaire de relevés ainsi que pour une caractérisation statistique des syntaxons élémentaires.

À partir du tableau de chaque syntaxon élémentaire, on peut construire un graphique présentant l'accroissement du nombre d'espèces en fonction du nombre de relevés (les relevés étant classés par ordre croissant du nombre d'espèces par relevé), en distinguant⁽¹⁾ les espèces *accidentelles* (dont la fréquence relative dans le tableau est strictement inférieure à 10%) des autres espèces constituant l'*ensemble taxonomique normal* (ETN). On peut superposer à ce graphique la courbe du *quotient de saturation*. La fig. 3.2 en donne deux exemples.

Si le nombre de relevés est suffisant, les courbes présentent une allure générale asymptotique: après une augmentation plus ou moins rapide du nombre total d'espèces, celui-ci tend à se stabiliser. Toutefois, cette stabilisation n'est le plus souvent que relative, le nombre d'espèces accidentelles continuant à croître régulièrement avec le nombre de relevés. En revanche, on peut aisément mettre en évidence une saturation effective de l'*ensemble taxonomique normal*, correspondant à un nombre fini d'espèces N_o , à partir d'un nombre minimum de relevés R_o . Ce *nombre minimum de relevés* — qui dépend de l'ordre des relevés dans le tableau et qui doit donc être considéré comme une donnée indicative ! — est généralement compris entre 2 et 20. En ce qui concerne le *quotient de saturation*, on constate qu'il tend lui-même à se stabiliser à partir de ce seuil critique, bien que sa valeur continue généralement à baisser légèrement avec l'apparition de nouvelles espèces accidentelles.

De ces observations générales, on peut d'abord conclure qu'un tableau phytosociologique est d'autant plus homogène et représentatif de l'*ensemble taxonomique normal* d'un syntaxon élémentaire (les accidentelles en étant exclues) que le nombre de relevés est proche de R_o (ou légèrement

(1) suivant la recommandation de BARKMAN 1958.

supérieur). En effet, si le nombre de relevés considérés est inférieur à cette valeur minimale, l'homogénéité sera élevée, mais la représentativité insuffisante; à l'inverse, si R est très supérieur à R_0 , la proportion d'accidentelles a risque d'être très importante et l'homogénéité sensiblement plus faible.

Quand on compare les indices d'homotéité des syntaxons élémentaires (dont on admet la non-hétérotonité !), on remarque des différences sensibles. Le classement des tableaux selon leur indice d'hétérogénéité H permet de distinguer deux tendances:

1. Quand l'indice d'hétérogénéité est inférieur à 2 (exemple fig. 3.2, en bas), *i. e.* quand le quotient de saturation reste supérieur à 50%, l'histogramme de fréquences possède une forme générale en J (descendante vers la gauche) ou en U plus ou moins aplanie. Il s'agit de syntaxons paucispécifiques (cas de nombreux syntaxons muscinaux ou arborescents), pour lesquels le nombre minimum de relevés R_0 est faible (inférieur à 10). La courbe du quotient de saturation présente souvent un redressement en amont du seuil de saturation. Le pourcentage d'espèces accidentelles au seuil de saturation est inférieur à 15%.

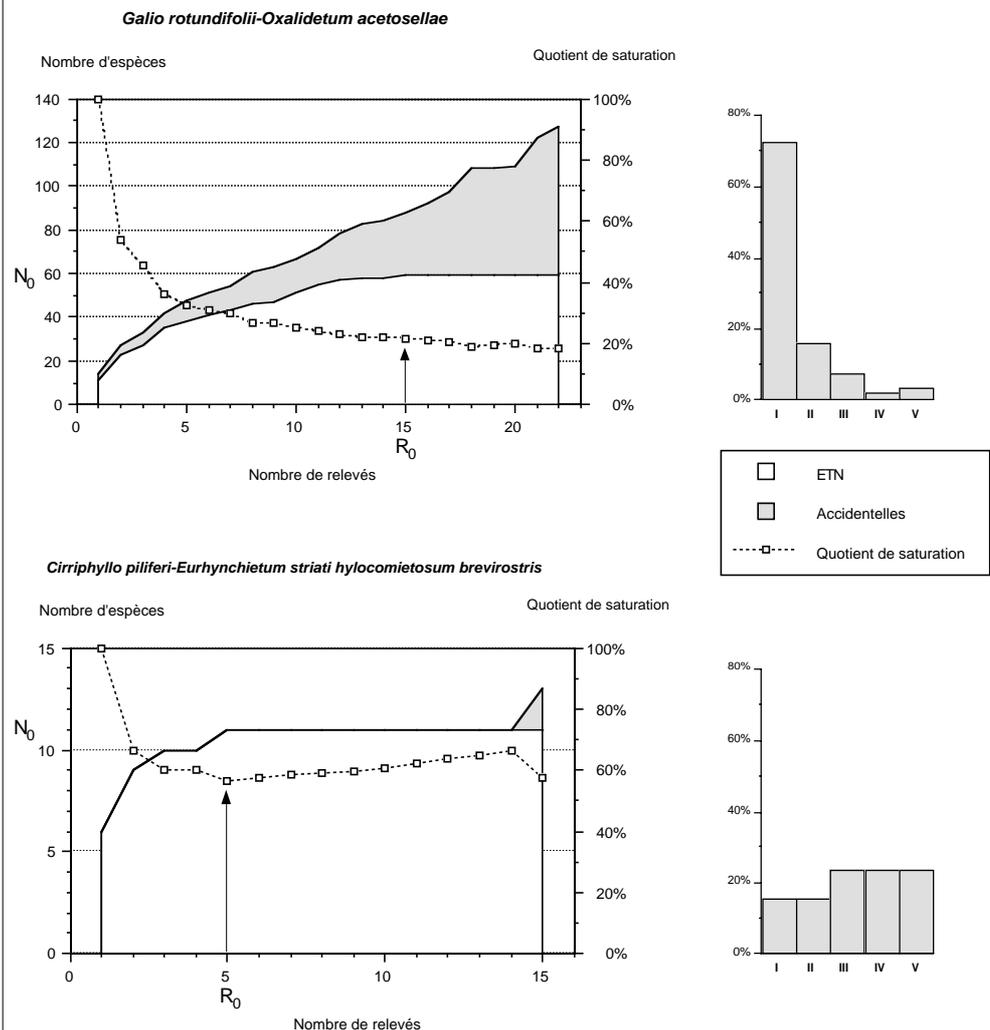


Fig. 3.2: Diagrammes d'homotéité et histogrammes de fréquences de deux syntaxons élémentaires.

2. A un indice d'hétérogénéité supérieur à 2 (quotient de saturation inférieur à 50%) correspondent des syntaxons élémentaires (exemple fig. 3.2, en haut) plus riches en espèces, pour lesquels l'histogramme de fréquences a une forme en J inversé (descendante vers la droite); le nombre minimum de relevés R_i est généralement compris entre 10 et 20, et le pourcentage d'espèces accidentelles au seuil de saturation est supérieur à 25%.

On s'aperçoit que les valeurs d'homotonité des tableaux de syntaxons élémentaires dépendent dans une large mesure de paramètres intrinsèques aux types de communautés considérés (nombre d'espèces, degré de maturité), voire du mode d'échantillonnage (représentativité des aires-échantillons, homogénéité floristique et structurelle, etc.). Par ailleurs, DE FOUCAULT (1979) a mis en évidence une corrélation positive entre l'indice de variabilité V d'un syntaxon élémentaire et la distance géographique moyenne entre les relevés du tableau qui le décrit.

3.1.2. *Les indices de biodiversité*

Les indices de diversité sont dérivés du calcul de l'entropie généralisée (RÉNYI, 1961; HILL, 1973; LEGENDRE & LEGENDRE, 1998) :

$$H_a = \frac{1}{1-a} \cdot \log \sum_{i=1}^q p_i^a$$

a est un nombre entier positif ou nul (généralement compris entre 0 et 2)

q est le nombre d'espèces

p_i est la fréquence relative ou l'abondance relative de l'espèce i

Pour les relevés phytosociologiques, le calcul de p_i se base sur le recouvrement R_i de chaque espèce, estimé ou déduit du code d'abondance-dominance :

$$p_i = \frac{R_i}{\sum_{i=1}^q R_i}$$

La mesure d'entropie peut être convertie en mesure de diversité (nombre positif ou nul, sans borne supérieure) :

$$N_a = \exp H_a$$

Les trois premiers ordres correspondent aux principaux indices de diversité utilisés en écologie :

Ordre	Entropie	Diversité
a = 0	$H_0 = \log q$	$N_0 = q$
a = 1	$H_1 = -\sum_{i=1}^q p_i \cdot \log p_i$	$N_1 = \exp H_1$
a = 2	$H_2 = -\log \sum_{i=1}^q p_i^2 = -\log(\text{concentration})$	$N_2 = \text{concentration}^{-1}$

Les diversités d'ordre 0, 1 et 2 représentent respectivement la *richesse spécifique*, la *diversité de SHANNON* et la *diversité de SIMPSON*.

Plus l'ordre de l'indice est élevé, plus le poids relatif des espèces rares ou peu abondantes est faible. Cette composante de la diversité peut être mesurée avec l'indice de *régularité (evenness)*, calculé comme le rapport de deux mesures de diversité, par exemple :

$$E = \frac{N_2}{N_0}$$

Ainsi calculée, la régularité varie entre 0 et 1 (toutes les espèces présentent la même fréquence ou abondance) et n'est pas corrélée avec la composante richesse spécifique.

3.1.3. *Caractérisation écologique des syntaxons élémentaires*

Ainsi, la délimitation d'un syntaxon élémentaire fait référence à une *homotonie relative*, estimée qualitativement en considérant la fidélité et la constance des éléments d'un ensemble taxonomique normal représentant une combinaison floristique originale, pouvant s'exprimer selon une variabilité statistique déterminée. Chaque syntaxon élémentaire est donc défini floristiquement par un certain nombre d'espèces différentielles et d'espèces constantes. En outre, pour être pleinement défini, un syntaxon élémentaire doit pouvoir être caractérisé par un certain nombre de *propriétés structurelles* (physionomie, types morphologiques et biologiques dominants, phénologie), *écologiques* (nature et caractéristiques du substratum, exposition, pente, conditions méso- et microclimatiques...), *chorologiques* (aire de répartition, origine de la flore), et *dynamiques* (place dans les successions cycliques primaires ou secondaires à l'intérieur des phytocénoses, liens dynamogénétiques avec les autres syntaxons élémentaires) *constantes et différentielles*.

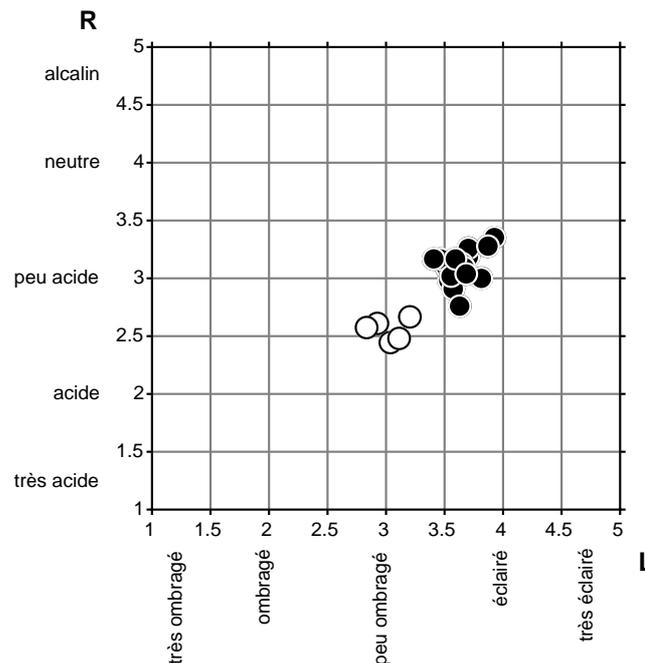
3.1.3.1. *Renseignements déduits de la composition floristique*

Un grand nombre de renseignements peuvent être déduits de la composition floristique de l'ensemble des relevés qui définissent le syntaxon élémentaire. Les systèmes de gestion relationnelle de bases de données permettent d'optimiser les calculs (GILLET, 1999).

Spectre écologique

En particulier, on peut utiliser les **valeurs écologiques indicatrices** des espèces constitutives du SyE (ELLENBERG *et al.*, 1991; LANDOLT, 1977) pour préciser l'écologie de celui-ci. Chaque espèce étant considérée comme un bio-indicateur des conditions climatiques (continentalité, température, lumière) et édaphiques (pH, richesse trophique, humidité, humus, texture), on peut établir un *spectre écologique* en calculant des moyennes à partir de chaque relevé ou à partir du relevé centroïde. On représente graphiquement la variabilité écologique du SyE à l'aide d'*écogrammes* (exemple fig. 3.3).

Fig. 3.3:
Écogramme représentant la dispersion des relevés de deux syntaxons élémentaires par rapport à deux valeurs écologiques de LANDOLT (lumière L et acidité du sol R).



La valeur écologique indicatrice E_i du relevé i est la moyenne des valeurs écologiques E_{ij} des espèces j du relevé i , pondérée, par exemple, par leurs recouvrements R_{ij} (n est le nombre d'espèces présentes dans le relevé et pour lesquelles la valeur écologique spécifique E_{ij} est non nulle) :

$$E_i = \frac{\sum_{j=1}^n (E_{ij} \cdot R_{ij})}{\sum_{j=1}^n R_{ij}}$$

La valeur écologique indicatrice E_s du syntaxon élémentaire s est calculée à partir de son relevé centroïde par la moyenne des valeurs écologiques E_{sj} des espèces j du SyE s , pondérée, par exemple, par le produit de leur fréquence relative F_{sj} et de leur recouvrement moyen R_{sj} (n est le nombre d'espèces présentes dans le SyE et pour lesquelles la valeur écologique spécifique E_{sj} est non nulle) :

$$E_s = \frac{\sum_{j=1}^n (E_{sj} \cdot F_{sj} \cdot R_{sj})}{\sum_{j=1}^n (F_{sj} \cdot R_{sj})}$$

Spectre biologique

Le **spectre biologique** du SyE (représentation relative des types biologiques de RAUNKIAER) donne de précieuses indications sur la structure, la physionomie et les stratégies adaptatives de la communauté. Deux spectres biologiques peuvent être calculés pour chaque syntaxon élémentaire : le premier est construit à partir du nombre d'espèces de chaque type biologique (spectre biologique simple); le deuxième utilise une pondération des espèces, par exemple avec le produit de leur fréquence relative et de leur

Spectre sociologique

recouvrement moyen dans le relevé centroïde (spectre biologique pondéré).

Le **spectre des groupes sociologiques** d'un syntaxon élémentaire apporte également de précieuses informations dans le cadre d'études dynamiques ou, plus généralement, lors de la comparaison d'unités apparentées. Lorsqu'il est construit sur la base des espèces caractéristiques et différentielles des unités supérieures, il devient un outil important pour effectuer un diagnostic syntaxonomique (cf. procédure de diagnostic automatique dans la bases de données *Phytobase*, GILLET, 1999).

Spectre dynamique

La représentation des éléments de l'*ensemble de l'avenir* (stades de développement des essences ligneuses) renseigne sur le rôle de la communauté muscinale, herbacée ou arbustive dans la dynamique de la régénération forestière. Les essences peuvent être classées selon leurs stratégies (pionnières, post-pionnières, dryades) et un **spectre dynamique des essences** peut être construit pour chaque relevé ou syntaxon élémentaire (GILLET, 1999).

Valeur pastorale

La **valeur pastorale** moyenne d'un syntaxon élémentaire herbacé (ou de chaque *faciès* de celui-ci si la variabilité est trop forte) peut être calculée à partir de la fréquence, du recouvrement moyen et de l'indice de valeur pastorale des espèces. Cette valeur pastorale pourra directement être reliée à un potentiel fourrager pour des applications agronomiques.

3.1.3.2. Corrélations avec des variables indépendantes

Les données écologiques et structurelles associées aux relevés (hauteur de la végétation, degré d'ombrage, altitude, etc.) peuvent faire l'objet d'une analyse statistique, afin d'appréhender leur variabilité et de dégager des caractères différentiels entre SyE.

L'outil statistique le mieux adapté à cette tâche est l'*analyse canonique des correspondances* (JONGMAN *et al.*, 1987). Cette technique d'ordination sous contrainte permet de traiter simultanément deux matrices de relevés (la matrice "espèces" contenant les données floristiques et la matrice "environnement" les descripteurs écologiques) dans le but de déterminer la part de chaque facteur explicatif dans la variation floristique. Nous ne détaillerons pas cette étape car elle dépend essentiellement de la problématique qui sert de cadre à l'étude phytosociologique. Notons simplement que cette méthode, aussi puissante soit-elle, et contrairement à une croyance fort répandue, ne permet pas d'élaborer directement un *modèle causal*, puisqu'elle se base sur une analyse *statique* des corrélations entre les facteurs explicatifs et la composition floristique (principe de la *régression multiple*); un véritable modèle causal ne peut être que *dynamique* et tenir compte du facteur temps.

3.1.3.3. L'achèvement de la typologie

Ainsi, à l'issue de cette phase de typologie, on dispose d'un catalogue des

différentes unités syntaxonomiques élémentaires, homogènes vis-à-vis de leur composition floristique et cohérentes vis-à-vis de leur déterminisme, qui pourront directement être intégrées dans la description des phytocénoses, mais qu'il sera utile également de situer précisément les unes par rapport aux autres dans un système de classification hiérarchique.

Certains des relevés écartés lors du classement préliminaire peuvent servir à décrire des *groupements provisoires* dont la définition statistique (floristique, écologique, structurale) devra être ultérieurement complétée, ce qui permettra de confirmer leur statut de syntaxons élémentaires. De même, il n'est jamais exclu qu'un syntaxon élémentaire défini puisse ultérieurement être scindé en plusieurs unités, à la faveur d'un complément d'échantillonnage.

3.1.4. *Nomenclature des syntaxons élémentaires et délimitation des associations*

Le nom des syntaxons élémentaires

Pour pouvoir nommer les syntaxons élémentaires en accord avec le *Code de nomenclature phytosociologique* (BARKMAN *et al.*, 1986), il est nécessaire au préalable de préciser leur rang hiérarchique par rapport à l'*association*. A ce niveau du travail synthétique, il est indispensable de se référer aux résultats publiés antérieurement pour rechercher si les syntaxons élémentaires induits par les opérations précédentes ont déjà été décrits et nommés par ailleurs. Dans ce cas, et si les conceptions sont compatibles, il suffit de reprendre les noms préalablement créés, qui précisent s'il s'agit d'associations ou de subdivisions de celles-ci. Dans le cas contraire, on propose un nouveau nom de syntaxon de rang déterminé (association, sous-association ou variante) pour chaque syntaxon élémentaire nouvellement créé.

Le nom scientifique d'une *association* est formé à partir de ceux de deux (exceptionnellement une) espèces choisies parmi les caractéristiques ou les différentielles de l'association. Le radical générique du second nom porte le suffixe *-etum* qui définit son rang hiérarchique. Une *sous-association* est désignée par une épithète (suffixe *-etosum*) formée à partir du nom d'une espèce différentielle positive de celle-ci.

Afin d'éviter des confusions avec les associations de conception classique, les noms des syntaxons à conception synusiale sont précédés d'une lettre capitale indiquant la catégorie de synusie (*A*, *B*, *H* ou *M*) suivie d'un astérisque. Par exemple, le nom *B*Abieti albae - Fagetum sylvaticae* désigne une association synusiale arbustive à *Abies alba* et *Fagus sylvatica*, qu'il ne faudrait pas confondre avec l'*Abieti-Fagetum*, association forestière classique de conception phytocénotique.

Regroupement des SyE en associations

Durant la phase, assez délicate, de délimitation des associations, il est donc généralement procédé à un regroupement des syntaxons élémentaires en un certain nombre d'associations, en tenant compte des données disponibles de la littérature. Les critères utilisés pour ce regroupement sont en priorité d'ordre floristique, au sens où les différents syntaxons élémentaires d'une même association doivent posséder un nombre significativement élevé

La structure de l'association

d'espèces communes. Cependant, les affinités floristiques étant nécessaires, mais non suffisantes (différentes combinaisons étant possibles), une association est aussi définie par une conjonction cohérente de caractères chorologiques, historiques, écologiques, structurels, l'ensemble de ces critères étant requis pour créer une unité autant que possible naturelle.

On regroupe donc dans un même tableau détaillé (non homotone !) les différentes subdivisions d'une même association. Du point de vue floristique, celle-ci doit posséder une combinaison originale d'espèces *caractéristiques* (à valeur essentiellement régionale) et/ou *différentielles*, formant l'"ensemble caractéristique" de l'association; en outre, les différents syntaxons élémentaires qui la composent partagent un certain nombre d'espèces caractéristiques des unités supérieures et de compagnes de haute fréquence.

Une association peut se subdiviser en plusieurs *sous-associations*, chacune étant caractérisée floristiquement par un lot d'espèces différentielles d'importance variable; idéalement, le nombre total des différentielles constantes des diverses sous-associations et variantes ne devrait pas excéder le nombre des constantes de l'association considérée globalement.

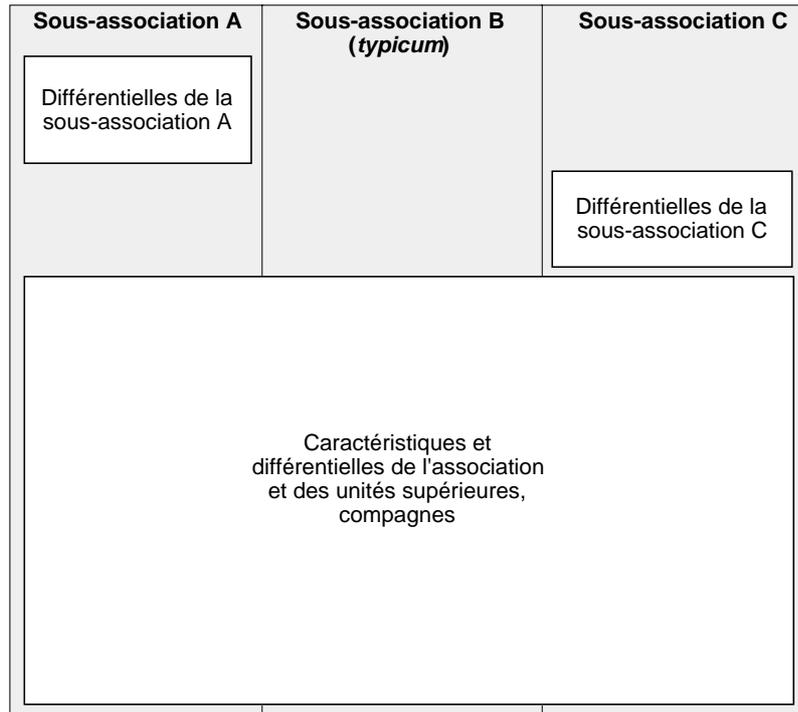
Deux modèles peuvent être distingués pour la structuration d'une association (fig. 3.4), dont une interprétation systématique sera proposée dans le chapitre 4.

Le plus souvent — quoique non obligatoirement — une association s'organise floristiquement autour d'une sous-association centrale ou *typicum*, différenciée *négativement* par rapport aux autres sous-associations, les espèces différentielles (positives) de ces dernières se retrouvant fréquemment dans d'autres associations (dans lesquelles elles peuvent différencier des sous-associations homologues). Ce modèle de structuration *radiale* d'une association résulte de la nature multifactorielle des causes de variabilité.

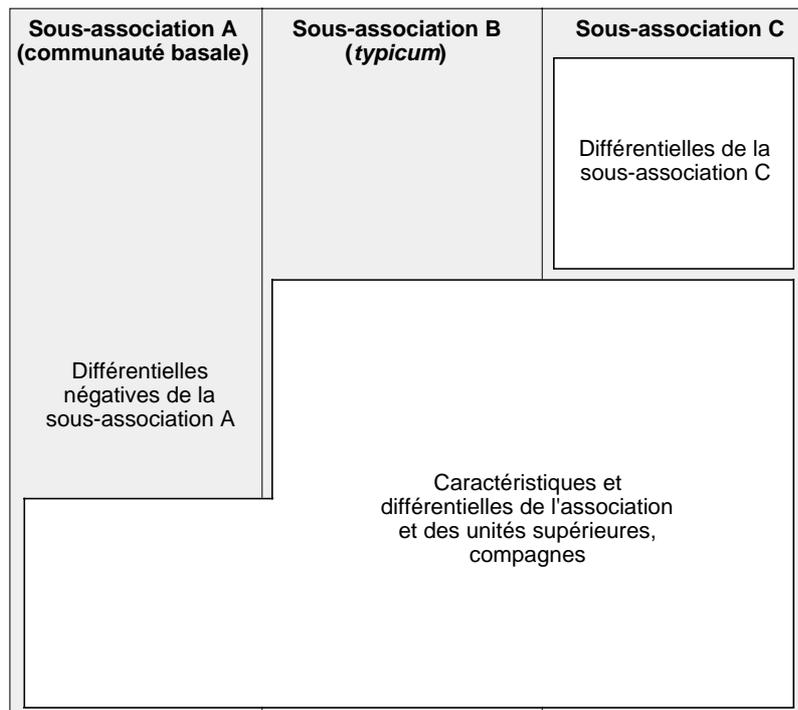
Il existe également des associations dans lesquelles les différentes sous-associations se différencient floristiquement de façon *linéaire* les unes des autres par enrichissement ou appauvrissement progressif à partir d'une sous-association *typicum* centrale. Ce type de structuration linéaire correspond généralement à une différenciation des variations floristiques selon un gradient écologique (intensité du piétinement) ou dynamique (degré de maturité ou de «saturation cénologique»). Les sous-associations les plus appauvries présentent les caractères d'une *communauté basale* (KOPECKY & HEJNY, 1974; JULVE, 1988).

Ces deux modèles théoriques d'organisation floristique des associations se combinent le plus souvent dans la réalité. Ils peuvent aisément être transposés à la subdivision des sous-associations en *variantes*, voire aux syntaxons de rang supérieur (généralisation possible à l'organisation géométrique du synsystème). Leur application à la délimitation des associations confère à ces unités hiérarchiques de base une structuration logique et une cohérence interne, chaque subdivision pouvant être considérée comme l'expression floristique de l'adaptation d'un archétype fondamental aux

différents facteurs de différenciation (introgression dynamique ou structurale, extension géographique ou écologique), représentant souvent la transition floristique, mais aussi écologique ou dynamique, vers d'autres associations.



Structure radiale



Structure linéaire

Fig. 3.4:
Deux modèles de structuration floristique d'une association.

3.1.5.

Classification hiérarchique des synusies

La comparaison des relevés synusiaux, surtout si elle a fait intervenir des analyses multivariées (groupement hiérarchique), a fait apparaître une structure hiérarchique dans les données floristiques. Il n'est toutefois pas souhaitable de construire un système syntaxonomique hiérarchique sur la seule base d'un échantillonnage régional. Il est par contre très utile de replacer ces résultats dans un contexte plus général, en s'appuyant sur les travaux synthétiques de la littérature phytosociologique. A ce stade, l'utilisation d'un référentiel syntaxonomique récent est une nécessité pour éviter la création inutile d'unités provisoires. Concernant les syntaxons essentiellement phanérogamiques, le seul référentiel publié entièrement compatible avec l'approche synusiale est aujourd'hui le *Synopsis phytosociologique de la France* (JULVE, 1993). De nombreuses autres références sont néanmoins partiellement utilisables, notamment les nombreuses synthèses portant sur les communautés unistrates (pelouses, prairies, manteaux, ourlets, communautés aquatiques et bryo-lichéniques, etc.).

Le rattachement des associations décrites à des alliances, ordres et classes phytosociologiques connues peut se faire de façon semi-automatique dans une *base de données relationnelle*, qui permet également de dresser le *spectre phytosociologique* d'un syntaxon élémentaire (représentation relative des différentes classes). Le diagnostic automatique de l'alliance, de l'ordre et de la classe peut se faire relevé par relevé pour tester l'homogénéité syntaxonomique d'un syntaxon élémentaire, ou SyE par SyE pour tester celle d'une association. L'information syntaxonomique consignée dans une telle base de données concerne l'appartenance phytosociologique des espèces du catalogue (caractéristiques de chaque unité phytosociologique).

Le système phytosociologique n'est pas figé : il doit évoluer parallèlement au progrès des connaissances. De *grandes synthèses* doivent s'attacher régulièrement à mieux définir les unités supérieures de la classification. Débordant du cadre régional qui est le domaine privilégié des syntaxons élémentaires, elles ne peuvent se fonder sur la comparaison des relevés de base mais plutôt sur les listes synthétiques (colonnes de fréquences ou relevés centroïdes) des syntaxons élémentaires. Elles permettent de réunir des syntaxons élémentaires définis dans des régions ou/et par des auteurs distincts, de circonscrire les associations et de redéfinir ou préciser les unités supérieures ainsi que leurs espèces caractéristiques et différentielles.

3.2.

La typologie des phytocénoses

La typologie des phytocénoses reprend toutes les étapes de la typologie des synusies et obéit aux mêmes règles, à un niveau d'intégration supérieur. Les paragraphes suivants insistent surtout sur les particularités liées à ce niveau.

3.2.1.

Isolement des types de phytocénoses

Définition des cœnotaxons élémentaires

Les relevés phytocénologiques sont comparés et triés par la technique des tableaux ou à l'aide d'analyses multivariées (cf. § 3.1.1). Ce travail aboutit à l'isolement de *cœnotaxons élémentaires*, définis par un *ensemble taxonomique normal*, i.e. une combinaison originale et répétitive de syntaxons élémentaires. Dans ces comparaisons, tous les syntaxons élémentaires sont supposés *a priori* posséder le même "poids" sociologique: fidèlement à la méthodologie sigmatiste, les listes de syntaxons sont comparées globalement, sans privilégier au départ une quelconque catégorie structurale ou floristique. On ne tient normalement pas compte de l'abondance-dominance. La confrontation des tableaux homotones permet de caractériser chaque cœnotaxon élémentaire (type de phytocénose) par un certain nombre de syntaxons élémentaires (types de synusies) *différentiels* et *constants*.

Caractérisation écologique

On complète obligatoirement la définition du cœnotaxon élémentaire par une *caractérisation écologique* (caractères stationnels, tels que topographie, exposition, pente, roche-mère, type de sol et profondeur, mésoclimat, traitement sylvicole...), *chorologique* (aire de répartition régionale observée et générale présumée, origine de la flore), *structurelle* (physionomie, agencement spatial et temporel des synusies, phénologie, introgressions structurales dans les toposéquences), *dynamique* (cycles dynamiques internes, situation dans les séries de végétation ou chronoséquences). Parmi ces nombreux caractères, on tente de mettre en évidence les plus discriminants, voire les plus déterminants, pour chaque type de phytocénose défini (recherche des caractères constants et différentiels). Au terme de cette phase, on dispose d'un catalogue régional des types de phytocénoses, qu'il sera souhaitable de structurer dans une classification hiérarchique.

3.2.2.

Nomenclature des cœnotaxons élémentaires et délimitation des cœnassociations

La phase synthétique de hiérarchisation commence par le regroupement des cœnotaxons élémentaires en *cœnassociations*. Chaque cœnassociation doit, de préférence, posséder un ou plusieurs syntaxons élémentaires *caractéristiques* (statistiquement inféodés plus ou moins strictement à l'ensemble des cœnotaxons élémentaires qui la composent). Un cœnotaxon élémentaire défini possédant en propre de tels éléments caractéristiques constitue à lui seul une cœnassociation. Dans le cas contraire, il peut être considéré comme une subdivision (*sous-cœnassociation*) d'une cœnassociation, ou éventuellement comme une cœnassociation autonome s'il se distingue par un grand nombre de syntaxons élémentaires différentiels. Les cœnotaxons élémentaires regroupés dans une même cœnassociation doivent nécessairement en outre posséder un certain nombre de caractères chorologiques et écologiques communs pour justifier leur rapprochement en une unité hiérarchique cohérente et naturelle.

Chaque cœnassociation ainsi définie se voit attribuer un nom en latin,

construit à partir des noms de deux idiotaxons élémentaires: le premier est choisi de préférence parmi les espèces caractéristiques ou différentielles d'un syntaxon élémentaire caractéristique ou différentiel de la cœnassociation; le radical générique du deuxième, choisi de préférence parmi les espèces dominantes, constantes et différentielles de la strate supérieure, porte le suffixe *-coenetum* précisant son rang hiérarchique. Les noms sont choisis en fonction de leur pouvoir évocateur, notamment par rapport aux formations végétales correspondantes. Les sous-cœnassociations sont désignées soit par l'épithète *typicum* (variations différenciées négativement), soit par un nom formé à partir de celui d'un idiotaxon caractéristique d'un syntaxon différentiel, affecté de la désinence de rang *-coenetosum*.

3.2.3. **Classification hiérarchique des phytocénoses**

Bien que cette étape ne soit pas indispensable, il peut être utile d'envisager le regroupement hiérarchique des types de phytocénoses sur la base de leur composition synusiale. Il importe de bien situer le cadre et le domaine de validité d'une telle classification:

- Si ce cadre est *régional*, il est possible de partir directement des *listes de syntaxons élémentaires* des relevés de phytocénoses ou des relevés centroïdes des cœnotaxons élémentaires.
- Si ce cadre est plus *général*, les comparaisons se baseront sur des *listes d'alliances* (et non de syntaxons élémentaires), de manière à rendre possibles les comparaisons entre régions éloignées ne possédant qu'un nombre limité de syntaxons élémentaires communs.

Les cœnassociations peuvent être regroupées en *cœnalliances*, sur la base de leurs ressemblances vis-à-vis de la composition synusiale. Chaque cœnalliance est définie par un lot de syntaxons (SyE ou alliances) caractéristiques et différentiels, ainsi que par certains caractères discriminants déduits de la recherche de son déterminisme. Le nom est construit selon le même principe que pour une cœnassociation, à l'aide du suffixe *-coenion*. À leur tour, les cœnalliances sont regroupées en *cœnordres* (suffixe *-coenotalia*), et en *cœnoclasses* (suffixe *-coenetea*).

4. *La modélisation systémique de la végétation*

4.1. *L'approche systémique en phytosociologie*

L'approche systémique est utilisée depuis longtemps en écologie, essentiellement pour élaborer des *modèles quantitatifs* du fonctionnement des écosystèmes en termes de flux de matière et d'énergie, ou de la dynamique de populations prédateurs-proies. La phytosociologie est une science essentiellement qualitative, son but principal étant de décrire et d'explicitier la *diversité* des communautés végétales. Pour cette raison, elle s'est développée indépendamment de ce courant systémique. Mais aujourd'hui, la « révolution systémique » qui agite le monde des sciences naturelles et humaines nous ouvre de nouvelles perspectives.

L'approche systémique et structuraliste a été introduite en phytosociologie par DE FOUCAULT (1984, 1993). Elle est devenue une composante fondamentale de l'approche synusiale intégrée (GILLET *et al.*, 1991).

4.1.1. *Principes généraux de l'approche systémique*

4.1.1.1. L'esprit de la démarche systémique

La systémique n'est pas une méthode, mais plutôt un état d'esprit, comme le résume très bien SCHWARZ (1988):

« L'approche systémique est un état d'esprit, une façon de voir le monde, (...), de rechercher les régularités (invariants, etc.), de dégager les structures, les fonctions, les processus, l'évolution, l'organisation. Cette nouvelle façon de penser, complémentaire de l'approche analytique cartésienne, se caractérise surtout par la prise en compte de la globalité des phénomènes, de leur structure, leurs interactions, leur organisation et leur dynamique propre. Nouvelle discipline, la systémique regroupe les démarches théoriques, pratiques et méthodologiques relati-

ves à l'étude de ce qui est reconnu comme trop complexe pour pouvoir être abordé de façon réductionniste et qui pose des problèmes de frontières, de relations internes et externes, de structure, de lois ou de propriétés émergentes caractérisant le système comme tel ou des problèmes de mode d'observation, de représentation, de modélisation ou de simulation d'une totalité complexe. »

4.1.1.2. Caractères généraux d'un système

Un système peut être défini sommairement comme un *ensemble organisé de composants unis par des relations*.

Les systèmes sont *hiérarchisés*: chaque système peut être considéré comme composant d'un système plus global et peut être décomposé en sous-systèmes à un niveau d'intégration inférieur.

Un système possède une *frontière*, qui est la conséquence de processus d'*autonomisation* (bouclage du système sur lui-même).

Un système présente des *propriétés émergentes* non déductibles des propriétés de ses composants mais liées à des processus d'*organisation* (rétroactions positives et négatives, régulations).

4.1.2.

Composants et frontières des systèmes phytosociologiques

L'application du concept de système est particulièrement bien adaptée à l'approche synusiale intégrée, en raison de l'adéquation qui est recherchée entre les objets phytosociologiques et les *niveaux d'organisation* de la végétation. Il est possible de considérer chaque communauté végétale, à partir du niveau d'organisation de la phytocénose⁽¹⁾, comme un système.

Un *système phytosociologique* est un système dont les *composants* sont des communautés végétales, identifiées chacune à un taxon phytosociologique (syntaxon ou cœnotaxon), et unies par des *relations* spatiales et temporelles.

Selon la nature des composants et des frontières, on peut définir différents systèmes phytosociologiques emboîtés (GILLET *et al.*, 1991). Les principaux sont les suivants:

- Un *système phytocénotique* est composé de *synusies* végétales et sa frontière correspond aux limites d'une *phytocénose*; il est caractérisé par des invariants mésoclimatiques, géologiques, topographiques et biotiques.
- Un *système tésélaire* est composé de *phytocénoses* ou de *synusies* et sa frontière correspond aux limites d'une *tesela*; il est caractérisé par des invariants mésoclimatiques, géologiques, et topographiques.
- Un *système caténaire* est composé de *teselas* ou de *phytocénoses* et sa frontière correspond aux limites d'une *catena*; il est caractérisé par des invariants mésoclimatiques et géomorphologiques.

Chacun d'eux peut être décomposé selon les besoins en *systèmes unistrates*,

(1) Les synusies peuvent aussi être considérées comme des systèmes dont les composants sont les organismes végétaux; les relations pertinentes à ce niveau (compétition intra- et interspécifique, coopération...) sortent toutefois du cadre de la phytosociologie et requièrent des méthodes spécifiques.

dont les composants sont des synusies appartenant à une seule catégorie (arborescente, arbustive, herbacée ou muscinale). La plupart des premiers systèmes prairiaux définis par DE FOUCAULT (1984) correspondent à des systèmes tésélaire ou caténaire unistrates.

4.1.3. *Nature des relations entre composants des systèmes phytosociologiques*

Certaines relations entre les divers composants d'un système phytosociologique peuvent être assimilées (DE FOUCAULT, 1993) à des *transformations* (relation orientée telle que l'on puisse définir un *initial* et un *final*). Ces transformations seront *réelles* ou *virtuelles* selon qu'elles provoquent ou non le remplacement effectif d'un composant initial par un composant final. Une transformation peut être concrétisée par l'action sur le composant initial d'un *opérateur de transformation*, qui peut être une contrainte écologique.

Certaines *interrelations* entre composants, qui ne sont pas des transformations, peuvent être intéressantes à considérer: influence déterminante d'un composant sur le maintien d'un autre composant (synusie épiphytisque subordonnée à une synusie arborescente), ou sur le développement d'un autre composant (synusie herbacée favorable au développement d'une synusie arbustive).

Deux objets phytosociologiques unis par une relation présentent généralement des *invariants* floristiques ou synusiaux (espèces ou syntaxons communs) par *introgression* structurelle (transitions entre ensembles structurels), dynamique (espèces pionnières ou relictuelles) ou topographique (contamination par contact).

Selon qu'elles correspondent directement ou non à des processus dynamiques, on peut classer les relations (transformations ou interrelations) en deux grandes catégories, *temporelles* et *spatiales*, symbolisées par des flèches (fig. 4.1) dans les réseaux systémiques.

4.1.3.1. *Relations temporelles*

Les relations temporelles désignent des changements au cours du temps. Elles sont symbolisées par une flèche, dont la pointe unique, creuse (\rightarrow), est dirigée vers l'état final. Si la relation est réversible, une deuxième flèche pointera dans la direction opposée.

Il s'agit essentiellement de la *transformation au cours du temps* d'un objet phytosociologique, provoquée par un changement local des conditions du milieu, d'origine endogène ou exogène. Cette transformation s'accompagne du remplacement progressif (effet d'une *contrainte*) ou brutal (effet d'une *perturbation*) d'un objet initial par un objet final. Si les composants sont des synusies, l'objet initial et l'objet final appartiennent à la même catégorie (relation intrastrate). Un symbole superposé à la flèche indique le déterminisme principal de la relation; au besoin, une même flèche peut supporter plusieurs symboles.

Il peut s'agir d'autre part d'une *interrelation entre ensembles structurels* (relation interstrate), symbolisée par une flèche à base plate, qui signifie que

les espèces de la synusie vers laquelle pointe la flèche participent au cours de leur développement à la synusie désignée par la base de la flèche.

4.1.3.2. Relations spatiales

Les relations spatiales sont des transformations ou des interrelations qui n'ont pas de signification dynamique. Elles sont symbolisées par des flèches à une (relation unilatérale) ou deux (relation bilatérale) pointes pleines (\rightarrow).

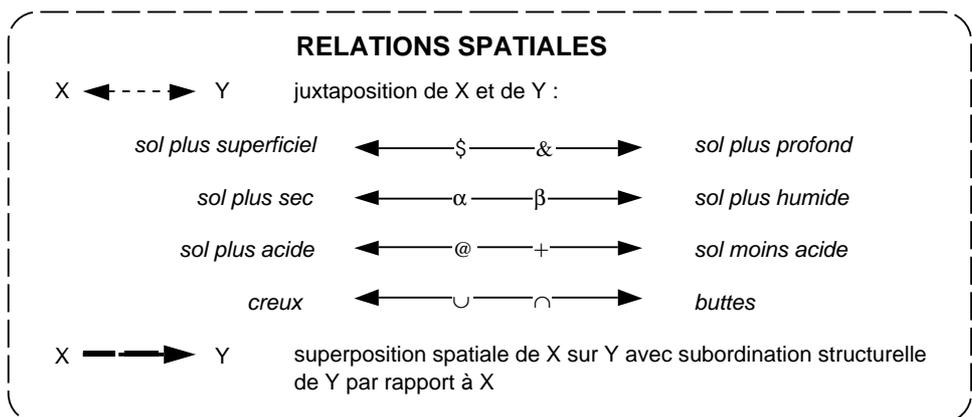
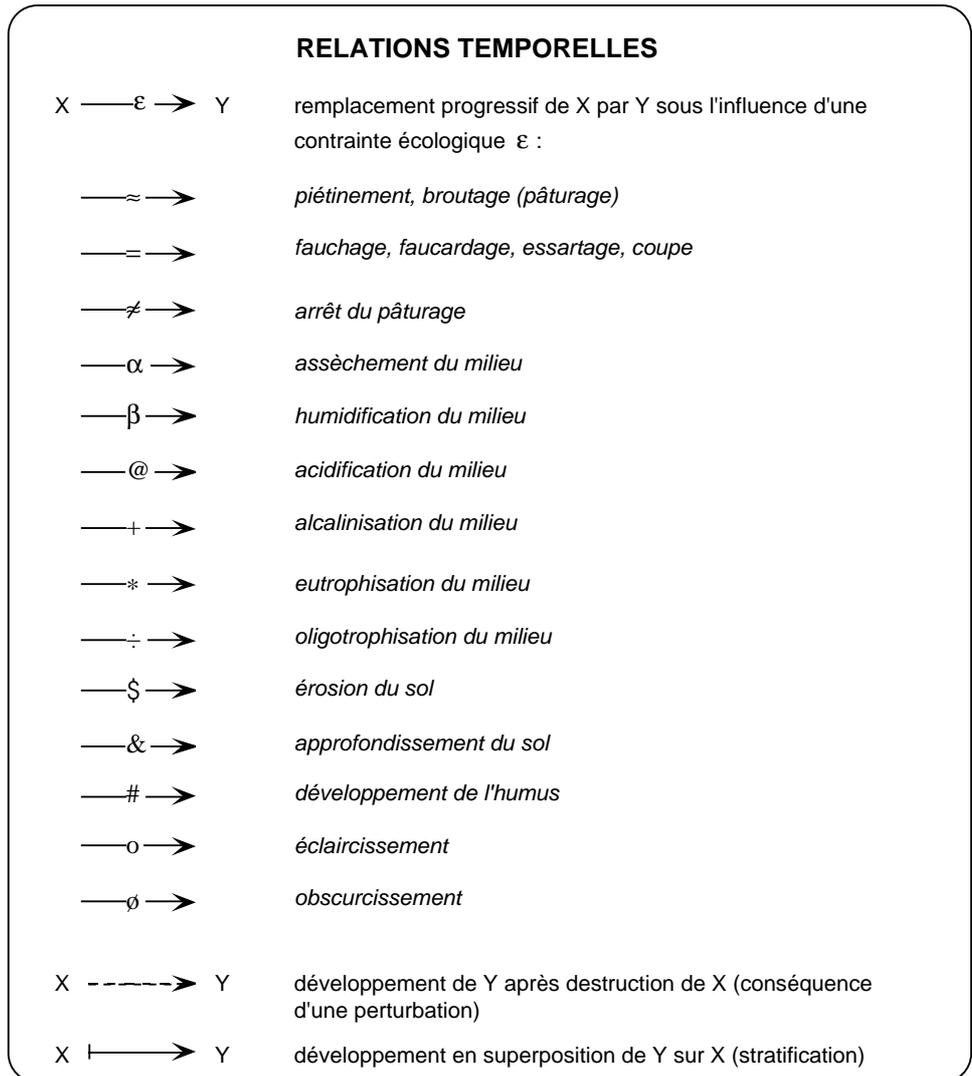


Fig. 4.1: Symbolisme conventionnel des principales relations étudiées dans les systèmes phytocénétiques.

Il peut s'agir d'une relation bilatérale de *juxtaposition* (contact horizontal privilégié) entre deux objets phytosociologiques étroitement liés structurellement mais n'entretenant pas de liens dynamiques directs à l'échelle spatio-temporelle du système considéré. Le déterminisme de ces «transformations spatiales» est essentiellement (micro-)topographique (p. ex. alternance de creux et de buttes) et/ou édaphique (p. ex. profondeur du sol); il est précisé par deux symboles opposés superposés au filet de la flèche.

La relation de *superposition* concerne une relation unilatérale de dépendance écologique entre une synusie d'un ensemble structurel supérieur et une synusie conditionnée (subordination structurelle): il peut s'agir par exemple de la relation d'une synusie muscinale épiphyte ou d'une synusie herbacée de sous-bois subordonnée à une synusie arborescente, ou encore d'une synusie herbacée d'ourlet à une synusie arbustive de manteau. La flèche pointe vers la synusie subordonnée. Ce type de relation unit des objets phytosociologiques très différents qui n'ont pas ou peu de points communs (invariants); la synusie qui détermine la relation de dépendance agit sur la synusie conditionnée par l'intermédiaire d'une modification du milieu endogène de la phytocénose.

4.2. ***Modélisation qualitative des systèmes phytocénotiques***

Des modèles descriptifs de la structure et de l'organisation des phytocénoses sont établis sur la base de la composition synusiale observée et des relations supposées entre les synusies. La comparaison des réseaux de relation des systèmes concrets permet de dégager des invariants de structure, indépendamment de la diversité de leurs composants.

4.2.1. ***Le réseau systémique d'une phytocénose***

Le graphe ou *réseau systémique* est un *modèle qualitatif* qui résume les connaissances et les hypothèses sur la structure et l'organisation d'un système phytocénotique concret. Sa construction se base sur l'ensemble des observations de terrain (contacts, superpositions entre synusies, relations avec les sols et la microtopographie) et des connaissances acquises sur le déterminisme des syntaxons élémentaires qui composent la phytocénose (corrélations avec les données environnementales, valeurs écologiques). Elle s'appuie également sur les invariants floristiques entre les synusies (groupes d'espèces communes), qui fournissent de précieux indices sur leurs liens dynamiques et spatiaux.

Dans un réseau systémique, les composants sont représentés par les noms des syntaxons élémentaires et les relations par les flèches systémiques. On appelle *orbite systémique* d'un syntaxon élémentaire l'ensemble des composants du système reliés directement à lui par une *transformation*, quel que soit son sens (DE FOUCAULT, 1993). L'ensemble des syntaxons en relation les uns avec les autres par une *même transformation* constitue une *série*.

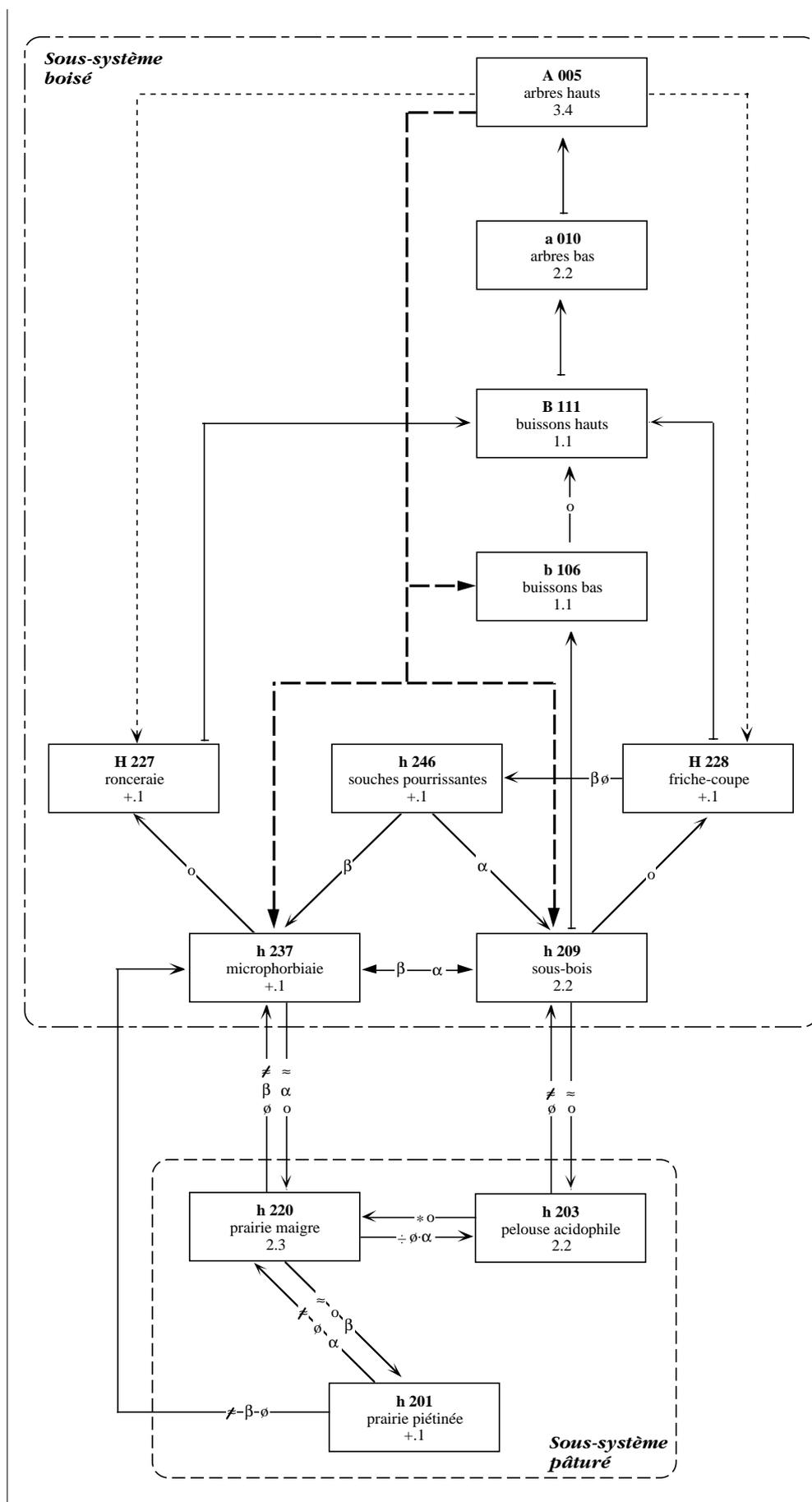


Fig. 4.2: Exemple de réseau systémique d'une phytocénose de pâturage boisé (Franches-Montagnes).

pour acquérir des informations sur ceux-ci grâce aux orbites systémiques (DE FOUCAULT, 1993). Par contre, leur nature purement qualitative ne permet pas de faire des prédictions sur le comportement dynamique global des systèmes; il faut pour cela passer à une modélisation quantitative.

4.3.

Modélisation dynamique quantitative

L'étape ultime de la modélisation systémique nécessite l'abstraction mathématique, c'est-à-dire l'élaboration de modèles quantitatifs simplifiés (systèmes d'équations différentielles), à partir d'une structure formelle qualitative plus ou moins complexe. On peut alors avoir recours à des simulations numériques sur ordinateur, qui permettent de tester le comportement dynamique de ces modèles quantitatifs en les appliquant à des cas concrets. On espère ainsi déterminer les tendances de l'évolution spontanée de la végétation, en fonction des constantes de l'environnement physique (supposé stable), des variables de contrôle d'origine humaine (déboisement, exploitation des arbres, charge en bétail, fertilisation), et de l'état initial (types et taux de recouvrement des différentes synusies).

4.3.1.

Principes généraux de la démarche prédictive

La démarche *prédictive* sous-jacente à toute modélisation d'un système dynamique fait explicitement référence à la *causalité* des phénomènes, aux processus qui génèrent les structures observées (*modèle causal*), contrairement à l'approche « observationnelle » (dite aussi *prévisionnelle*) basée sur les *corrélations* entre les données biologiques et environnementales (*modèle statistique*).

Ces deux approches quantitatives utilisent des outils mathématiques radicalement différents:

- L'approche prévisionnelle utilise les *corrélations linéaires multiples* pour aboutir à une *loi statistique*, du type:

$$X = a_1.E_1 + a_2.E_2 + \dots + a_n.E_n$$

où X représente l'état prévisible d'une variable biologique, E_i la valeur d'une variable environnementale mesurée i , a_i une constante de régression. Cette équation ne fait pas intervenir le temps.

- L'approche dynamique prédictive utilise quant à elle des systèmes d'*équations différentielles*. Ces équations, qui font intervenir le temps, sont par exemple de la forme:

$$\frac{dX}{dt} = b.X + c.Y$$

où X et Y sont des variables qui peuvent s'accumuler, b et c des variables instantanées ou des constantes. La connaissance d'un état initial permet, par résolution analytique ou numérique des équations différentielles, de prédire l'état ultérieur du système ainsi modélisé.

Notre intuition se prête mal à la compréhension des processus complexes, qui font intervenir des *boucles de rétroaction positive et négative*. Les

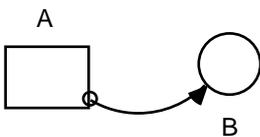
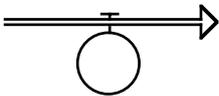
modèles statistiques prévisionnels sont fondés sur une vision *statique* des phénomènes et utilisent les principes de la *causalité linéaire*: les causes sont nettement distingués des effets, la cause d'un phénomène dynamique est une force extérieure (l'environnement), chaque facteur causal agit de manière indépendante et les effets de ces facteurs s'additionnent... Ces outils ne sont pas plus adaptés que notre intuition à l'étude des systèmes dynamiques, qui mettent en jeu des relations de *causalité circulaire* entre les phénomènes. C'est la structure interne d'un système — les relations non linéaires entre les facteurs de causalité — qui détermine sa dynamique, plus que les contraintes extérieures.

Les structures formelles des systèmes phytocénétiques ont l'avantage de mettre en évidence de nombreuses boucles de rétroaction (liées aux cycles de régénération par exemple). La représentation qualitative des réseaux systémiques présente cependant un certain nombre de limitations: elle n'impose pas suffisamment de rigueur lors de son élaboration; elle ne lie pas rigoureusement la structure au comportement dynamique, elle ne se prête pas à la simulation et ne fournit aucune indication quantitative.

Nous utiliserons un outil de simulation numérique (logiciel STELLA, disponible pour Mac OS ou Windows) pour élaborer des modèles quantitatifs à partir des structures formelles.

4.3.2.

Le langage symbolique de STELLA



Construction du modèle

STELLA est un logiciel à interface graphique. Les équations différentielles sous-jacentes au modèle ne sont visibles que sur demande ! Un modèle se construit graphiquement à partir de quatre types d'objets, sous forme d'icônes:

- Le *réservoir (stock)* symbolise une variable qui peut s'accumuler, de manière continue ou discontinue.
- Le *flux (flow)* représente la dérivée temporelle du réservoir auquel il est associé:

$$flow = \frac{d(stock)}{dt}$$

Il peut correspondre à un *inflow* (flux entrant) ou à un *outflow* (flux sortant); il s'agit d'une variable instantanée, qui ne s'accumule pas.

- La *variable auxiliaire (converter)* est une variable instantanée ou une constante qui convertit des *inputs* en *outputs*.
- Le *lien (connector)* est une relation causale entre deux variables; un lien entre une variable A et une variable B signifie: «B dépend de A».

La modélisation des systèmes phytocénétiques sous STELLA permet une formalisation rigoureuse du réseau d'hypothèses concernant la dynamique

**Principes
généraux de la
construction
d'un modèle**

interne du système, sa causalité, ses modalités et, par exemple, les conséquences de sa gestion sylvo-pastorale. Les composants de ces systèmes sont les *synusies végétales*, que l'on peut assimiler à des *réservoirs* reliés entre eux par des *flux* (*transformations temporelles*), eux-mêmes contrôlés par des *variables auxiliaires* (*contraintes*) biotiques (ombrage, pression de pâturage...) et abiotiques (altitude...).

Le premier travail consiste à construire un *diagramme* de la structure du modèle. Il faut pour cela d'abord disposer les réservoirs, les flux, les variables de contrôle auxiliaires et préciser les liens. Les «nuages» représentent les frontières du système. Il faut ensuite *quantifier* les liens et les flux et attribuer des valeurs initiales aux variables.

Après avoir choisi une méthode d'intégration et spécifié l'intervalle de temps ainsi que le pas d'intégration *dt*, on peut effectuer une première simulation. On réglera ensuite les paramètres quantitatifs de manière à obtenir un comportement réaliste du modèle, à l'aide de *tests de sensibilité*.

Si le modèle échoue malgré ces réglages, il conviendra de revoir sa structure, jusqu'à obtenir un résultat satisfaisant.

L'élaboration d'un modèle avec STELLA se fait selon deux axes principaux:

- La *simplification* nécessite la *sélection* et l'*agrégation* des éléments et des relations essentielles, que l'on suppose être les agents déterminants de la dynamique du système, parmi la multitude d'objets et de facteurs identifiables dans le système réel; un bon modèle doit être le plus simple que possible, mais pas trop simple !
- La *symbolisation* est une opération d'*abstraction*, indispensable à la construction mathématique sous-jacente au modèle (équations différentielles !); plus un modèle est symbolique, plus il est manipulable et contrôlable.

Plusieurs règles sont à respecter pour arriver à une modélisation efficace:

1. Commencer par établir les frontières du système en fonction de ses objectifs: quels sont les éléments qui interviennent effectivement dans le comportement dynamique qui nous intéresse ?
2. Eviter de collectionner des masses de données numériques avant de proposer un modèle.
3. Choisir d'abord le plus haut niveau d'agrégation, en sélectionnant et en agrégeant au maximum dans un premier temps, quitte à subdiviser et ajouter des éléments quand les limitations d'un premier modèle trop simple apparaissent.
4. Ne pas compliquer le modèle uniquement pour qu'il ressemble davantage au système réel: pratiquement, il faut éviter de faire d'abord une liste de tous les facteurs à inclure.
5. Ne pas mélanger plusieurs variables en une seule.
6. Commencer par un modèle "continu", quitte à le "discrétiser" par la suite si nécessaire.
7. Quand la "plomberie" du premier modèle est en place, ne pas oublier de mettre en place les boucles de rétroaction (liens circulaires).
8. Spécifier des valeurs quantitatives pour les variables, les flux et les conditions initiales; préciser la nature des liens (équations).
9. Faire tourner le modèle en utilisant des tests de sensibilité afin de régler les paramètres quantitatifs; choisir correctement l'intervalle de temps, le pas et la

méthode d'intégration.

10. Améliorer le modèle en augmentant progressivement sa complexité (nombre de variables et de liens) et son degré de symbolisation.

11. Utiliser en priorité les processus génériques universels dans la construction symbolique.

Le principe général de cette démarche peut être illustré par le graphique de la figure 4.4 ci-dessous.

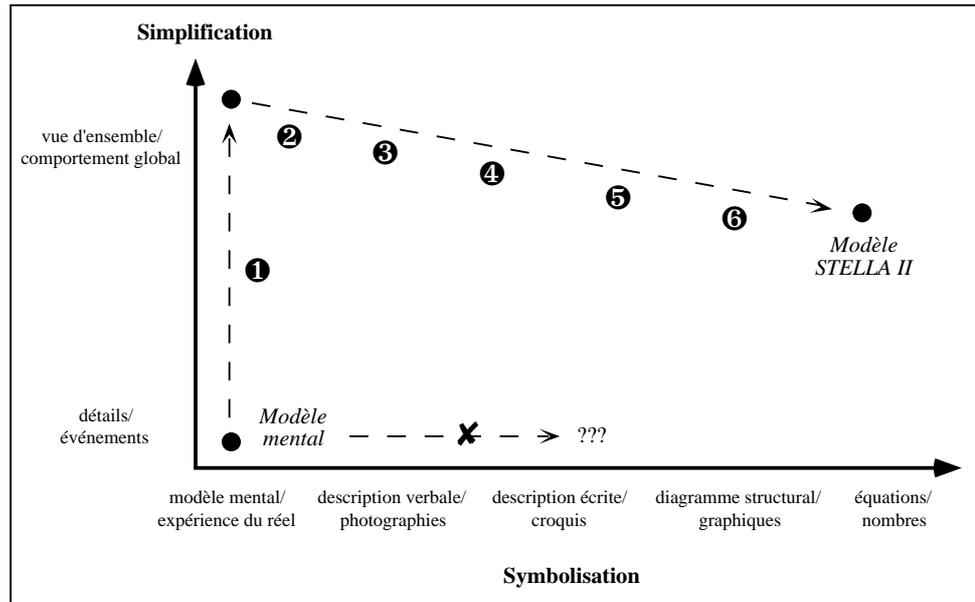


Fig. 4.4: Les étapes de l'élaboration d'un modèle dynamique quantitatif.

4.3.3.

Simulation du comportement dynamique du modèle

Considérons le modèle très simplifié (voir diagramme fig. 4.5) d'un système phytocénotique de pâturage boisé réduit à 4 éléments: une synusie ligneuse A_1 , une synusie herbacée de pelouse maigre H_1 (valeur pastorale $VP_1=30$), une synusie herbacée de pré pâturé fertilisé H_2 ($VP_2=40$), et une synusie herbacée de friche H_3 ($VP_3=10$). On suppose que les trois synusies herbacées recouvrent la totalité de la surface. Au temps 0, le recouvrement de H_1 est de 30% ($H_1=0.3$), celui de H_2 de 50%, et celui de H_3 comme de A_1 est de 20%.

La valeur pastorale globale initiale est alors égale à:

$$VP = VP_1 \times H_1 + VP_2 \times H_2 + VP_3 \times H_3 = 31$$

Si l'on admet le modèle de DAGET & POISSONET (adapté par LOISEAU, 1989), on peut calculer une charge théorique optimale CO au temps 0:

$$CO = 36.5 \times VP = 1131.5 \text{ kgPV/ha/saison (kg de «poids vif», soit 0.62 UGB/ha/an)}$$

La modélisation permet de tester les paramètres-clés de l'organisation du système, et de prévoir son évolution, à partir de scénarios de simulations. Le résultat de l'un de ces scénarios est illustré par les graphiques de la fig. 8.

Supposons que sur ce pâturage l'exploitant maintienne pendant les 10 premières années un cheptel bovin dont la charge est de 2200 kgPV/ha/saison. On constate que cette charge est trop élevée par rapport à la charge

optimale et la régénération forestière est compromise.

Afin d'y remédier, l'exploitant diminue la charge et la maintient à 900 kgPV/ha/saison (valeur inférieure à la charge optimale), ce qui a pour conséquence de favoriser l'embroussaillage au détriment des herbages et de la valeur pastorale.

Pour finir, à partir de la 26ème année, l'exploitation de 75% des jeunes arbres et le maintien de la charge à une valeur légèrement supérieure à sa valeur optimale permettent de trouver en quelques années un équilibre dynamique (*steady-state*), qui préserve à long terme et à moindres frais l'intégrité de l'écosystème mixte.

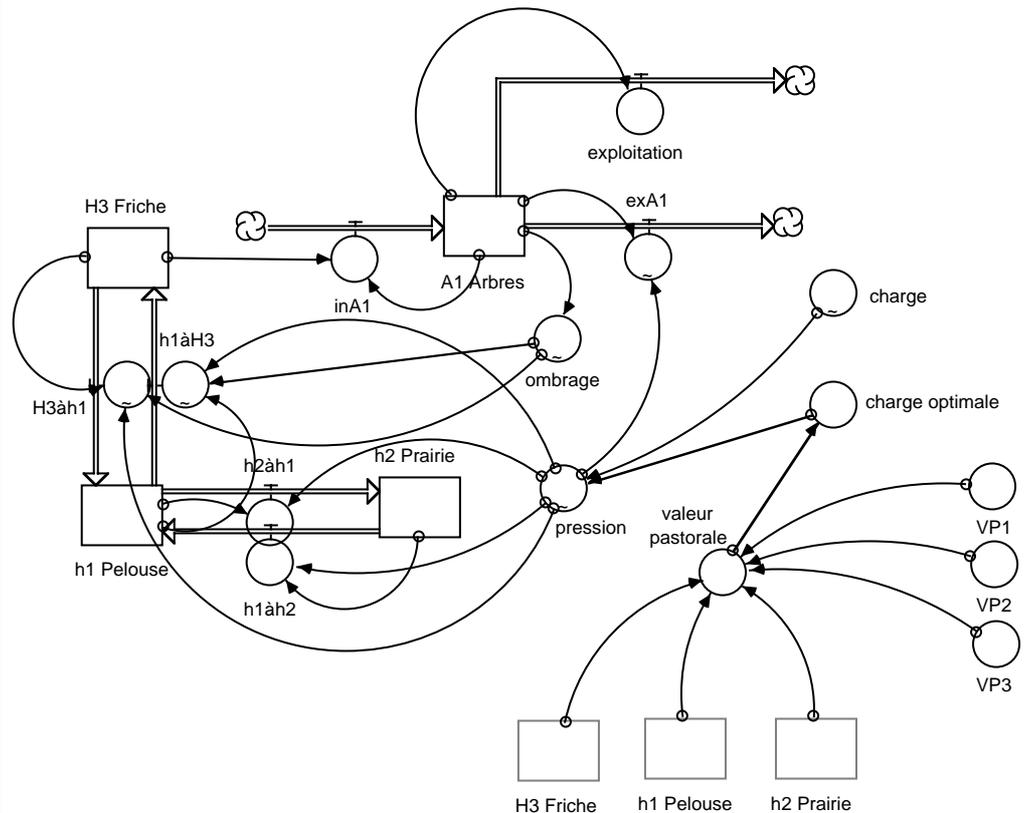


Fig. 4.5:
Modèle quantitatif
simplifié d'un système
de pâturage boisé
(diagramme STELLA).

4.3.4. Validation du modèle

Pour qu'un modèle quantitatif soit valable, il ne suffit pas que son comportement soit conforme aux situations observées qui ont servi à le construire. Il est nécessaire de *valider* le modèle par de nouvelles observations. La validation d'un modèle peut se faire à deux degrés:

- L'application du modèle à des cas qui n'ont pas été prévus pour son élaboration permet de tester sa robustesse et son adéquation à un large éventail de situations.
- La véritable validation du modèle passe par la prédiction d'un état final inconnu à partir d'un état initial connu, suivie dans une deuxième étape de la vérification de la prédiction sur le cas réel.

Ce type de modélisation présente toutefois des limites: il considère l'évolution globale d'une phytocénose réduite à un point (supposée

spatialement homogène) et ne tient pas compte du type de système d'exploitation pastorale. La prochaine étape sera de développer des *modèles dynamiques spatialement explicites*, capables de tenir compte des effets de voisinage et de la compartimentation de l'espace.

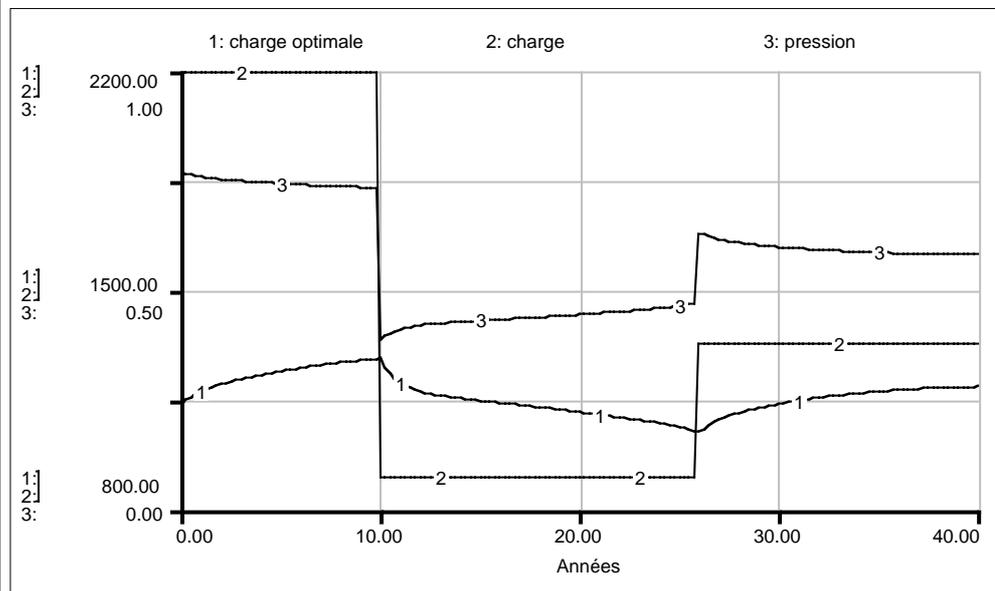
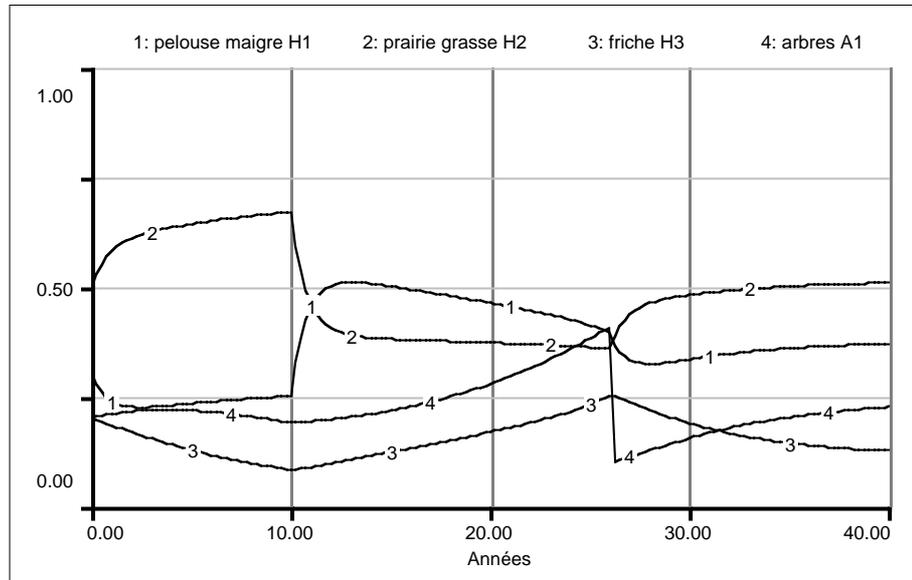


Fig. 4.6:
Résultats d'une
simulation du comporte-
ment dynamique d'un
modèle de pâturage
boisé.

Bibliographie

Avertissement : Dans la liste qui suit, les références citées dans le texte sont complétées par des ouvrages ou articles en rapport avec la phytosociologie synusiale intégrée.

- BARKMAN J.J. 1958. *Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes*. Van Gorcum & Co., Assen, 628 p.
- BARKMAN J.J. 1968. Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhalb der Biozönosen. *Pflanzensoziologische Systematik, Stolzenau/Weser 1964. Ber. int. Symp. Vegetationskunde*: 21-53.
- BARKMAN J.J. 1973. *Synusial approaches to classification*. In : WHITTAKER R.H. Ordination and classification of communities (Handbook of Vegetation Science, 5). Junk, The Hague: 435-491.
- BARKMAN J.J. 1978. *Synusial approaches to classification*. In : WHITTAKER R.H. Classification of plant communities. Junk, The Hague : 111-165.
- BARKMAN J.J., DOING H. & SEGAL S. 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. *Acta Botanica Neerlandica*, 13: 394-419.
- BARKMAN J.J., MORAVEC J. & RAUSCHERT S. 1986. Code de nomenclature phytosociologique. *Vegetatio*, 67, 3: 174-195.
- BRAUN-BLANQUET J. & PAVILLARD J. 1928. *Vocabulaire de sociologie végétale*. Reprod. Imp. Lemaire, Ardres, 23 p.
- BRAUN-BLANQUET J. 1928. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Biologische Studienbücher 7, Berlin, 330 p.
- BRAUN-BLANQUET J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Wien - New-York, 865 p.
- BRAUN-BLANQUET J. 1968. L'école phytosociologique Zuricho-Montpellieraine et la S.I.G.M.A.. *Vegetatio*, 16: 1-78.
- DURIETZG.E. 1930. Vegetationsforschung auf Soziationsanalytischer Grundlage. *Handb. Biol. Arbmeth.*, 11, 5: 293-480.
- ELLENBERG H., WEBER H.E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. et PAULISSEN D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.*, 18.
- FOUCAULT B. de 1979. Eléments pour une théorie statistique du tableau

- phytosociologique homogène. *Vegetatio*, 40, 3: 163-174.
- FOUCAULT B. de 1984. *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse Doc. Etat, Université de Haute-Normandie, Rouen, 675 p.
- FOUCAULT B. de 1986. *La phytosociologie sigmatiste: une morphophysique*, Lille, 147 p.
- FOUCAULT B. de 1993. Systémique qualitative et structuralisme en phytosociologie. *Rev. int. Systémique*, 7, 4: 363-384.
- GALLANDAT J.-D., GILLET F., HAVLICEK E. & PERRENOUD A. 1995. *Typologie et systématique phyto-écologiques des pâturages boisés du Jura suisse*. Lab. écol. vég., Inst. Bot., Univ. Neuchâtel. Rapport, non publié (3 volumes, 4 annexes, 1 CD-ROM).
- GEHU J.-M. 1974. Sur l'emploi de la méthode phytosociologique sigmatiste dans l'analyse, la définition et la cartographie des paysages. *Compt.-Rend. Acad. Sci.*, 279: 1167-1170.
- GILLET F. 1986a. Analyse concrète et théorique des relations à différents niveaux de perception phytoécologique entre végétation forestière et géomorphologie dans le Jura nord-occidental. *Végétation et Géomorphologie, Bailleul 1985. Coll. phytosociol.*, 13: 101-131.
- GILLET F. 1986b. *Les phytocénoses forestières du Jura nord-occidental - Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse Université de Franche-Comté, Besançon, 604 p.
- GILLET F. 1986c. Aperçu sur la végétation muscinale de la Réserve de Remoray (Doubs). *Cah. Env. Et. Rech. Ecol. comtoise*, 2: 97-112.
- GILLET F. 1988a. L'approche synusiale intégrée des phytocénoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Phytosociologie et Foresterie, Nancy 1985. Coll. phytosociol.*, 14: 81-92.
- GILLET F. 1988b. Végétation muscinale et phytocénoses de la Réserve de Valbois (Doubs). *Cah. Env. Et. Rech. Ecol. comtoise*, 6: 17-44.
- GILLET F. 1992. Modélisation et simulation de systèmes dynamiques à l'aide de Stella® II. *Documents du Laboratoire d'Écologie végétale*, Université de Neuchâtel, Séminaire du 10 février 1992, 16 p.
- GILLET F. 1993. Patubase: un exemple de base de données phyto-écologiques. *Documents du Laboratoire d'Écologie végétale*, Université de Neuchâtel, 20 p.
- GILLET F., DOUARD R., HAVLICEK E. & GALLANDAT J.-D. 1998. Analyse de l'organisation spatiale des phytocénoses de pâturages boisés. *Écologie*, 29, 1-2: 289-295.
- GILLET F., FOUCAULT B. de & JULVE P. 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 46: 315-340.
- GILLET F. & GALLANDAT J.-D. 1994. Approche systématique des pâturages boisés du Jura suisse. *Analyse et maîtrise des valeurs naturelles, Colloque Transfrontalier, Besançon, September 1993, Les Actes*: 149-153.
- GILLET F. & GALLANDAT J.-D. 1996. Integrated synusial phytosociology: some notes on a new, multiscalar approach to vegetation analysis. *Journal of Vegetation Science*, 7, 1: 13-18.
- GILLET F. & GALLANDAT J.-D. 1996. Wooded pastures of the Jura mountains. In : ETIENNE M. (ed.) *Western European Silvopastoral Systems*. INRA

- Editions, Science Update series, Paris: 37-53.
- GILLET F., HAVLICEK E., RODARO P., GALLANDAT J.-D. & ZILLOTTO U. 1996. Comparaison de quelques systèmes phytocénétiques de deux pâturages boisés des Dolomites d'Ampezzo (Italie). In : VITTOZ P., THEURILLAT J.-P., ZIMMERMANN K. & GALLANDAT J.-D. (eds.) *Volume jubilaire J.-L. Richard. Dissertationes Botanicae*, 258. J. Cramer, Stuttgart: 165-194.
- GILLET F., THEURILLAT J.-P., DUTOIT A., HAVLICEK E., BUECHE M. & BUTTLER A. 1994. Végétation des lapiés du Muotatal. In: GALLANDAT J.-D. & LANDOLT E. (eds.): *Compte-rendu de la 2ème excursion internationale de phytosociologie en Suisse (14-21 juillet 1991)*. *Veröff. geobot. Inst. Rübel* 119: 60-100.
- GILLET F. 1999. Guide d'utilisation de Phytobase 5, base de données phytosociologiques. *Documents du Laboratoire d'Écologie végétale*, Université de Neuchâtel, 28 p.
- GODRON M. 1971. *Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux*. Thèse 3ème cycle, Université Montpellier II, 247 p.
- GOUNOT M. 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris, 314 p.
- GUINOCHET M. & CASAL P. 1957. Sur l'analyse différentielle de Czekanowski et son application à la phytosociologie. *Bull. Serv. Carte phytogéogr. C.N.R.S.*, B2, 1: 25-33.
- GUINOCHET M. 1973. *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 p.
- HILL M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- JONGMAN R.H.G., TER BRAAK C.J.F. & VAN TONGEREN O.F.R. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. PUDOC, Wageningen, 306 p.
- JULVE P. 1986. Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Végétation et Géomorphologie*, Bailleul 1985. *Coll. phytosociol.*, 13: 65-84.
- JULVE P. 1988. Réflexions sur la structure et la dynamique des lisières forestières. Conséquences sur le synsystème. *Phytosociologie et Foresterie*, Nancy 1985. *Coll. phytosociol.*, 14: 55-79.
- JULVE P. 1989. Sur les relations entre types biologiques et stratégies adaptatives chez les végétaux. *Bull. Ecol.*, 20, 1: 79-80.
- JULVE P. 1993. Synopsis phytosociologique de la France (communautés de plantes vasculaires). *Lejeunia*, N.S., 140: 1-160.
- JULVE P. & GILLET F. 1994. Vegetation under the diverse anthropogenic impact as object of basic phytosociological map. Results of the international cartographical experiment organized in the Bialowieza forest (ed. J.B. Falinski). Part two: Conceptions and methods of the individual vegetation maps. III: Experiences of French authors (Map 3). *Phytocoenosis*, N.S. 6, *Supplementum Cartographiae Geobotanicae* 4: 45-66.
- KLEMENT O. 1941. Zur Epiphytenvegetation der Eichenwälder in der Walachei. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 59: 333-350.
- KOPECKY K. & HEJNY S. 1974. A new approach to the classification of anthropogenic plant communities. *Vegetatio*, 29, 1: 17-20.

- LANDOLT E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. geobot. Inst. Rübel*, 64: 1-208.
- LEGENDRE L. et LEGENDRE P. 1984a. *Écologie numérique. 1 : Le traitement multiple des données écologiques*. Masson, Paris, 2e éd., 260 p.
- LEGENDRE L. et LEGENDRE P. 1984b. *Écologie numérique. 2 : La structure des données écologiques*. Masson, Paris, 2e éd., 335 p.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, 2nd ed., 853 p.
- LIPPMAA T. 1935. La méthode des Associations unistrates et le système écologique des Associations. *Acta Instit. Hort. Bot. Univ. Tartuensis*, 4, 1-Fév: 1-97.
- MUCINA L. 1997. Classification of vegetation : Past, present and future. *Journal of Vegetation Science*, 8,6 : 751-760.
- OLDEMAN R.A.A. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. O.R.S.T.O.M., Paris*, 73: 1-204.
- RAUNKIAER C. 1934. *The life forms and statistical plant geography*. Clarendon, Oxford, 632 p.
- RÉNYI A. 1961. On measures of entropy and information. In: NEYMAN J. (ed.) *Proceedings of the fourth Berkeley symposium on mathematical statistics and probability*. University of California Press, Berkeley, 547-561.
- RODAROP., STANISLAWEK T., GILLET F., HAVLICEKE. & GALLANDAT J.-D. 1996. La végétation des pâturages boisés du Col du Lein (Valais, Suisse). In : VITTOZ P., THEURILLAT J.-P., ZIMMERMANN K. & GALLANDAT J.-D. (eds.) *Volume jubilaire J.-L. Richard. Dissertationes Botanicae*, 258. J. Cramer, Stuttgart: 125-164.
- SCAMONI A. & PASSARGE H. 1963. *Einführung in die praktische Vegetationskunde*. Jena, 236 p.
- SCHWARZ E. 1988. *La révolution des systèmes. Conférences interfacultaires données à l'Université de Neuchâtel*. DelVal. 290 p.
- THEURILLAT J.-P. 1992. Etude et cartographie du paysage végétal (symphytoecologie) dans la région d'Aletsch (Valais, Suisse). *Mat. levé Géobot. Suisse*, 68: 1-384.
- TÜXEN R. 1973. Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebiet. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungar.*, 19, 1-2: 379-384.
- TÜXEN R., OHNO K. et VAHLE H.C. 1977. Zum Problem der Homogenität von Assoziations-Tabellen. *Doc. phytosociol., N.S.*, 1: 305-320.
- WESTHOFF, V. et van der MAAREL E. 1978. *The Braun-Blanquet approach*. In: WHITTAKER R.H. *Classification of plant communities*. Junk, The Hague: 287-399.
- WILDI O. et ORLOCI L. 1995. *Numerical exploration of community patterns*. 2nd ed. SPB Academic Publishing, 124 p.