

<b>Zeitschrift:</b>	Botanica Helvetica
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Botanische Gesellschaft
<b>Band:</b>	98 (1988)
<b>Heft:</b>	1
<b>Artikel:</b>	Le relevé mérocénotique et son application à l'étude du changement floristique en forêt
<b>Autor:</b>	Kissling, P. / Kuhn, N. / Wildi, O.
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-68571">https://doi.org/10.5169/seals-68571</a>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 13.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Le relevé mérocénotique et son application à l'étude du changement floristique en forêt\*

**P. Kissling, N. Kuhn et O. Wildi**

Institut fédéral de recherches forestières, CH-8903 Birmensdorf, Suisse

Manuscrit accepté le 15 février 1988

## Abstract

Kissling, P., Kuhn, N. and Wildi, O. 1988. The merocoenotic sample and its use in investigating floristic changes in forests. *Bot. Helv.* 98: 39–75.

A procedure for phytosociological sampling of heterogeneous or micro-heterogeneous stands is presented. It is compatible with the methodology of Braun-Blanquet. An application to forest dynamics is presented which demonstrates ease and flexibility of the statistical treatment. The concept of the forest complex is defined. The case presented in this paper belongs to a series of studies concerning the influence of air pollution on species compositions in Swiss forests.

*Key words:* merocoenotic sample, forest complex, mosaique elements, dynamics, relevé expurgation, forest disease.

## 1. Introduction

Depuis plusieurs années, de vastes recherches sont consacrées au dépérissement des forêts. L'effort principal se porte sur les arbres, leur perte de feuilles, la réduction de leurs cernes annuels, leur réaction physiologique aux polluants, la sensibilité relative des essences. La géobotanique, quant à elle, se voit poser la question suivante: S'est-il produit durant ces dernières décennies un changement floristique du sous-bois qui serait dû à l'excès de polluants reçus avec les précipitations? La mise en évidence d'un tel changement confirmerait la gravité du phénomène du dépérissement et éclairerait ses modalités, puisque le cortège floristique est un indicateur biologique. Une tâche de la géobotanique est de développer une méthode de diagnostic qui puisse être intégrée désormais à la surveillance biologique générale des forêts.

La question repose sur plusieurs précédents: entre autres, Lux (1964), Trautmann et al. (1970), Fischer (1975), Scale (1980), Guerian et Kueppers (1980) et Trepl (1982) ont décrit des modifications floristiques localisées autour de sources de pollution atmosphérique massive.

Notre problème est différent: il ne s'agit pas de chercher une modification délimitée autour d'une source connue, mais un changement extra-local explicable par la cir-

\* Travail financé partiellement par le programme SANASILVA.

culation des masses d'air. Il n'y a donc pas de «parcelles-témoins» mais seulement des «relevés-témoins», datant de 1940–1960 environ.

Ce problème est étudié depuis peu dans quelques régions d'Europe:

- Wittig et al. (1985) répètent 44 relevés de Milio-Fagetum en Westphalie. Entre 1976 et 1983, les stations considérées se sont enrichies en espèces indicatrices d'acidité et leur valeur indicatrice de réaction (Ellenberg 1979, R) a diminué. – Falkengren-Grerup (1986) répète 79 relevés de quadrats dans divers types de hêtraies du sud de la Suède. Les relevés originaux remontent à 1949–1970. Dans cet échantillon hétérogène, certaines espèces ont proliféré de façon générale: ce sont surtout des méso-trophes ou des nitrophiles comme *Carex silvatica*, *Stellaria nemorum*, *Epilobium angustifolium* et *Rubus idaeus*, et quelques rares acidophiles comme *Deschampsia flexuosa* et *Veronica officinalis*. Mais la plupart des espèces ont présenté une dynamique différente dans les divers domaines de pH de l'échantillon. En outre, le pH de l'horizon humifère a diminué dans la majorité des stations.
- Wilmans et al. (1986) montrent entre autres qu'un faciès nitrophile à *Alliaria* se répand dans les chênaies mixtes du Kaiserstuhl.
- Kuhn et al. (1987), après avoir répété quelques centaines de relevés, présentent une première analyse consacrée à deux échantillons de diverses chênaies acidophiles du nord de la Suisse et de Galio-Carpinetum molinietosum du bassin de Genève. Entre 1938–1960 et 1983–1985, la valeur indicatrice d'azote (Ellenberg 1979, N) du cortège floristique global a augmenté.
- Un projet similaire a été annoncé en Allemagne (Jahn, in UFOKAT'83, p. 528).

Nous envisageons ici un problème méthodologique fondamental concernant l'interprétation du changement floristique en forêt.

## 2. Problème et objectif

Plusieurs facteurs écologiques interfèrent dans la dynamique du cortège floristique forestier:

- d'une part, depuis quelques décennies, les stations reçoivent une quantité accrue d'azote et d'autres polluants par les précipitations (Fuhrer 1986).
- d'autre part elles poursuivent leur cycle spontané ou sylvicultural de vieillissement et de régénération. Or le cycle de régénération se manifeste lui aussi par des changements – locaux, temporaires et réversibles – de l'économie de l'azote dans les horizons supérieurs du sol et par un cycle de succession floristique spectaculaire, riche en espèces nitrophiles. Le phénomène est déjà bien décrit en phytosociologie (voir par exemple Oberdorfer 1978, p. 299–328, en particulier fig. 7 p. 300, Epilobietea), et étudié en pédologie et en écologie générale (Duchaufour 1970, p. 163; 1977, p. 39; Cole et Rapp 1981, 348–350; Vitousek 1981; 1984, 122–124; Klimo 1984).
- de plus on ne peut pas exclure a priori une dynamique climacique lente superposée au cycle de régénération.
- par ailleurs les travaux forestiers créent des microbiotopes temporaires colonisés par une flore particulière (tas de branches, sillon de débardage, place à feu, etc.).
- enfin il peut survenir des accidents météorologiques ou anthropogènes (sécheresse, incendie, etc.).

Considérons une station décrite au milieu du siècle par un relevé phytosociologique classique. Nous la recherchons 30 à 40 ans plus tard pour y dépister un éventuel chan-

gement floristique dû à la pollution de l'air. Or nous la retrouvons souvent modifiée par son histoire, par un mélange original des facteurs locaux énumérés ci-dessus. Alors se pose le problème méthodologique traité par ce travail: Comment faire la part des divers facteurs interférant dans le changement floristique observable?

Ce problème n'est pas discuté par Falkengren-Grerup (1986). Kuhn et al. (1977) ne l'envisagent pas au stade de la prise du nouveau relevé, qui est un relevé phytosociologique classique, mais au stade du traitement numérique. Ils montrent que l'augmentation de la valeur N s'accompagne d'une diminution de la valeur indicatrice floristique de lumière (Ellenberg 1979, L) dans leur échantillon (ibid., Fig. 1): c'est un bon argument pour affirmer que l'augmentation de N n'est pas un effet de clairière. Wittig et al. (1985) comptent les arbres dans leurs stations, s'informent de l'histoire sylvicole, puis traitent séparément les stations éclaircies et celles dont le couvert est resté semblable: la dynamique des espèces indicatrices et des valeurs indicatrices moyennes s'avère différente dans les deux lots.

Notre objectif est de tenir compte de cette interférence dès le début de la procédure, d'une façon si possible reproductive et généralisable à des situations variées. Nous développons une méthode de relevé et de traitement qui permet de:

- délimiter plus précisément les effets floristiques du cycle de régénération et des autres facteurs locaux dans le complexe forestier, au moment du relevé;
- faire abstraction de cette interférence lors du traitement numérique;
- donc dégager les changements floristiques certainement inexplicables par des causes locales, lors de l'interprétation.

### 3. Matériel

Le principe de la méthode impose d'interpréter séparément les relevés de chaque type forestier: en effet le même changement floristique a une signification écologique différente dans des associations différentes. Par exemple l'apparition d'*Oxalis acetosella* dans une forêt très acidophile et dystrophe indique une eutrophisation, tandis que dans une forêt basophile elle indique une acidification (voir par exemple Koop 1982, 256, fig. 9). Un autre motif méthodologique sera présenté plus loin (4.5.2).

Nous présentons ici le cas du Bazzanio-Abietetum montagnard. Ce groupement très acidophile et dystrophe (Ellenberg et Klötzli 1972, 930, No 46) est démonstratif, pour deux raisons:

D'une part les modifications de la flore du sous-bois par les travaux forestiers sont bien localisées et différenciées, grâce à deux facteurs: premièrement le jardinage (Plenterwald) pratiqué dans la plupart des stations comporte des opérations bien typées (traînage, feu de branches, etc.) et ces opérations sont clairsemées par le principe de l'exploitation de pieds isolés; secondement le podzol frais et tendre de ces sapinières enregistre les impacts locaux comme un papier photographique. Il est ainsi facile de reconnaître et de délimiter la clairière à *Epilobion*, la place à feu à *Funarietum*, le sil-lon de débardage à espèces du *Caricion fuscae*, etc.

D'autre part le contraste entre le sous-bois de la futaie et les microcénoses sylvicoles est grand, autant par la phisyonomie que par les valeurs indicatrices écologiques: le sous-bois de futaie est très acidophile et dystrophe, et pauvre en espèces herbacées, tandis que les microcénoses sylvicoles sont très riches en espèces de dicotylédones herbacées et assez fortement nitrophiles.

Nous avons répété 24 relevés réalisés par Kuoch (1954, tabl. 7 et fig. 3) en 1949 et 1950, principalement dans l'Emmental (BE). Cet auteur les classe en trois variantes qui composent un gradient édaphique:

- la variante à *Bazzania* est la plus acidophile, dystrophe et humicole. C'est la plus représentative de la tendance écologique de l'association, et la plus utile pour notre problème. Nous avons recherché toutes les stations.
- la variante «typique» présente déjà quelques espèces mésotrophes.
- la variante à *Lysimachia* est l'aile la plus eutrophe du groupement et nous intéresse moins ici.

#### 4. Méthode

Le principe consiste à rechercher les placettes d'anciens relevés phytosociologiques, à y répéter le relevé floristique, et à interpréter le changement floristique selon le raisonnement suivant: en connaissant les préférences écologiques des espèces apparues ou disparues, on déduit un changement de l'habitat, qui indique vraisemblablement un changement du biotope.

##### 4.1 Concepts phytosociologiques nécessaires

La *phytocénose* est un tapis végétal concret englobant toutes les strates présentes, de composition floristique homogène et occupant un biotope homogène à l'échelle utile. Cette définition est compatible avec les acceptations de Cain (1944, in Daget et al. 1979, 194), Sukachev et Dylis (1964, 26–27, 108), Gounot (1969, 15), Guinochet (1973, 10), Lemée (1978, 7), Duvigneaud (1980, 30), van den Berghen (1982, 71), Touffet (1982, 69) et Delpech et al. (1985, 136). Elle appelle deux commentaires corollaires:

1. Comme le formule Gounot (1969, 14) à l'instar de nombreux autres auteurs (Gondron et al. 1968, 13–14; Frontier et al. 1983, 52), «le tapis végétal a souvent, sinon toujours, un aspect en mosaïque. Elle est constituée par la répétition de motifs structuraux, généralement en petit nombre, liés à des variations concomitantes de composition floristique ... Les plus intéressantes sans doute sont les mosaïques où les motifs se répètent plus ou moins régulièrement un grand nombre de fois. L'homogénéité du tapis végétal ne peut exister que si la mosaïque est répétitive ... L'homogénéité est généralement une question d'échelle. Les parties de la mosaïque qui semblent homogènes à une certaine échelle se révèlent en général avoir elles aussi une structure si l'on passe à une échelle plus fine ... Nous avons proposé d'appeler *éléments* les différentes unités ...». Dans ce domaine épineux de la notion d'homogénéité, nous arrêtons aux termes et acceptations suivants: Une surface est «*floristiquement homogène*» si les espèces y présentent une distribution topographiquement aléatoire (voir Daubenmire 1968, fig. 18 et Dahl et Hadac 1949, 161) ou si du moins leurs habitats y présentent une distribution aléatoire (cas des espèces rares). Sinon, elle est «*hétérogène*» ou «*macrohétérogène*» (Guinochet 1973, 33). Une surface floristiquement homogène est «*uniforme*» si les espèces présentes ont des distributions topographiques indépendantes; elle est «*microhétérogène*» (Guinochet, loc. cit.) si les distributions topographiques des espèces ne sont pas toutes indépendantes, c'est-à-dire si certaines espèces sont associées en groupes qui eux se répètent comme les éléments d'une mosaïque et avec une distribution topographique aléatoire (voir Daubenmire 1968, fig. 20 et 24; Dahl et Hadac, loc. cit.).

2. L'échelle de perception dépend du but de la recherche. Mueller-Dombois et Ellenberg (1974, 408) donnent un bon exemple de la différence de diagnostic obtenu dans le même tapis végétal à deux échelles de perception: "on a 400 m<sup>2</sup> sample-plot basis, a forest community may be considered unstable because a large tree may fall down, creating a gap that becomes invaded with weeds. This would result locally in a new species composition and structure. In one hectare of the same forest, several such gaps may be found, thus the weeds or other heliophytes occupying these gaps belong to the total species composition. Therefore geographic scale enters into the concept of stability." En l'occurrence, dans la perspective écologique globale de Sukachev, la phytocénose forestière englobe les clairières et autres stades de régénération (Sukachev et Dylis 1964, 125–126), tandis que dans la perspective de la phytosociologie zürichomontpelliéraise, chaque stade de régénération est traité comme une phytocénose et donne lieu à une synsystématique indépendante. Nous adoptons cette dernière échelle, où la phytocénose est prise la plus petite possible tant qu'elle englobe toutes les strates présentes.

Lorsque l'on prête attention à la microhétérogénéité d'une phytocénose, on y distingue des *mérocénozes* (Barkman 1973, 452–454, tabl. II). Barkman distingue plusieurs types de mérocénozes selon leurs critères diagnostiques. Deux types nous intéressent:

1. La *microcénoze* est une mérocénoze qui n'englobe pas forcément toutes les strates présentes mais comporte différentes formes biologiques, qui possède une composition floristique particulière et occupe un microbiotope particulier au sein de la phytocénose. Par exemple la végétation du dos des blocs et celle des faces des blocs sont des microcénozes de l'*Asplenio-Piceetum*. La microcénoze correspond à ce que Lemée (1978, p. 13) nomme «microbiocénose», et à peu près à ce que Delpech et al. (1985, 174) nomment à tort «synusie». Elle n'a rien à voir avec ce que Lemée (1978, p. 9) et Touffet (1982, 59) nomment «microbiocénose».

2. La *synusie* est une mérocénoze limitée à une forme biologique, possédant une composition floristique particulière et occupant un microbiotope ou une phase phénologique particuliers dans la phytocénose. Par exemple le *Polytrichum commune-Sozion* (Koppe 1955, 101) des cuvettes humifères humides est une synusie des forêts de résineux sur podzols. Cette définition empruntée à Barkman (1973, 452) correspond aux acceptations de Braun-Blanquet (in Pavillard 1935, 72), Cain (1944, in Daget et al. 1979, 247), Braun-Blanquet (1964, 167), Daubenmire (1968, 9–10) et Mueller-Dombois et Ellenberg (1974, 164). Il faut par contre rejeter les définitions données par Braun-Blanquet et Pavillard (1928, 13), Guinochet (1973, 10), Duvigneaud (1980, 34), Touffet (1982, 86), van den Berghen (1982, 52) et Delpech et al. (1985, 174).

Le *complexe* est une mosaïque de phytocénoses homogène pour un critère utile, à une échelle utile. Ce critère peut être la composition phytosociologique (répétition aléatoire de quelques associations végétales comme éléments d'une mosaique, comme dans la garrigue): dans ce cas le complexe est lui-même une phytocénose. Mais ce critère peut aussi être écologique: par exemple le niveau thermique définit un type de complexe qui est l'étage de végétation; dans ce cas le complexe n'est plus une phytocénose, car il n'est pas nécessairement floristiquement homogène. Cette définition est compatible avec les concepts de «complexe de groupements» (Braun-Blanquet et Pavillard 1928, 19; Pavillard 1935, 45; Touffet 1982, 25), «complexe d'associations» (Delpech et al. 1985, 54), «Assoziationskomplexe» (Tuexen 1978), «complexe de végétation» (Mériaux et Géhu 1978, 97) et «complex» (Carpenter 1940, in Daget et al. 1979, 64).

L'*individu d'association* (Braun-Blanquet et Pavillard 1928, 1; Guinochet 1973, 8–11) est une portion de tapis végétal floristiquement homogène et jugée digne de faire l'objet d'un relevé phytosociologique. Il peut correspondre à une phytocénose ou à une synusie, selon que le phytosociologue se préoccupe de plantes vasculaires ou de bryophytes et lichens.

Le terme «*station*» a toujours été ambigu. Nous l'utilisons pour désigner l'espace concret occupé par une phytocénose ou un complexe, autrement dit l'individu d'écosystème, comprenant l'*individu de biotope* (Duvigneaud 1980, 6) et la biocénose. Cette définition correspond à l'acception courante dans la littérature phytosociologique actuelle (Godron et al. 1968, 12; Guinochet 1973, 12; Long 1974, 57; Duvigneaud, loc. cit.; Touffet 1982, 83; et Delpech et al. 1985, 169). Pour les termes «*biotope*», «*habitat*», «*localité*» et «*placette*», nous adoptons les définitions de Delpech et al. 1985).

#### 4.2 Délimination de la placette

Les relevés anciens sont parfois plus riches de microcénoses que la station homogène telle que nous l'appréhendons maintenant, du fait que la synsystématique s'est affinée entretemps. De plus il arrive qu'ils englobent une petite clairière de jardinage, un sillon de débardage recolonisé ou une minuscule enclave d'un biotope étranger à l'association.

Et surtout, une station qui était uniformément couverte d'une phytocénose de futaie en 1950 peut avoir été transformée en un complexe de phytocénoses de régénération par les interventions sylvicoles. Dans l'exemple de la figure 1, les «12 ares» indiqués par Kuoch comprennent une grande surface ( $\delta$ ) qui est actuellement temporairement modifiée par l'exploitation forestière. Ainsi, la surface qui correspond topographiquement à la placette de Kuoch est actuellement un complexe forestier floristiquement hétérogène.

Si nous arrivions dans cette station (fig. 1) avec le point de vue du phytosociologue syntaxonomiste, nous ne relèverions que l'élément  $\alpha$ , le plus représentatif de la futaie du Bazzanio-Abietetum, donc à peu près le dixième seulement de la placette prospectée par Kuoch. Cette démarche aurait deux défauts:

- nous ne trouverions pas *Goodyera repens*, qui figure dans le relevé de Kuoch mais n'apparaît actuellement que dans l'élément  $\delta$ , donc nous concluerions à tort à la disparition d'une bonne indicatrice des forêts de résineux;
- nous nous priverions de connaître la distribution des espèces dans les divers microbiotopes; or nous en aurons besoin lors de l'interprétation (voir 4.5.2).

Nous devons donc abandonner le canon de la station floristiquement homogène, et étendre la placette du relevé à l'ensemble de la mosaïque. Mais comment faire le relevé floristique d'un complexe de phytocénoses? Il serait bien sûr possible de faire plusieurs petits relevés, un par élément, selon la pratique phytosociologique classique. Mais pour comparer l'état actuel de la placette à l'ancien relevé, il serait plus élégant et économique de réaliser un seul relevé synthétique de cette placette devenue floristiquement hétérogène.

#### 4.3 Relevé phytosociologique et relevé méroécénétique

Le relevé *phytosociologique* classique (Braun-Blanquet 1964, 29–30) requiert une station floristiquement homogène et il ignore a priori la microhétérogénéité de la station. Chaque espèce est cotée comme si elle avait une distribution indépendante des

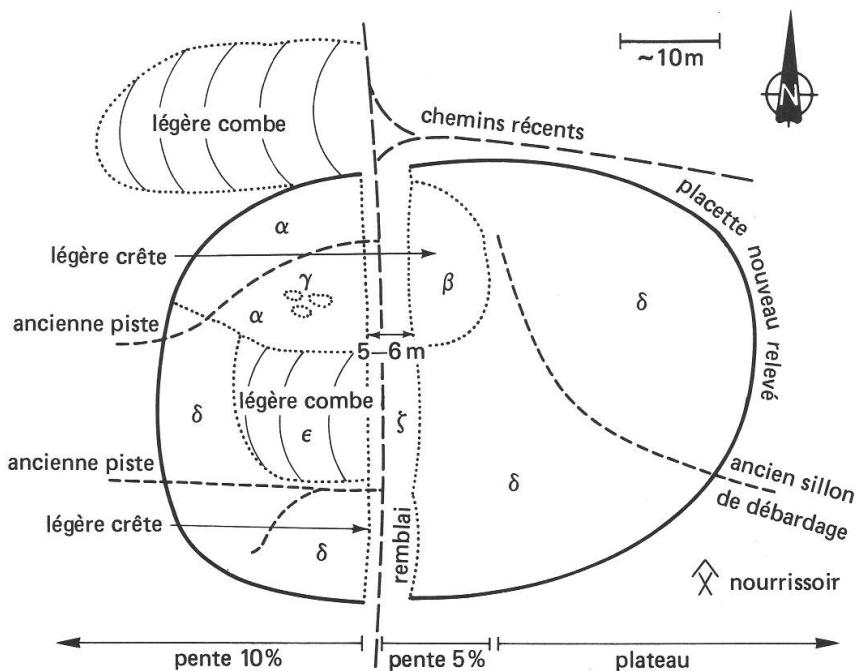


Fig. 1. Délimitation de la placette et éléments de la mosaïque (chap. 4.2). Station 19, BE, Oberlangenegg, Ober Hubel, (622,70/183,61), 935 m, environ 15 ares. Plan schématique (échelle irrégulière) de la placette du nouveau relevé.  $\alpha$  = Zone convexe de futaie sombre, la plus représentative du Bazzanio-Abietetum; sans bois mort; 1,5 are.  $\beta$  = Comme  $\alpha$ , moins pure, avec quelques espèces de clairières ou autres; 1 are.  $\gamma$  = Dans  $\alpha$ , petites lentilles où l'horizon humifère est abrasé; nettement délimitées, 4 centiares.  $\delta$  = Peuplement fortement éclairci, couverture arborescente <60%; bois mort, pistes abandonnées et sillons de débardage colmatés par la végétation; flore typique du Bazzanio-Abietetum mêlée d'espèces des coupes et des pistes.  $\varepsilon$  = Enclave concave humide non humifère, rappelant l'Equiseto-Abietetum; presque dépourvue d'espèces du B.-A.; 0,5 are.  $\zeta$  = Chemin construit après la prise de l'ancien relevé, et son remblai; exclu du relevé. Les environs sont analogues, à part des prés au SE.

autres donc comme si la placette était uniforme (au sens défini sous 4.1), même dans des phytocénoses dont la microhétérogénéité est criante (forêts sur blocs, gradins rocheux ou lapiés). Godron et al. (1968, 14) innovent en écrivant: «l'écogiste ... peut aussi, en distinguant des «éléments» et en indiquant la «localisation» des espèces, faire des relevés dans des zones hétérogènes, à condition que les causes et les modalités de l'hétérogénéité soient observées avec soin»; mais ils ne proposent pas de méthode à cet effet.

Nous pratiquons ici une méthode que nous appelons «*relevé mérocénotique*» (du grec *μέρος*: partie). Ce relevé est un assouplissement et une généralisation du relevé phytosociologique. Il ne requiert pas forcément une station floristiquement homogène, et il décrit la placette comme un ensemble d'éléments, d'où son nom. Il peut donc s'appliquer à des surfaces uniformes, microhétérogènes, ou macrohétérogènes. La procédure est la suivante:

#### I. Délimiter la placette, qui doit remplir deux conditions:

- être homogène pour une critère conforme au but de la recherche. Ce critère n'est pas nécessairement floristique, il peut être écologique, dynamique ou phytosynomique. La station peut donc correspondre à une phytocénose ou à un complexe.

- b. pouvoir être assimilée à une hiérarchie d'éléments selon des critères compatibles avec le but de la recherche (voir III).
- II. Analyser la station en éléments selon des critères floristiques, écologiques ou structuraux. Si le relevé doit être comparé avec des relevés de stations analogues, les éléments devront être homologues dans toutes les stations: il faudra donc un inventaire et une taxonomie préalable des éléments. Il peut s'agir d'une mosaïque de synusies ou de microcénoses dans une phytocénose, d'une imbrication spatiale ou temporelle d'autres types de mérocénotypes dans une phytocénose (Barkman 1973, 454), ou d'une mosaïque de phytocénoses dans un complexe.
- III. Etablir une hiérarchie des éléments, et à partir d'elle une chaîne qui aille du primaire au moins important (par exemple fig. 1 et 2). Cette chaîne définira la séquence du relevé. Les critères peuvent être divers, mais on ne pourra comparer que des relevés faits en suivant la même hiérarchie.
- IV. Faire l'inventaire séquentiel des espèces: commencer dans le premier élément de la chaîne en prospectant toutes les parcelles qu'il forme dans la placette; continuer par le deuxième élément, en ajoutant à l'inventaire les espèces qui n'y figurent pas, avec un symbole particulier; continuer jusqu'à la fin de la chaîne, avec un symbole pour chaque nouvel élément.
- V. Estimer l'abondance-dominance des espèces par rapport à l'ensemble de la placette, et non par rapport à la superficie des divers éléments. Ainsi, en ignorant le symbole de répartition dans les éléments, on peut utiliser ce relevé comme un relevé phytosociologique classique dont la placette couvre l'ensemble de la station. Par conséquent le relevé phytosociologique est un cas particulier de relevé mérocénotique où l'on ne peut ou ne veut pas distinguer de mérocénotypes.
- VI. Pour composer un tableau, condenser le symbole de répartition et le chiffre d'abondance en un code unique adapté au but et aux techniques de traitement (voir par exemple tabl. 1).

Une limite importante à l'application de cette méthode tient à son caractère séquentiel. L'objectif de réaliser un relevé unique, facilement réductible à un relevé phytosociologique ou comparable à un relevé phytosociologique de la même placette, conduit à l'exigence de ne relever chaque espèce qu'une fois, dans le premier élément de la chaîne où elle apparaît. Ceci implique l'inventaire séquentiel, donc la hiérarchie des éléments. Dans notre problème, une telle hiérarchie est justifiable comme nous le verrons (4.4). Mais nous pouvons imaginer des cas où une hiérarchisation serait impossible: dans ces cas, on est ramené à faire un petit relevé phytosociologique séparé dans chaque élément, et notre méthode est inapplicable.

#### 4.4 Le complexe forestier et son relevé mérocénotique

Le cycle de régénération forestier est décomposé en stades par les sylviculteurs comme par les phytosociologues (Schütz 1865, 6; Martinot-Lagarde 1967, 1–2; Koop 1982, 253; Oberdorfer 1978, 300: fig. 7):

- Les *stades arborescents*, stades des arbres adultes dont les couronnes ont terminé leur croissance en largeur et leur compétition, comprennent les stades de futaie et les taillis âgés. La flore forestière y trouve son optimum et ils servent par conséquent implicitement de base à la synsystématique des forêts.
- Les *stades herbacés*, dominés par la strate herbacée et des plantes ligneuses de moins de 50 cm, comprennent la «Kahlphase» ou «Kräuterphase» (Koop, loc. cit.) et le «semis» (Schütz 1965, 1; Martinot-Lagarde, loc. cit.; Delpech et al. 1985, 161). Ils

correspondent en phytosociologie au «stade 1» de Oberdorfer (loc.cit.) qui comprend les associations de coupes de l'*Epilobion* et de l'*Atropion*.

- Les *stades arbustifs*, dominés par des plantes ligneuses de moins de 4 m, comportent le «recru» au sens de Schütz (1965, 10; voir aussi Martinot-Lagarde 1967, 14 et Plaisance 1975, 170), la «Jugendphase» (Koop, loc.cit.) et le «fourré» (au sens de: Plaisance 1975, 105; Touffet 1982, 44; Delpech et al. 1985, 86; mais non au sens de Schütz 1965, 4). En phytosociologie ces stades correspondent aux fourrés pré-forestiers du *Sambuco-Salicion* (Oberdorfer 1978, 315).
- Les *stades sous-arborescents*, stades de croissance et de compétition maximales des arbres, avec dessèchement des branches inférieures, comprennent le «fourré» au sens de Schütz (1965, 4), le gaulis et les perchis. Le couvert est très opaque, le sous-bois est raréfié et pauvre en espèces, si bien que ces stades ne sont pratiquement pas étudiés en phytosociologie. On trouve le reflet de cet étouffement temporaire du sous-bois dans les études de cycles chimiques résumées par Cole et Rapp (1981, 348–350).

Chacun de ces stades peut constituer une phytocénose. Nous groupons les stades herbacés, arbustifs et sous-arborescents sous le terme de «*phytocénoses de régénération*». Dans la phytocénose de futaie (ou de vieux taillis) il sera utile de distinguer les microcénoses naturelles.

En outre le cycle de régénération s'accompagne de quelques éléments qui peuvent se trouver dans les phytocénoses de tous les stades: la souche, le tronc pourrissant, le tas de branches et la motte de souche arrachée (Koop 1982, 255 sq., fig. 11–12). Nous les nommons «*microcénoses de régénération annexes*».

Le *complexe de régénération* (Watt 1947, Knapp 1974, Koop 1982) est l'ensemble des phytocénoses arborescentes, des phytocénoses de régénération et des microcénoses de régénération annexes dérivées d'un syntaxon de futaie, au sens abstrait ou au sens concret d'un mosaïque délimitée dans le terrain. Il est homogène du point de vue de la végétation potentielle. C'est un ensemble de sérules ou microsères au sens de Dau-benmire (1968, 224).

Or en prospectant les stations d'un complexe de régénération, on y trouvera souvent en inclusion des petits éléments (phytocénoses ou microcénoses) de deux types:

- anthropozoogènes non indispensables au cycle de régénération mais dérivés du biotope typique du syntaxon forestier: terrier, place à feu, sillon de débardage et autres pistes, etc.
- naturels mais étrangers au biotope typique du syntaxon forestier: combette humide sans humus et à espèces de mégaphorbiaie dans une forêt sur podzol (fig. 1), bloc erratique dans une forêt de sol limoneux, clairière primaire ou du moins permanente touchant aux limites de la forêt, poche de sol brunifié dans un *Asplenio-Piceetum*, etc.

Ces éléments minoritaires en superficie, non indispensables ou étrangers au complexe de régénération, mais fréquemment inclus dans la mosaïque, nous les nommons «*enclaves*».

Nous nommons «*complexe forestier*» l'ensemble d'un complexe de régénération et de ses enclaves habituelles. Cette terminologie est résumée par la figure 2.

Si nous voulons faire un relevé mécocénétique d'un tel complexe, selon quel critère ordonner les éléments pour former la hiérarchie requise (4.3.III)?

Il est conforme à notre problème et il nous semble naturel de considérer ces éléments comme divers degrés de transformation de la futaie de référence ou comme divers degrés de divergence par rapport à l'écologie typique de cette futaie. La futaie vient donc en tête, suivie du reste du complexe de régénération, qui groupe des élé-

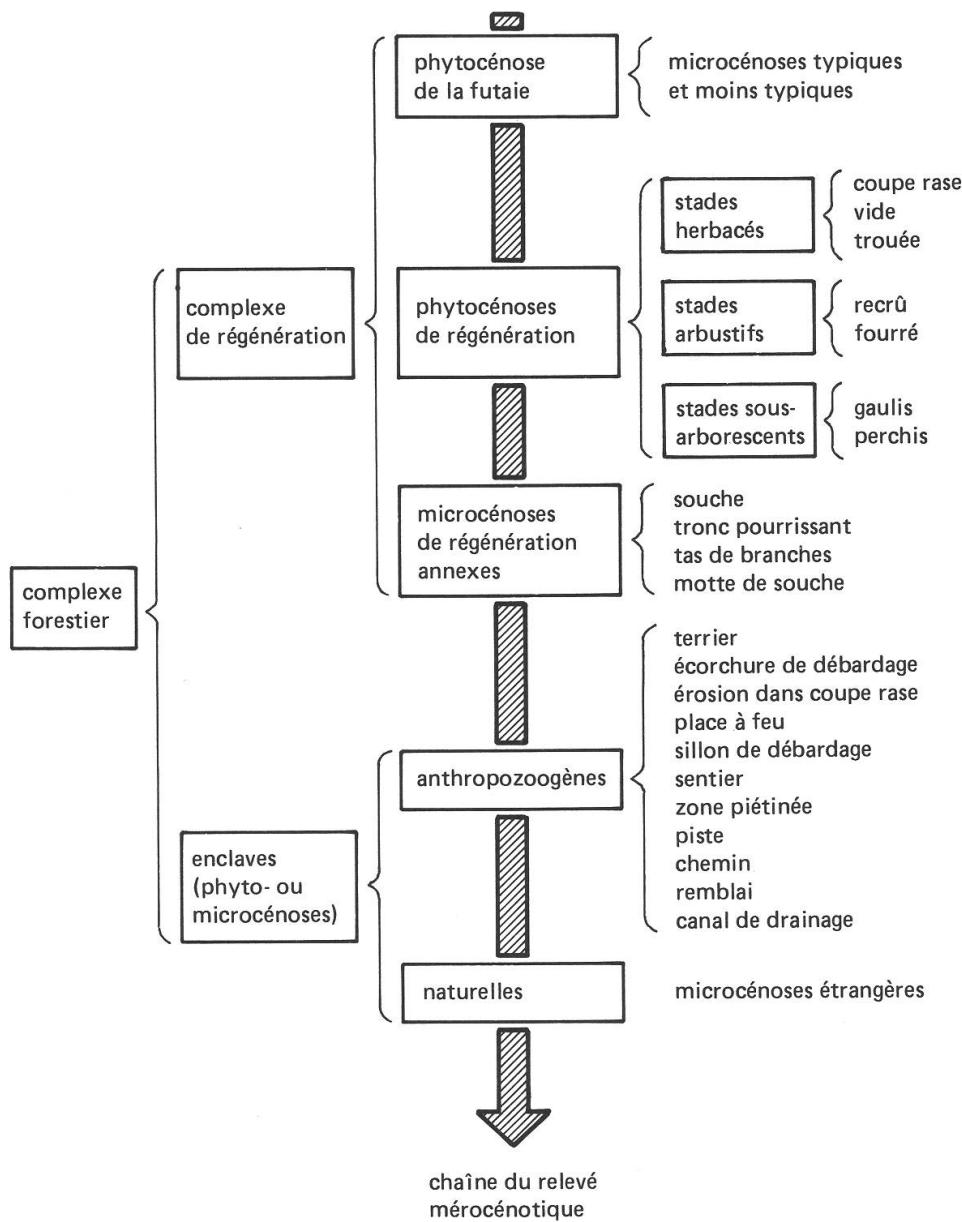


Fig. 2. Modèle de structure du complexe forestier (chap. 4.4).

ments dérivés de la futaie par une transformation modeste et réversible du biotope. Viennent ensuite les enclaves anthropozoogènes, car elles sont aussi dérivées du biotope typique de la futaie, mais par une transformation plus forte, parfois irréversible, et non indispensable au cycle de régénération naturel. Les enclaves naturelles sont repoussées tout à la fin, bien qu'elles puissent être incluses dans une parcelle de futaie, car elles ne sont pas dérivées génétiquement du biotope typique de la futaie: elles y représentent des inclusions fragmentaires d'un écosystème étranger qui peut former ailleurs un complexe de régénération différent. Cette chaîne est représentée par la flèche de la figure 2.

L'application de ce modèle au cas du Bazzanio-Abietetum est formulée par la figure 3, dans laquelle les numéros 1 à 11 traduisent la chaîne hiérarchique. Le tableau 1

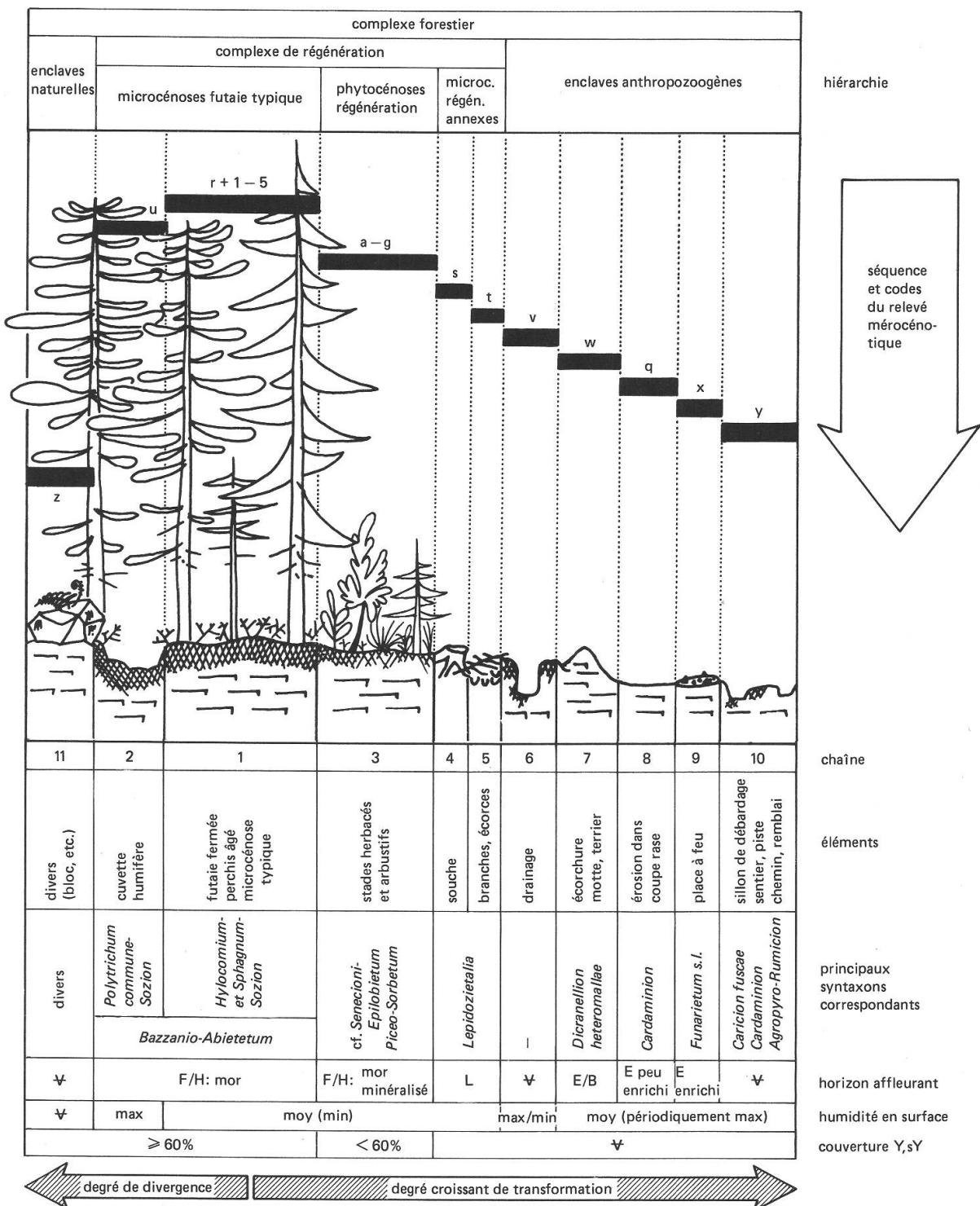


Fig. 3. Complexe forestier du Bazzanio-Abietetum (chap. 4.4). Eléments et codes du relevé mérocénotique (tabl. 1). Nomenclature des horizons d'après Richard & al. (1978, I, 37). Syntaxons d'après Meyer 1949, Kuoch 1954, Ellenberg et Klötzli 1972, Koppe 1955, Oberdorfer 1977, 1978, 1983, Philippi 1963, Jahn 1980.

Tableau 1. Répétition de relevés dans le Bazzanio-Abietetum montagnard (chap. 4.3-4). 24 stations: à gauche relevé ancien, de 1949-1950, à droite (n) nouveau relevé, de 1986, numéro selon carnet de Kissling. / = espèces déterminées dans le groupe Sph. Acutifolia. \* = espèces éliminées lors de l'expurgation (4.5.3, tabl. 4). AP/DIS: nombre de stations où l'espèce est APparue / a DISparu entre l'ancien et le nouveau relevé. Décompte après expurgation conservative (tabl. 4).









IDENTIFICATION station		DECOMPTE DES GROUPES après expurgation												DECOMPTE DES GROUPES après expurgation											
		conservative						progressiste						conservative						progressiste					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
DYSTROPHES s. l.		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DYSTROPHES s. l. (EA 1-4,7)	nombre	3	4	2	8	5	4	2	2	1	4	5	3	4	8	4	4	7	1	4	9	0	1	2	2
% du total		5	5	5	6	6	4	5	6	5	4	5	6	5	5	6	4	5	3	4	4	3	3	4	3
MESOTROPHES s. l. (BA 5,9,14)	nombre	3	3	5	6	3	2	9	6	7	3	1	5	0	6	5	3	4	6	3	7	6	8	9	1
% du total		1	1	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1	2	3	3	4	1	2	2	2	4	3
EUTROPHES s. l. (BA 6,10-12,15)	nombre	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	3	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1
% du total		0	0	4	3	0	0	0	4	5	0	0	9	4	0	0	0	4	4	0	8	4	7	3	4
TOTAL	nombre	2	2	2	3	2	2	3	2	2	2	1	2	3	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	4

comporte en tête un inventaire des éléments actuellement présents dans chaque station: par exemple la station 16 est si drastiquement éclaircie que l'on doit la considérer comme une grande clairière de coupe avec quelques arbres, donc tout le relevé est codé comme relevé de clairière (élément No. 3), et en effet les espèces de coupes sont partout; la flore du Bazzanio-Abietetum est toujours là, mais pas la phytocénose de futaie (No. 1). Les relevés anciens sont des relevés phytosociologiques classiques de phytocénoses, mais les notes de terrain sont parfois assez détaillées pour permettre une reconstitution partielle des microcénoses: le cas échéant, le relevé originel est lui aussi encodé selon la figure 3. Mais il faut se rappeler que cette reconstitution reste toujours fragmentaire pour les anciens relevés. Lorsqu'une espèce figure en sous-bois (codes r-5/u) dans l'ancien relevé, mais apparaît hors de la futaie actuellement (autre code alphabétique), le code de présence est mis en majuscule dans le nouveau relevé, pour une raison pratique que nous verrons plus bas (4.5.3).

Par l'analyse de la station en éléments, le relevé mérocénotique va nous permettre de moduler la comparaison statistique des anciens et des nouveaux relevés, de l'affiner par une suite d'essais et de corrections progressives (4.5).

#### 4.5 *L'expurgation du tableau*

Nous avons maintenant un tableau de paires de relevés qui englobe tous les changements floristiques survenus en 35 ans dans nos stations de complexe forestier (tabl. 1). Du sein de cette dynamique floristique aux causes multiples (chap. 2), nous cherchons à dégager un changement extra-local explicable par la pollution atmosphérique. Pour ce faire, il nous faut expurger les relevés. Ci-dessous nous élaborons une procédure: elle est optimisée par des retouches successives dont les effets sont illustrés par la figure 4 et le tableau 2. La procédure définitive est résumée globalement par le tableau 3.

Si nous prenions le tableau 1 brut, sans expurgation, pour calculer les valeurs indicatrices moyennes des relevés, nous obtiendrions le résultat suivant: une augmentation significative des valeurs indicatrices de réaction R et d'azote N (tabl. 2 a) et une augmentation massive de l'indice de lumière L (fig. 4 a), entre autres. Mais ce changement est dû au fait que la plupart des surfaces qui étaient plus ou moins au stade de la futaie il y a 35 ans ont subi des coupes et ont été envahies de microcénoses sylvicoles: pour s'en convaincre, il suffit de voir le nombre d'espèces nouvellement apparues avec des codes alphabétiques. Comment éliminer du tableau les changements liés au cycle de régénération et aux travaux forestiers?

##### 4.5.1 Une expurgation sommaire?

Essayons d'abord d'ignorer simplement tout ce qui se passe en dehors des microcénoses de futaie. Pratiquement cela revient à effacer tous les codes alphabétiques autres que r et u (en particulier le nouveau relevé de la station 16 est complètement effacé). Le diagnostic tiré du tableau ainsi expurgé est singulièrement différent: diminution massive des indices R, N (tabl. 2 b) et L (fig. 4 b).

Nous avons grossièrement éliminé l'effet floristique du cycle de régénération et des autres facteurs locaux. Toutefois ce diagnostic ne décrit pas encore fidèlement ce qui a vraiment changé en sous-bois, voici pourquoi:

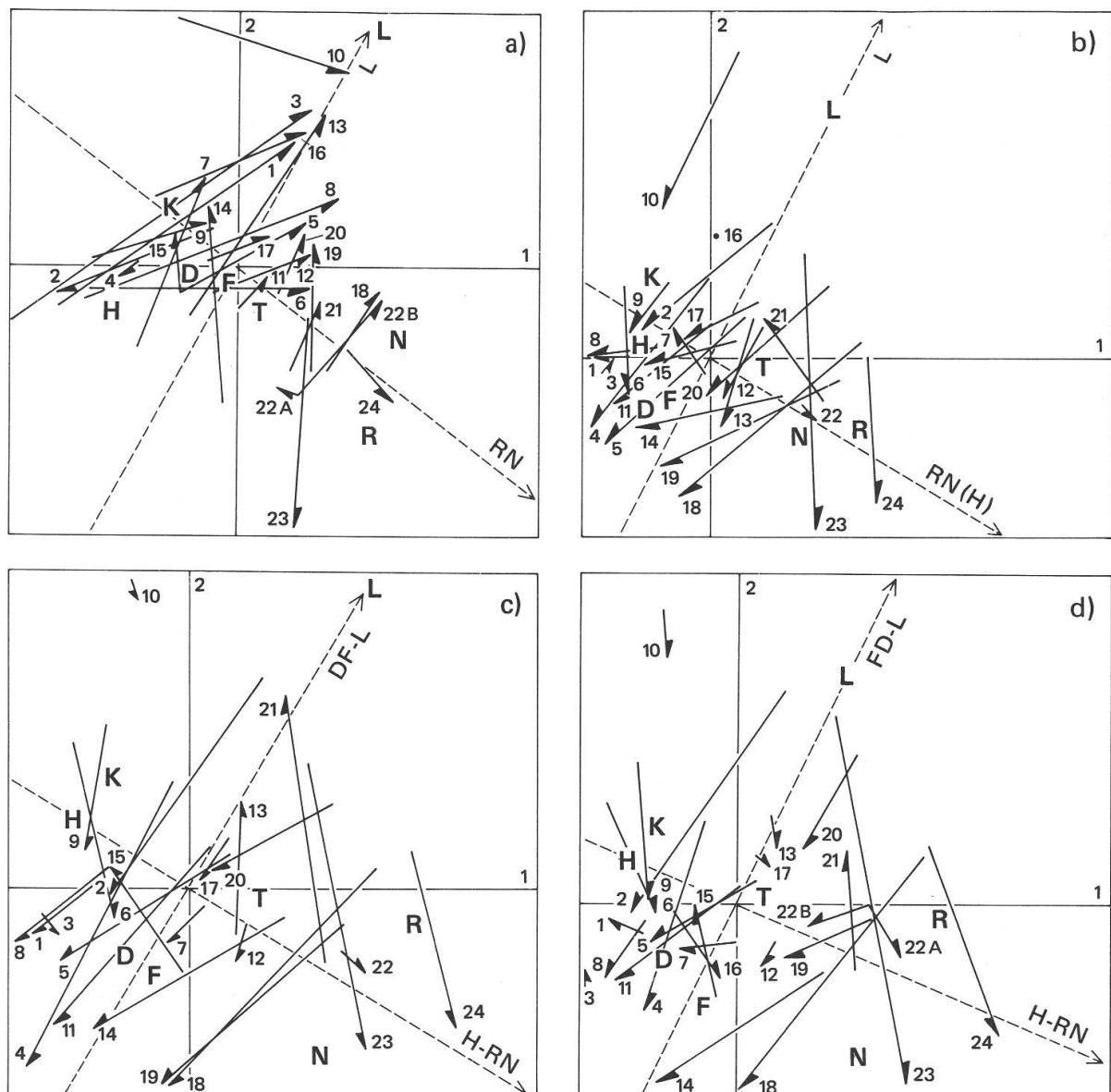


Fig. 4. Effet du degré d'expurgation sur le diagnostic du changement floristique (chap. 4.5). Analyse factorielle des correspondances appliquée aux valeurs indicatrices moyennes des relevés calculées après différents degrés d'expurgation (voir tabl. 3): sans expurgation (a), expurgation sommaire (b), maximale (c) et conservative (d). F, R, N, H, D, L, K, T selon Landolt (1977). Les vecteurs dynamiques des 24 stations vont de l'ancien au nouveau relevé.

Dans l'exemple de la figure 1, cette expurgation sommaire revient à comparer le relevé actuel des microcénoses de futaie  $\alpha$  et  $\beta$  au relevé ancien presque complet (seuls tombent *Impatiens noli-tangere* et *Dicranodontium denudatum*, signalés par Knoch dans un microbiotope particulier). Or nous avons déjà rappelé que les relevés classiques ne sont pas toujours strictement cantonnés aux microcénoses de futaie (4.2). Il subsiste donc dans les relevés anciens du tableau expurgé des espèces qui sont codées r-5 mais qui étaient sans doute dans une microclairière, à proximité d'une coupe ou dans un silon de débardage déjà assez fortement rhabillé d'humus pour passer inaperçu. Ainsi une partie de la diminution de R et L calculée ci-dessus est un artefact.

Tableau 2. Effet du degré d'expurgation sur le diagnostic du changement floristique (chap. 4.5). Matériel et degrés d'expurgation comme figure 4. Indice du relevé calculé par EDDA (Wildi & Orloci, inédit), en remplaçant les codes de présence par 1. Test de Wilcoxon pour différences couplées (Diem & Lentner 1972, 196, 24C): \* = on peut affirmer avec 5% de risque d'erreur que l'indice a changé significativement dans l'échantillon de stations considéré.

Expurgation Indice Landolt	a aucune		b sommaire		c maximale		d conservative	
			R	N	R	N	R	N
	1	2	3	4	5	6	7	8
Nouveau relevé	+0.31	+0.42	-0.12	-0.04	-0.14	-0.04	-0.06	-0.01
- ancien	-0.25	-0.16	-0.24	-0.16	-0.19	-0.07	-0.18	-0.12
S	+0.47	+0.59	-0.02	+0.05	-0.03	+0.06	-0.07	+0.04
T	-0.07	+0.04	-0.25	-0.07	-0.24	-0.02	-0.16	+0.03
A	+0.20	+0.26	-0.20	-0.26	-0.18	-0.23	-0.12	-0.16
T	+0.34	+0.53	+0.04	+0.04	+0.05	+0.08	+0.09	+0.06
I	+0.01	+0.07	-0.09	-0.10	-0.10	-0.01	-0.10	-0.08
O	+0.41	+0.58	-0.21	-0.09	-0.19	-0.07	-0.15	-0.02
N	+0.26	+0.19	-0.09	-0.04	-0.07	+0.03	0	+0.05
S	+0.33	+0.49	-0.08	-0.05	-0.05	+0.10	-0.05	+0.08
12	-0.01	+0.14	-0.24	-0.12	-0.27	-0.14	-0.25	-0.14
13	+0.23	+0.19	+0.04	-0.15	+0.08	-0.09	+0.05	-0.05
14	+0.04	+0.28	-0.08	+0.04	-0.06	+0.08	-0.07	+0.03
15	-0.13	-0.08	-0.32	-0.29	-0.30	-0.21	-0.26	-0.21
16	+0.03	-0.13	-0.08	-0.29	-0.10	-0.22	+0.09	-0.22
17	+0.12	+0.34	-	-	-	-	+0.08	+0.06
18	+0.07	+0.22	-0.12	-0.10	-0.05	+0.06	+0.04	+0.03
19	0	+0.28	-0.41	-0.29	-0.37	-0.19	-0.33	-0.16
20	-0.09	-0.04	-0.44	-0.41	-0.38	-0.25	-0.17	-0.15
21	-0.10	+0.13	-0.33	-0.23	-0.26	-0.19	-0.13	-0.07
22	+0.02	+0.02	-0.20	-0.27	-0.12	-0.21	-0.05	-0.06
23	-0.11	-0.10	-0.02	-0.03	-0.03	+0.05	-0.01	+0.06
24	+0.06	+0.11	+0.17	+0.17	+0.23	+0.19	+0.22	+0.25
Moyenne signification	+0.09	+0.18	-0.14	-0.11	-0.12	-0.05	-0.06	-0.02
	*	*	*	*	*	-	*	-

#### 4.5.2 Une expurgation maximale?

L'idéal serait de pouvoir éliminer complètement dans les anciens relevés les espèces de coupes qui n'étaient pas dans la futaie proprement dite. Nous pouvons nous en approcher par la démarche probabiliste suivante.

Par exemple *Rubus idaeus* (BA6) subsiste souvent dans les anciens relevés, après l'expurgation sommaire. Or cette espèce a *toujours* été observée hors de la futaie dans les nouveaux relevés (clairières, place à feu, pistes: tableau 1). Nous postulons que Kuoch n'a pas pu la trouver dans un microbiotope de futaie intact, donc nous éliminons toute cette ligne du tableau. Ce postulat ne vaut évidemment que pour le complexe forestier du Bazzanio-Abietetum: nous ne pouvons pas préjuger du comportement de *R. idaeus* dans le complexe de l'Abieti-Fagetum par exemple. et c'est un second motif de travailler au sein d'une association forestière (voir chap. 3).

Ce raisonnement généralisé conduit à éliminer dans le tableau toutes les espèces munies d'un astérisque (tabl. 1,\*). Il est à noter que la plupart de ces espèces sont connues comme espèces de coupes ou indicatrices de perturbations en forêt (voir Oberdorfer 1983 a).

Cette procédure comporte le risque de l'erreur suivante: si Kuoch a effectivement trouvé *R. idaeus* dans une microcénose de futaie, notre erreur sera d'«ignorer qu'une espèce eutrophe a disparu dans une forêt dystrophe».

Mais sans cette procédure nous risquons une autre erreur: si Kuoch a effectivement trouvé *R. idaeus* dans des microbiotopes sylvicoles, sans le remarquer, et que nous laissons cette espèce dans ses relevés, nous risquons de «conclure à tort qu'une espèce eutrophe a disparu dans une forêt dystrophe».

Or l'enjeu de cette étude impose de préférer la prudence et la certitude des conclusions. Donc l'erreur du premier type est préférable: il vaut mieux «ignorer à tort» que «conclure à tort». De plus elle est beaucoup moins probable que la seconde, étant donnée la distribution actuelle des espèces concernées dans les microcénoses du complexe.

Notre procédure est donc légitime. Bien qu'elle élimine de nombreuses espèces, c'est une démarche conservatrice, car elle aide à ne pas surestimer le changement intervenu dans la futaie. Cela se manifeste dans le résultat: après cette expurgation «maximale» (qui comprend bien sûr l'expurgation sommaire), la diminution de l'indice R est un peu plus faible et celle de N n'est plus significative (tabl. 2 c).

Toutefois l'expurgation des anciens relevés reste incomplète. Par exemple *Sambucus racemosa* (BA6) apparaît hors futaie dans 14 relevés nouveaux, et en plus c'est une caractéristique notoire des Epilobetea, associations de régénération, donc il semblerait légitime de l'éliminer du tableau; mais notre procédure ne le permet pas, car l'espèce apparaît une fois en futaie (station 17, code 1). Il n'empêche que l'espèce était probablement souvent hors futaie intacte dans les anciens relevés aussi, mais elle ne peut pas y être expurgée avec assez de certitude. Il subsiste donc une part d'artefact dans le résultat actuel.

#### 4.5.3 L'expurgation conservative

Il y a un autre défaut à l'état actuel de l'expurgation. Par exemple *Goodyera repens* (BA3) est effacé du nouveau relevé de la station 19 alors qu'il subsiste dans l'ancien relevé, parce que cette espèce a été retrouvée dans une parcelle fortement éclaircie actuellement (fig. 1, δ, et texte 4.2). Or *Goodyera* n'est pas une espèce de coupes mais plutôt une indicatrice de sous-bois de résineux. Si elle se trouve actuellement dans la coupe, c'est vraisemblablement parce qu'elle était là avant. Elle n'a donc pas disparu de la futaie, mais c'est la futaie qui a disparu autour d'elle. Nous devrions donc la maintenir dans le cortège floristique actuel de la futaie.

Ces deux artefacts différents peuvent être réduits par une même procédure, qui consiste à réduire l'expurgation des nouveaux relevés: lorsqu'une espèce non éliminée (sans \*) figure dans l'ancien relevé avec un code de sous-bois (r-5, u) et qu'elle figure hors futaie dans le nouveau relevé (autre code alphabétique), elle est conservée dans le nouveau relevé. Pratiquement on peut mettre le code en majuscule et il sera traité différemment lors de l'expurgation automatique. Cette correction se justifie elle aussi par son caractère conservatif. Elle minimise l'estimation du changement floristique entre

Tableau 3. Procédure de l'expurgation conservative (chap. 4.5.3). Cas du Bazzanio-Abietetum (voir tabl. 1 et figure 3).

Opération	Technique
PROTECTION de la présence hors futaie dans le nouveau relevé si l'espèce figure en sous-bois dans l'ancien	Utilisation de codes en majuscules dans le fichier original (A–G, S, T, V–Z)
ELIMINATION DES AUTRES PRESENCE HORS FUTAIE dans tous les relevés	Conversion des codes a–g, s, t, v–z en 0 par INIT (Wildi & Orloci 1983, nouvelle version inédite)
ELIMINATION DES ESPECES toujours hors futaie dans les NOUVEAUX relevés (a–g/A–G, s/S, t/T, v–z/V–Z), mais signalées en sous-bois dans des relevés ANCIENS (codes r–5, u)	– recherche de ces lignes dans le tableau de relevés (tabl. 1, *) – suppression par EDIT (Wildi & Orloci 1983, EDIT ligne 4, option 5)

l'ancien et le nouveau relevé: le changement des indices R et N du cortège floristique du sous-bois est encore un peu réduit (tabl. 2 d).

Toutefois cette correction ne résoud pas tous les problèmes:

- il subsiste encore une inégalité d'expurgation entre anciens et nouveaux relevés. Par exemple l'expurgation de *Sambucus racemosa* s'est équilibrée puisque l'espèce est maintenue dans les nouveaux relevés des stations 5, 12, 13, 15, 18 et 19; mais l'espèce subsiste encore dans l'ancien relevé des stations 2 et 24, où elle était peut-être hors de la futaie proprement dite.
- cette correction comporte elle aussi un risque d'erreur que nous ne pouvons pas évaluer. Par exemple *Oxalis acetosella* (BA5), dans la station 8, était noté en sous-bois il y a 35 ans et n'est actuellement que le long d'une piste; notre procédure fait comme s'il avait subsisté en sous-bois, alors qu'il a peut-être vraiment disparu de la futaie pour ne subsister que le long de la piste, ou encore qu'il n'a jamais été dans la futaie proprement dite: nous ne pouvons pas le savoir.

Néanmoins, bien que tout artefact ne soit pas éliminé, nous ne voyons pas comment reconstituer plus fidèlement le changement floristique de la futaie. C'est donc cette expurgation «conservative» (tabl. 3) qui fondera nos résultats.

#### 4.6 Méthode du diagnostic: trois principes indépendants

##### 4.6.1 Interprétation écologique des symptômes floristiques

Le raisonnement implicite chez Wittig et al. (1985) et Kuhn et al. (1987), et que nous adoptons aussi, est celui-ci:

- certaines espèces sont apparues, d'autres ont disparu: ce sont les symptômes floristiques dynamiques;
- or ces espèces sont connues pour avoir telle et telle préférence écologique: c'est le pouvoir indicateur des symptômes;

- donc le biotope a vraisemblablement changé dans la direction indiquée par ces espèces: c'est le diagnostic écologique.
- Nous disposons de deux types d'informations sur les préférences écologiques:
- les «valeurs indicatrices écologiques» de Ellenberg (Düll 1969, Landolt 1977, Ellenberg 1979). De tels indices ont l'avantage de se prêter au traitement numérique et de donner une image simple et reproductible. Ils sont donc privilégiés dans notre problème.
  - les «affinités sociologiques» dégagées par la synsystématique (résumées par Oberdorfer 1957, 1978–1983, 1983 a, Ellenberg 1979, 1982). Ces données sont synthétiques: la préférence d'une espèce pour un syntaxon combine plusieurs préférences écologiques particulières. Elles sont plus malcommodes et donnent une image plus complexe, mais elles comportent une moindre part d'interprétation. Nous tentons de les intégrer ici (4.6.5).

#### 4.6.2 Extralocalité des symptômes

Pour mettre en évidence une influence de la pollution de l'air, nous recherchons des symptômes floristiques extralocaux.

L'expurgation (4.5) répond en négatif à ce but en éliminant les variations locales au sein du complexe. Si, après expurgation, nous trouvons un changement floristique résiduel dans une station, nous ne pouvons pas encore exclure qu'il soit dû à une cause locale influençant la futaie elle-même. Seule la répétition du même symptôme dans des stations dispersées peut être attribuée à une cause extralocale. Notre diagnostic est donc statistique. Nous utilisons les tests non paramétriques de Wilcoxon et du signe. Mais alors apparaît une limite inéluctable d'échantillonnage: nous disposons déjà de centaines de relevés, mais ils ne peuvent malheureusement pas être rassemblés dans une même analyse, pour un motif écologique évoqué plus haut (chap. 3): nous devons cantonner le diagnostic à un échantillon écologiquement homogène. Pour ce faire nous partons de syntaxons publiés et nous éprouvons l'homogénéité de l'échantillon par une analyse factorielle des correspondances des relevés floristiques (fig. 6). Cette exigence nous ramène à des lots de 10 à 30 stations seulement: cette limite est imposée par l'échantillonnage des relevés anciens. Par conséquent la sensibilité de notre diagnostic est fatallement limitée: Un même symptôme faible peut rester au-dessous du seuil de signification dans notre échantillon tandis qu'il serait peut-être significatif dans un plus grand échantillon, que nous ne pouvons pas nous procurer.

#### 4.6.3 Combinaison des niveaux de synthèse

L'interprétation des changements floristiques a concerné jusqu'ici trois niveaux de synthèse:

- 1 – le comportement individuel des espèces
- 2 – le comportement de groupes d'espèces
- 3 – le comportement du cortège floristique global.

Falkengren-Grerup (1986) travaille au niveau 1, Wittig et al. (1985) aux niveaux 2 et 3, Kuhn et al. (1987) au niveau 3.

Or les niveaux supérieurs permettent de s'affranchir des erreurs possibles aux niveaux inférieurs (Wittig 1986, 20, 4.2, alinéa 2), mais ils perdent aussi des informations propres aux niveaux inférieurs: par exemple, si la flore est devenue plus acidophile (niveau 3), est-ce parce que les basophiles ont régressé ou parce que les acidophiles ont

progressé, et quelles acidophiles? il faut les niveaux inférieurs pour répondre. Il y a évidemment une forte redondance entre ces trois niveaux. Le diagnostic final consiste à extraire un nombre restreint de symptômes indépendants.

Au niveau des groupes d'espèces, la limite d'un groupe peut être une borne placée dans l'échelle d'une ou plusieurs valeurs indicatrices. Ici, à titre d'expérience, et sans conséquence importante pour les résultats, nous intégrons les affinités sociologiques et les valeurs indicatrices dans la définition des groupes. Des groupes sociologiques sont tout d'abord formés d'après la littérature (tableau 5, colonne de gauche). Par ailleurs, le tableau 4 montre entre autres que les indices R et N sont corrélés positivement dans le lot complet des espèces du tableau 1, et qu'ils sont corrélés négativement avec l'indice d'humus H. Ceci justifie de définir un indice intégrant R, N et H dans ce cas, et que nous appelons indice d'EUTROPHIE s. l. Nous y découpons trois classes arbitraires (DYS, MESO, EUtrophe s. l.); nous leur attribuons par hypothèse les groupes sociologiques provisoires, et testons l'hypothèse par l'analyse discriminante (fig. 5); par analyses successives nous corrigeons la classification; nous obtenons ainsi des groupes qui sont à la fois sociologiques et indicateurs édaphiques (BA0–15). Ces groupes sont définis par le tableau 5 et leur effectif est donné par le tableau 1.

Au niveau des espèces nous ne retenons qu'un symptôme: la tendance d'une espèce à apparaître ou à disparaître dans l'échantillon de stations, donc un changement de fréquence (tabl. 9). L'analyse de l'abondance des espèces n'est pas possible, car les chiffres d'abondance de l'ancien relevé ont été posés pour un carré de  $10 \times 10$  m que nous ne pouvons pas localiser. Ceci concerne d'ailleurs aussi les autres niveaux d'analyse: on peut considérer que dans le tableau expurgé tous les codes de présence sont remplacés par 1 avant le diagnostic.

## 5. Résultats

Les résultats bruts obtenus aux trois niveaux de synthèse (chap. 4.6.3) après expurgation conservative sont présentés par la figure 6 et les tableaux 6 à 9. Nous commencerons par extraire les symptômes indépendants (5.1–2).

### 5.1 Une dérive acidophile

L'indice de réaction R (Landolt 1977) du cortège floristique expurgé a diminué (tabl. 6). Or l'analyse factorielle des correspondances (fig. 4 et 6) montre une hétérogénéité dans l'échantillon: les stations du Wägital (21–24) sont manifestement plus eutrophes, s'isolent floristiquement, et leur dynamique floristique générale prend une direction originale (fig. 6); de plus elles sont séparées géographiquement de toutes les autres, subissent une sylviculture beaucoup plus intensive que le jardinage de l'Emmental et trois d'entre elles sont actuellement occupées par un perchis haut. Il serait donc légitime de retrancher ces stations de l'échantillon: si nous le faisons (tabl. 6, a + b comparé à a + b + c), la diminution de R s'avère encore plus significative. Ce symptôme est redondant avec l'augmentation du pourcent des dystrophes et la diminution du pourcent des mésotrophes (tabl. 8).

Les décomptes absous nous apprennent autre chose. Le nombre de dystrophes n'a pas augmenté significativement (tabl. 8). Seul le nombre de mésotrophes a diminué significativement: c'est sans doute la principale contribution à la diminution de l'indice

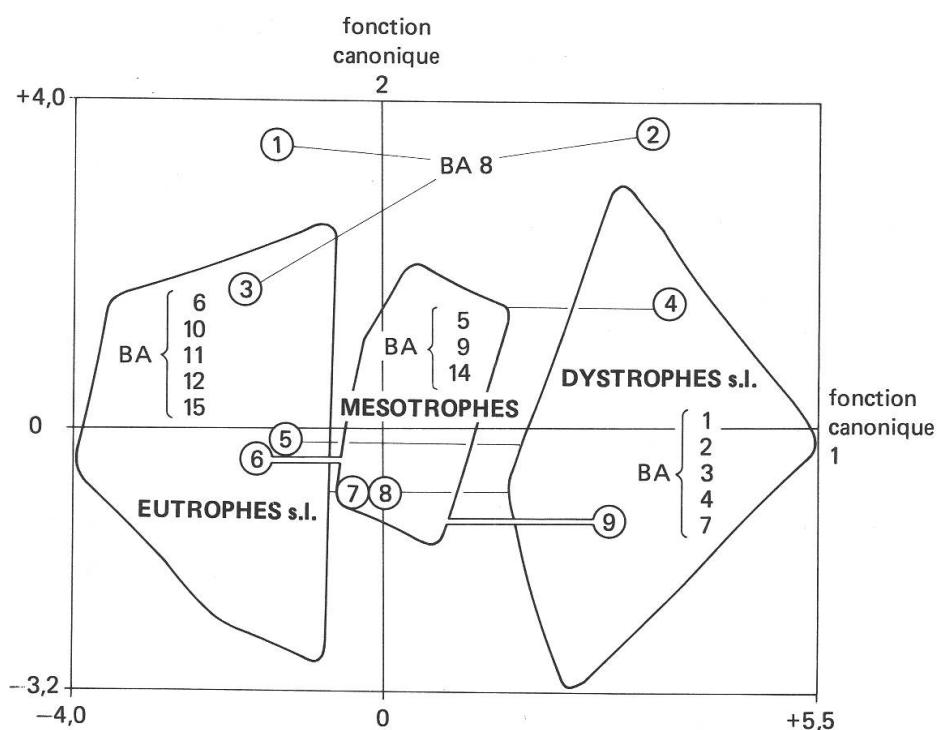


Fig. 5. Analyse discriminante définitive des groupes d'espèces. (chap. 4.6.3). Environ 150 espèces du complexe forestier du Bazzanio-Abietetum (BA) représentées par leurs valeurs R, N et H (Landolt 1977). Programme BMDP-7M (Dixon 1981). Les espèces ne figurent pas individuellement: des cercles entourent les projections des 3 subdivisions d'indication édaphique: —○ espèce dont nous acceptons les valeurs indicatrices proposées par Landolt, mais que nous laissons rattachée à son groupe sociologique par commodité. —○ espèce dont nous contestons les valeurs de Landolt et qui appartiennent effectivement au niveau MESO.

- 1 *Pellia epiphylla*
- 2 *Dicranella heteromalla*
- 3 *Catharinea undulata*
- 4 *Lastrea oreopteris*
- 5 *Polygonum bistorta*

- 6 *Mnium affine*
- 7 *Rumex acetosa*
- 8 *Angelica silvestris*
- 9 *Valeriana dioeca*
- 9 *Galium rotundifolium*

Tableau 4. Corrélations entre les valeurs indicatrices des espèces du tableau 2 non expurgé (chap. 4.6.3). Programme RESE (Wildi & Orloci 1983). Test de l'hypothèse 0 (Diem & Lentner 1972, 182, form. 708):  $n = 162$ ; si  $r > 0.154$ , on peut affirmer avec 5% de risque d'erreur que  $r$  est significativement différent de zéro.

	R	N	H	F	D
R	1				
N	+0.417	1			
H	-0.365	-0.353	1		
F	+0.003	+0.316	+0.240	1	
D	+0.177	+0.246	-0.018	+0.187	1
L	+0.046	+0.105	-0.317	+0.013	+0.374

Tableau 5. Définition des groupes d'espèces socio-écologiques du Bazzanio-Abietetum (chap. 4.6.3). DYS, MESO, EU: dystrophes, mésotrophes, eutrophes s.l.: intégration des indices R, N, H de Landolt (1977) par l'analyse discriminante (Fig. 5).

Affinités sociologiques		Préférences édaphiques		no
diverses. Tolèrent bien Bazzanio-Abietetum (Kuoch 1954, tab. 7)		europytopiques		BA 0
Bazzanio-Abietetum	Type: <i>Hylocomium-</i> et <i>Sphagnum-Sozion</i> (Koppe 1955, 98)	DYS	mésohygrophiles	BA 1
	<i>Polytrichum commune-</i> Soz. (Koppe 1955, 101)	DYS	hygrophiles	BA 2
	( <i>Erico-Pinetea</i> )	DYS	mésoxérophiles	BA 3
notin BA 0–3, possibles dans Epilobion et Piceo-Sorbetum (Oberdorfer 1978, 307, 325)	Nardo-Callunetea	DYS		BA 4
		MESO		BA 5
		EU		BA 6
notin BA 0–6, possibles dans <i>Caricion fuscae</i> (Oberdorfer 1977, 234)		(DYS)	hygrophiles	BA 7
Dicranellion (Philippi 1963), <i>Pellia-Catharinea-Soz.</i> (Koppe 55, 103)		DYS/MESO/EU	terricoles	BA 8
notin BA 0–8, possibles dans <i>Cardaminion</i> (Oberdorfer 1977, 208)	MESO	hygrophiles	BA 9	
	EU	hygrophiles	BA 10	
notin BA 0–10, possibles dans <i>Funarietum</i> (Jahn 1980)	EU		BA 11	
notin BA 0–11, poss. dans <i>Agropyro-Rumicion</i> et <i>Juncion buffonii</i> (Oberdorfer 1977, 173; 1983, 316)	EU		BA 12	
notin BA 0–12, dans <i>Lepidozietalia</i> (Philippi 1963, 105; 1965, 662)	saprophytes		BA 13	
notin BA 0–13, sans place dans le complexe forestier typique du Bazzanio-Abietetum	MESO		BA 14	
	EU		BA 15	

Fig. 6. Analyse factorielle des correspondances: relevés floristiques après expurgation conservatoire (chap. 5). Programme PCAB (Wildi & Orloci 1983). 1–24: vecteurs dynamiques des stations.

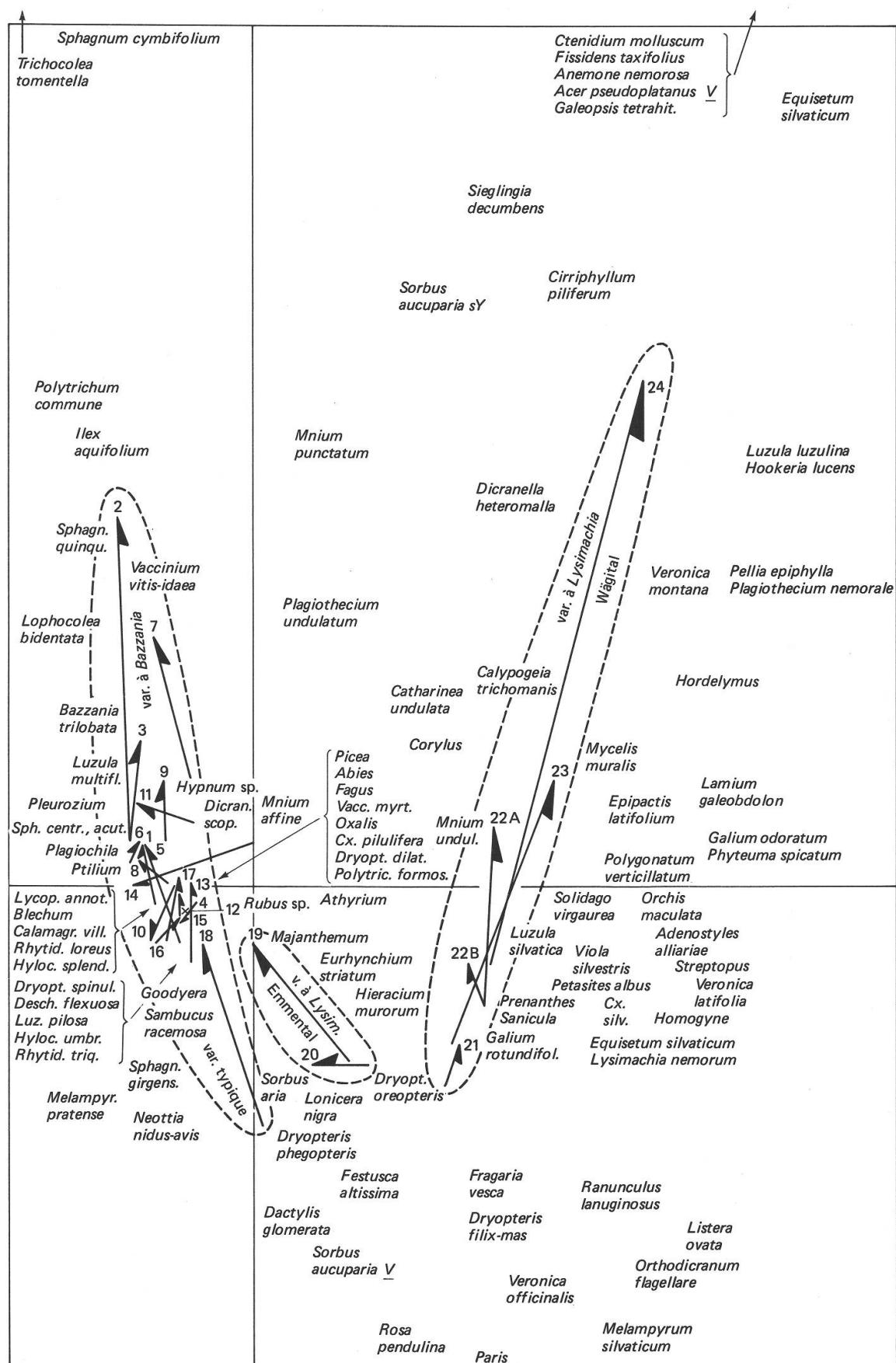


Tableau 6. Dynamique des valeurs indicatrices des relevés, après expurgation conservative (chap. 5). n-a = valeur indicatrice du nouveau relevé – celle de l'ancien. Programme EDDA (Wildi & Orloci, inédit), avec codes de présence remplacés par 1. Test de Wilcoxon pour différences couplées (Diem & Lentner 1972, 196, 24C): \*\*\* on peut affirmer avec 1% de risque d'erreur (\*\* 2%, \* 5%, (\*) 10%) que l'indice (R, N, H, F, D, L) a changé significativement dans l'échantillon de stations.

Tableau 7. Corrélations entre les valeurs indicatrices (Landolt) des espèces du tableau 2, après expurgation conservative. (chap. 5.1-2, et comparer tabl. 4). Programme RESE (Wildi & Orloci 1983). Test de l'hypothèse 0 (Diem & Lentner 1972, 182, from. 708):  $n = 91$  espèces; si  $r > 0.206$ , on peut affirmer avec 5% de risque d'erreur que  $r$  est différent de 0.

	R	N	H	F	D
R	1				
N	+0.418	1			
H	-0.433	-0.372	1		
F	-0.132	+0.300	+0.247	1	
D	+0.186	+0.217	+0.005	-0.022	1
L	+0.165	+0.499	-0.299	-0.035	+0.350

Tableau 8. Dynamique des groupes écologiques (chap. 5). Décomptes selon tableau 2, après expurgation conservative: Test de Wilcoxon pour différences couplées (Diem & Lentner 1972, 196, 24C): \* = on peut affirmer avec 5% de risque d'erreur que le décompte a changé significativement dans l'échantillon de stations considéré.

Groupes	Dystrophes (BA 1-4, 7)		Mésotrophes (BA 5, 9, 14)		Eutrophes (BA 6, 10-12, 15)	
	nombre	% du total	nombre	% du total	nombre	% du total
DECOMPTE (nouveau relevé - ancien)						
S 1	+1	- 1	0	- 1	0	0
T 2	+6	+ 8	+1	- 2	0	-1
A 3	-3	0	-1	- 2	0	0
T 4	-1	+ 6	-3	- 6	0	0
I 5	0	+ 9	-4	-13	0	+1
O 6	+3	- 3	+4	+15	0	0
N 7	-2	+ 7	-4	- 6	-2	-5
S 8	0	+ 6	0	- 2	0	0
9	-4	- 4	+1	+ 7	0	0
10	+3	+ 9	0	- 1	0	0
11	+3	+14	-3	-11	-1	-4
12	+1	+ 2	-1	- 5	-1	-4
13	+1	0	+1	+ 1	0	0
14	+4	+19	-8	-23	0	+1
15	+2	+ 3	0	- 2	0	0
16	-3	- 2	-1	+ 1	0	0
17	-5	- 6	-1	+ 3	-1	-2
18	+1	+ 8	-4	-12	-2	-7
19	+3	+12	-6	-10	-2	-3
20	0	+ 5	-4	- 4	-3	-6
21	+2	+ 3	-1	- 4	-1	-3
22a	-2	- 4	-2	- 5	+1	+2
23	-3	- 6	-5	-10	+3	+8
24	0	- 5	+4	- 3	+4	+3
Moyenne signification	+0.3	+ 3.3	-1.5	- 4.0	-0.2	-0.8
	-	*	*	*	-	-

Tableau 9. Espèces tendant à apparaître ou disparaître. (chap. 5). Après expurgation conservative. AP, DIS: nombre de stations où l'espèce est apparue ou a disparu, selon tableau 2. Test du signe (Lorenz 1984, 151 et 222): \* = on peut affirmer avec 5% de risque d'erreur que AP et DIS sont différents, donc que l'espèce tend à disparaître ou apparaître; – = pas de différence significative; · = test impossible. Artefacts: *Dryopteris spinulosa* n'a pas toujours été soigneusement distinguée de *D. dilatata* dans les nouveaux relevés. *Lophocolea bidentata* et *Plagiothecium laetum* n'apparaissent jamais dans les anciens relevés de nos stations, mais ils apparaissent dans d'autres relevés de Kuoch, et n'ont donc pas échappé à son échantillonnage; leur apparition dans ces stations est donc sans doute réelle.

Ecol.	Espece	AP	DIS	Test	Critique
DYS	<i>Dryopteris spinulosa</i>	1	8	*	artefact
DYS	<i>Plagiothecium undulatum</i>	7	0	*	réelle
DYS	<i>Ptilium crista-castr.</i>	0	5	·	
DYS	<i>Lophocolea bidentata</i>	6	0	*	réelle
DYS	<i>Pleurozium schreberi</i>	7	2	–	
MESO	<i>Lonicera nigra</i>	1	6	–	
MESO	<i>Hieracium murorum</i>	0	6	*	réelle
MESO	<i>Prenanthes purpurea</i>	0	5	·	
MESO	<i>Mnium affine</i>	5	0	·	
Autres	<i>Plagiothecium laetum</i>	10	0	*	réelle
	<i>Eurhynchium gr. striatum</i>	0	6	*	réelle
	<i>Hypnum cupressiforme</i>	7	2	–	
	<i>Rhytidadelphus triqu.</i>	2	11	*	réelle

R. Ce symptôme est corroboré par un autre: la tendance à disparaître de quelques espèces mésotropes ou eurytopiques, *Lonicera nigra*, *Hieracium murorum*, *Prenanthes purpurea*, *Eurhynchium gr. striatum* et *Rhytidadelphus triquetus* (tabl. 9).

Surgit alors une objection: la diminution de R n'est-elle pas un artefact dû à l'imperfection de l'expurgation des mésotropes de clairières dans les anciens relevés (4.5.3)? A l'appui de cette objection vient la diminution de l'indice de lumière L (fig. 4d, tabl. 6), qui pourrait elle aussi suggérer une expurgation incomplète des héliophiles dans les anciens relevés. Les quatre arguments suivants nous semblent suffisants pour réfuter cette objection:

1. Les indices R et L ne sont pas significativement corrélés dans le cortège floristique expurgé (tabl. 7), donc leurs diminutions parallèles ne sont pas liées aux mêmes espèces.
2. S'il s'agissait d'un défaut d'expurgation des espèces de coupes dans les anciens relevés, l'indice N devrait lui aussi diminuer, car ces espèces ont des valeurs R, N et L élevées. Or N n'a pas diminué significativement, même dans l'échantillon restreint à l'Emmental (tabl. 6, a + b). Cette indépendance de comportement de N est d'autant plus frappante que cet indice est fortement corrélé à R et L dans le cortège floristique (tabl. 7).
3. Deux bryophytes acidophiles non pris en compte dans le calcul des valeurs indicatrices (absents du répertoire de Landolt 1977) montrent une tendance significative à apparaître, et indiquent ainsi que la diminution de R ne correspond pas seulement à une disparition de mésotropes dans les nouveaux relevés: *Plagiothecium undulatum*, tenue pour une espèce des forêts de résineux (Koppe 1955,

- 98; Oberdorfer 1957, 377; Ellenberg et Klötzli 1972, CIV, 382; Ellenberg 1986, 166), et *Lophocolea bidentata*, dont les affinités sont moins claires (Koppe 1955, 104; Philippi 1965, 654–655; Augier 1966, 240; Ellenberg et Klötzli 1972, 891).
4. la flore du Bazzanio-Abietetum est déjà si acidophile qu'on ne peut guère imaginer d'espèces plus acidophiles. Donc si le sol de ce groupement devient effectivement plus acide, du fait des immissions ou pour une autre raison, il ne serait pas étonnant que cela se manifeste surtout par une régression des espèces mésotropes.

### 5.2 Changement de F et L et symptômes mineurs

F a augmenté et L diminué, significativement (tabl. 6). Ces deux symptômes ne sont pas dûs aux mêmes espèces, car les deux indices ne sont pas corrélés dans le cortège floristique (tabl. 7). De plus les deux dynamiques sont peu corrélées dans les stations (comparer les colonnes du tableau 6). Il s'agit donc de phénomènes indépendants. Nous ne savons pas les expliquer.

*Ptilium crista-castrensis*, espèce acidophile de l'humus des Vaccinio-Piceetalia (Oberdorfer 1957, 377; Ellenberg et Klötzli 1972, CIV, sp. 373), a régressé. Or des 5 stations où il a disparu (nous l'y avons cherché), 4 sont soumises à une exploitation intensive (stations 5, 7, 16 et 17). Seule la station 1 est faiblement exploitée. Il est donc vraisemblable que la régression de *Ptilium* provienne de l'exploitation forestière. Peut-être cette espèce mécaniquement fragile est-elle sensible au piétinement. Ce symptôme, d'ailleurs non significatif statistiquement, ne vient donc pas contredire la dérive vers une composition floristique plus acidophile.

D'autre part, l'apparition fréquente de *Plagiothecium laetum* signale peut-être une augmentation de la fréquence des brindilles en décomposition dans la litière, puisque cette espèce trouve son optimum dans les Lepidozietalia (Philippi 1965, 664).

### 5.3 Fiabilité des valeurs indicatrices

Contrairement au cas des chênaies du nord de la Suisse (Kuhn et al. 1987), où le changement floristique est spectaculaire, le changement floristique du Bazzanio-Abietetum montagnard ne se voit pas sur le terrain lors de la répétition du relevé: le sous-bois de la futaie semble n'avoir pas changé. Il faut le calcul et l'échantillonnage statistique pour révéler quelques symptômes.

Dès lors une question se pose: quelle confiance peut-on avoir dans un faible changement d'une valeur indicatrice moyenne? Traduit-il une tendance générale du cortège floristique ou simplement quelques accidents survenus à un petit nombre d'espèces? Par exemple, dans la station 2, l'indice d'humidité F a augmenté de 0.17, ce qui est son augmentation maximale. Or si nous supprimons l'apparition de deux petites touffes de *Polytrichum commune* et *Sphagnum cymbifolium* et la disparition d'un buisson de *Sorbus aria* dans le nouveau relevé, cette dérive se réduit à +0.03. Donc la dérive de F dans cette station tient à des changements floristiques faibles, concernant peu d'espèces, d'un ordre de grandeur comparable à l'incertitude générale du relevé. Il en va de même dans les autres stations, à plus forte raison, puisqu'elles présentent des dérives de F encore plus faibles. De plus, ce sont chaque fois des espèces différentes qui sont à l'origine du changement de la valeur indicatrice moyenne: aucune espèce xérophile n'a montré de tendance significative à disparaître, ni aucune hygrophile à apparaître (tabl. 9). Qu'est-ce qui nous permet d'affirmer que ces changements floristiques minimes ne sont pas seulement un bruit de fond lié à l'incertitude du relevé?

Uniquement le fait qu'ils composent une dérive significativement différente de zéro dans notre échantillon de stations. L'incertitude du relevé ne peut pas produire une dérive orientée, d'autant plus à partir d'espèces variées.

Nous tenons donc les symptômes évoqués ci-dessus pour solides, bien qu'ils ne soient pas visibles mais seulement calculables.

## 6. Conclusion

Résumons la démarche:

- Des répétitions de relevés font apparaître un changement floristique global massif dans la complexe forestier du Bazzanio-Abietetum entre 1950 et 1986 (tabl. 1, 2a, fig. 4a).
- La méthode du relevé mérocénotique et de l'expurgation permet d'éliminer la part de ce changement qui peut être expliquée par des influences locales (fig. 3–4, tabl. 2–4).
- Après expurgation il s'avère que le cortège floristique de la futaie a lui-même subi des changements. Ceux-ci sont discrets mais atteignent le seuil de la signification statistique dans un lot de 20 stations environ (chap. 5).
- Parmi ces changements extralocaux, que nous ne comprenons pas tous (5.1 à 3), quatre symptômes peuvent intéresser le problème des effets de la pollution de l'air: une diminution de l'indice R, une diminution du nombre d'espèces mésotrophes, la tendance à disparaître de quelques espèces mésotrophes ou eurytopiques, et la tendance à apparaître de deux bryophytes acidophiles. Ces symptômes complémentaires et en partie redondants expriment une dérive de la composition floristique de la futaie vers l'acidophilie (5.1).

Or tout changement floristique extralocal relève d'un ensemble de trois causes possibles:

1. Une dynamique climacique naturelle est peu probable dans ce cas, car le Bazzanio-Abietetum est considéré unanimement comme un climax stationnel. Toutefois un consensus n'est pas une preuve. Nous ne pouvons donc pas affirmer que la faible dérive acidophile du Bazzanio-Abietetum, observée pour la première fois, n'a rien à voir avec une dynamique naturelle; ceci d'autant plus que nous observons d'autres symptômes dynamiques (5.2) qui, eux, ne s'expliquent pas facilement par la pollution atmosphérique.
2. L'influence d'un régime forestier homogène dans le lot ne peut pas non plus être exclue a priori car le jardinage du Bazzanio-Abietetum est une pratique homogène dans l'Emmental, hormis quelques stations (5.3). Toutefois elle est improbable, puisque justement cette tradition est très ancienne et a peu changé ces dernières décennies.
3. La pollution de l'air, enfin, est l'une des causes possibles, puisque, quelle que soit la théorie du mécanisme des pluies polluées, on admet qu'elles favorisent une acidification des solutions dans le sol. L'apport d'azote par les précipitations ne doit pas nécessairement se fixer dans le sol ni s'exprimer par une dérive nitrophile de la composition floristique comme dans les cas étudiés par Kuhn et al. (1987): ceci peut varier selon le type de sol et de litière, et il ne faut pas s'attendre à trouver les mêmes symptômes floristiques et pédologiques dans tous les types de forêts (voir Gosz 1981, 406–409; Cole et Rapp 1981, 360–364).

Nous concluons donc que depuis 1950 le cortège floristique du Bazzanio-Abietetum de l'Emmental est devenu faiblement mais significativement plus acidophile, que la cause de ce changement est extralocale, et que cette cause peut être entre autres la pollution de l'air.

## 7. Discussion et perspectives

### 7.1 A propos des symptômes floristiques de la pollution atmosphérique

Dans l'ensemble de la démarche, nous avons rencontré trois sources d'incertitude inéluctables et inévaluables:

1. l'impossibilité de rendre la délimitation des éléments tout à fait reproductible lors du relevé du complexe forestier: une part d'interprétation intervient dans la distinction des éléments sur le terrain et conditionne donc le résultat. Cette limitation n'est pas propre au relevé mécocénétique mais concerne la phytosociologie en général. Même la fixation de placettes permanentes, hautement souhaitable, ne l'éliminera pas complètement: il faudra tôt ou tard placer des limites ou décrire des gradients d'hétérogénéité au sein des placettes;
2. l'impossibilité d'atteindre l'expurgation parfaite des anciens relevés qui permettrait de conserver dans le tableau exclusivement la flore des microcénoses de futaie (4.5.3);
3. l'impossibilité d'évaluer dans un échantillon homogène régional l'influence d'une dynamique climacique naturelle et celle d'un régime forestier homogène (chap. 6).

Nous ne pouvons pas réduire ces risques d'erreur dans chaque cas, mais nous avons une solution qui devrait les réduire tous les trois: répéter le même travail dans d'autres régions et d'autres types écologiques. Il sera utile de trouver des symptômes différents convergeant vers la même conclusion pour augmenter la crédibilité de cette conclusion. Nous devons donc procéder par études de cas avant de pouvoir tirer un diagnostic général. D'autres associations alpines et préalpines sont en cours d'étude.

### 7.2 A propos du relevé mécocénétique

La méthode du relevé mécocénétique proposée ici déborde du cadre de notre problématique et peut s'appliquer à d'autres objectifs de la phytosociologie, en particulier à la syntaxonomie des phytocénoses microhétérogènes. Le relevé mécocénétique est une généralisation du relevé phytosociologique et peut être converti en relevé phytosociologique. Il offre en outre des possibilités supplémentaires:

- retrouver plus facilement une station et mieux observer sa dynamique;
- décrire plus finement les phytocénoses microhétérogènes;
- jongler avec les différents éléments constitutifs de la station par le jeu d'expurgations diverses (par exemple retrancher ou non la flore des clairières naturelles dans une syntaxonomie de forêts d'escarpements rocheux);
- permettre la discrimination de relevés floristiquement analogues mais écologiquement très différents. Par exemple certains relevés de Bazzanio-Abietetum à *Lysimachia* et d'*Asplenio-Piceetum* sont difficiles à distinguer sur une base purement floristique: des relevés codifiant la distribution microcénétique des espèces dissiperaient toute confusion, en particulier dans le traitement statistique;
- contribuer à concilier l'approche phytosociologique et les approches synusiales (Barkman 1973);

- décrire des complexes, en particulier les complexes de régénération, comme des entités floristiques, alors qu'ils ne sont pour l'instant décrits que par pièces détachées.

Mais nous avons aussi souligné une limite de cette méthode, qui tient à la nécessité d'établir une hiérarchie des éléments (4.3). Sans doute n'est-ce là qu'un premier essai d'intégrer la notion d'hétérogénéité au relevé floristique, et d'autres méthodes plus souples verront-elles le jour.

## Résumé

Le changement floristique observable dans une placette forestière en répétant d'anciens relevés phytosociologiques provient d'un ensemble de causes possibles liées au cycle de régénération, à la sylviculture, à la dynamique climacique et aux polluants atmosphériques. Ce travail développe une méthode qui permet de distinguer partiellement ces causes. L'essentiel réside dans le *relevé mérocénotique* (du grec *μέρος*: partie): il s'agit d'une procédure de relevé floristique qui décrit la placette comme hétérogène, tandis que le relevé phytosociologique classique la décrit implicitement comme uniforme. En outre le concept de *complexe forestier* est défini à partir de celui du complexe de régénération, et sert d'unité de relevé. La comparaison statistique des anciens et des nouveaux relevés débute par une *expurgation* du tableau, rendue possible par le relevé mérocénotique.

L'application de cette méthode à un échantillon de 20 stations de l'Emmental (Suisse, canton de Berne) montre que le cortège floristique du Bazzanio-Abietetum est devenu faiblement mais significativement plus acidophile depuis 1950, pour une cause extralocale. Cette cause peut être une dynamique climacique naturelle, une influence inexpliquée du régime forestier homogène dans l'échantillon, ou la pollution de l'air. La répétition de la démarche dans d'autres régions et d'autres types forestiers est en cours et permettra de faire la part de ces trois dernières causes.

## Zusammenfassung

Die Veränderungen der Artenzusammensetzung eines Waldbestandes, die aufgrund von Wiederholungen früherer pflanzensoziologischer Bestandesaufnahmen zu beobachten sind, kann auf einen ganzen Strauß möglicher Ursachen zurückgeführt werden, die an den Regenerationszyklus, waldbauliche Maßnahmen, die Klimaxdynamik und atmosphärische Verunreinigungen gebunden sind. Die entwickelte Methode, welche teilweise die Ursachenfindung erleichtert, beruht im wesentlichen auf der *mérocénotischen Aufnahme*. Es handelt sich dabei um ein Aufnahmeverfahren, welches die Heterogenität einer Aufnahmefläche berücksichtigt, während die klassische pflanzensoziologische Aufnahme einen uniformen Pflanzenbestand voraussetzt. Außerdem wird der Waldbewirtschaftungskomplex als Konzept aus dem Regenerationskomplex heraus definiert und dient als Aufnahmeeinheit. Der statistische Vergleich alter mit neuen Aufnahmen beginnt mit einer *Bereinigung* der Tabelle, welche durch die meroçnotische Aufnahme ermöglicht wird.

Die Anwendung dieser Methode am Beispiel von zwanzig Waldbeständen des Bazzanio-Abietetum aus dem Emmental (Kanton Bern, Schweiz) zeigt, daß sich die floristische Zusammensetzung, gemessen an deren Zeigerwert, seit 1950 zugunsten einer leichten, aber signifikanten Versauerung verändert hat und daß die Ursache dieser

Veränderungen regionaler oder genereller Art ist. Die Ursache kann in der natürlichen Klimaxdynamik, in einem unerklärlich gleichmäßig über alle Bestände wirksamen waldbaulichen Einfluß oder in der Luftverschmutzung liegen. Die laufenden Auswertungen floristischer Vergleiche in anderen Regionen und anderen Waldgesellschaften werden es ermöglichen, die Anteile der genannten Ursachen zu ermitteln.

Messieurs B. Ramp, T. Dalang, C. Hoffmann, F. Chatelain et B. Jud nous ont aidés et conseillés en informatique et en statistique. Monsieur H. Huber a contrôlé et corrigé les déterminations d'une partie des *Sphagnum*. Mme. I. Bucher a fourni d'utiles informations bibliographiques. Madame D. Pichler a réalisé les figures avec la collaboration de Monsieur K. Rauber. Que ces personnes soient chaleureusement remerciées.

## Références

- Agren G. I. (éd.) 1984. State and change of forest ecosystems – Indicators in current research. Swed. Univ. Agric. Sci., Dept. Ecol. & Envir. Res., Rep. 13, 413 pp.
- Augier J. 1966. Flore des Bryophytes. Lechevalier, Paris, 702 pp.
- Bach R., Kuoch R. & Iberg R. 1954. Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weißtanne, II. Entscheidende Standortsfaktoren und Böden. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 30: 261–314.
- Barkman J. J. 1973. Synusial approaches to classification. In: Whittaker, R. H. (éd.): Ordination and classification of plant communities, 435–491.
- Berghen, H. van den, 1982 (3<sup>e</sup> éd.). Initiation à l'étude de la végétation. Jard. Bot. Mat. Belgique, Meise, 263 pp.
- Braun-Blanquet J. 1964 (3<sup>e</sup> éd.). Pflanzensoziologie. Springer, Wien, 865 S.
- Braun-Blanquet J. & Pavillard J. 1928 (3<sup>e</sup> éd.). Vocabulaire de sociologie végétale. Roumégous & Déhan, Montpellier, 23 pp.
- Cole D. W. & Rapp M. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. In: Reichle D. E. (éd.). 1981. Dynamic properties of forest ecosystems. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 341–409.
- Daget P., Godron M., David P. & Riso J. 1979 (2<sup>e</sup> éd.). Vocabulaire d'écologie. Hachette, Paris, 300 pp.
- Dahl E. and Hadac E. 1949. Homogeneity of plant communities. Studia Bot. Cechosl. 10: 159–176.
- Daubenmire R. 1968. Plant communities, a textbook of plant synecology. Harper and Row, New York, 300 pp.
- Delpach R., Dumé G. and Galmiche P. 1985. Typologie des stations forestières, vocabulaire. Inst. Dével. For., Paris, 243 pp.
- Diem K. et Lentner C. 1972 (7<sup>e</sup> éd.). Tables scientifiques. Ciba-Geigy, 819 pp.
- Dixon W. J. (éd.) 1981. BMDP statistical software. Univ. Calif. Press, Berkeley, 726 pp.
- Duchaufour P. 1970 (3<sup>e</sup> éd.). Précis de Pédologie. Masson, Paris, 482 pp.
- Duchaufour P. 1977. Pédologie, 1. Pédogenèse et classification. Masson, Paris, 477 p.
- Düll R. 1969–1972. Moosflora von Südwestdeutschland (Hepaticae und Musci incl. Cincidotaceae). Mitt. Bad. Landesv. Naturk. u. Natursch. N.F. 10: 39–138; 10: 509–542; 10: 701–728.
- Duvigneaud P. 1980 (2<sup>e</sup> éd.). La synthèse écologique. Doin, Paris, 380 pp.
- Ellenberg H. 1979 (2. Aufl.). Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobot. 9: 1–122.
- Ellenberg H. 1986 (4. Auflage). – Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Ulmer, Stuttgart, 989 S.
- Ellenberg H. und Klötzli F. 1972. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 48: 587–930.
- Falkengren-Grerup U. 1986. Soil acidification and vegetation changes in deciduous forest in southern Sweden. Oecologia 70: 339–347.

- Fischer W. 1975. Vegetationskundliche Aspekte der Ruderalisation von Waldstandorten im Berliner Gebiet. *Arch. Natursch. Landsch.* 15: 21–32.
- Frontier S. (éd.) 1983. *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson, Paris, 494 pp.
- Fuhrer J. 1986. Study of acid deposition in Switzerland: Temporal variation in the ionic composition of wet precipitation at rural sites during 1983–1984. *Environmental Pollution (Ser. B)* 12: 111–129.
- Godron M., Daget P., Emberger L., Long G., Le Floc'h E., Poissonnet J., Sauvage C. et Wacquant J.-P. 1968. *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. Editions du C.N.R.S., Paris, 292 pp.
- Gounot M. 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris, 314 pp.
- Gosz J. R. 1981. Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. *Ecol. Bull. (Stockholm)* 33: 405–426.
- Guderian and Kueppers 1980. Response of plant communities to air pollution. In: Miller P. R. 1980: 187–199.
- Guinochet M. 1973. *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 p.
- Jahn G. 1980. Die natürliche Wiederbesiedlung von Waldbrandflächen in der Lüneburger Heide mit Moosen und Gefäßpflanzen. *Forstwiss. Cbl.* 99: 297–323.
- Klimo E. 1984. Changes of forest site after clear-cutting in spruce forest. In: Agren G. I. (éd.) 1984: 87–95.
- Knapp R. 1974. Cyclic successions and ecosystem approaches in vegetation dynamics. In Knapp R. (éd.): *Handbook of vegetation sciences VIII, Vegetation Dynamics*, 93–100. Junk, The Hague.
- Koop H. 1982. Waldverjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandörtliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung. In: Dierschke H. (éd.) 1982. *Struktur und Dynamik von Wäldern*. Ber. Intern. Symp. Int. Ver. Vegetationsk., 235–273.
- Koppe F. 1955. Moosvegetation und Moosgesellschaften von Altötting in Oberbayern. *Feddes Rep.* 58: 92–144.
- Kuhn N., Amiet R. und Hufschmid N. 1987. Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* 158: 77–84.
- Kuoch R. 1954. Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weiße Tanne. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw.* 30: 133–260.
- Landolt E. 1977. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel* 64, 208 S.
- Lemée G. 1978. *Précis d'écologie végétale*. Masson, Paris, 290 pp.
- Long G. 1974. *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire, tome I. Principes généraux et méthodes*. Masson, Paris, 252 p.
- Lorenz R. J. 1984. *Grundbegriffe der Biometrie*. Fischer, Stuttgart, 241 S.
- Lux H. 1964. Beitrag zur Kenntnis des Einflusses der Industrieexhalationen auf die Bodenvegetation in Kiefernforsten (Dübener Heide). *Arch. Forstw.* 13: 1215–1223.
- Martinot-Lagarde P. 1967. *Lexique de sylviculture, allemand-français/français-allemand*. Ecole nat. génie rural eaux & for., Nancy, 41 pp.
- Mériaux J.-L. et Géhu J.-M. 1978. De l'analyse symphytosociologique des complexes de végétation à celle des végétations complexes. In: Tüxen, R. (éd.) 1978: 97–116.
- Meyer P. 1948–1949. Das Mastygobryeto-Piceetum abietetosum im schweizerischen Mittelland und seine forstlich-waldbauliche Bedeutung. *Vegetatio* 1: 203–216.
- Miller P. R. (éd.) 1980. *Proceedings of symposium on effects of air pollutants on mediterranean and temperate forest ecosystems*. Pacif. Southw. For. Range Exp. Stat., Berkeley, 256 pp.
- Oberdorfer E. 1957. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Pflanzensoziologie 10, 564 S.
- Oberdorfer E. 1977–1983 (2. Aufl.). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*, I (1977), II (1978), III (1983). Fischer, Stuttgart.
- Oberdorfer E. 1983 a (5. Aufl.). *Pflanzensoziologische Exkursionsflora*. Ulmer, Stuttgart, 1051 S.
- Pavillard J. 1935. *Eléments de sociologie végétale (Phytosociologie)*. Actual. Scient. Industr. 251, Hermann, Paris, 102 pp.
- Philippi G. 1963. Zur Kenntnis der Moosgesellschaften saurer Erdraine des Weserberglandes, des Harzes und der Rhön. *Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem.* 10: 92–108.

- Philippi G. 1965. Die Moosgesellschaften der Wutachschlucht. Mitt. Bad. Landesver. Naturk. Na-  
tursch. 8: 625–668.
- Plaisance G. 1975 (5<sup>e</sup> éd.). Dictionnaire des forêts. La Maison Rustique, Paris, 228 pp.
- Richard F., Lüscher P. und Strobel T. 1978. Physikalische Eigenschaften von Böden der Schweiz,  
Band 1. Anst. Forst. Versuchsw., Birmensdorf.
- Scale P. R. 1980. Changes in plant communities with distance from an SO<sub>2</sub> source. In: Miller, P. R.  
1980, 248 pp.
- Schütz J.-P. 1965. Glossaire des principaux termes de sylviculture. ETH Zürich, 30 pp.
- Sukachev V. and Dylis N. 1964. Fundamentals of forest biogeocoenology. Oliver and Boyd, Edin-  
burgh, 672 pp.
- Touffet J. 1982. Dictionnaire essentiel d'écologie. Ouest France, Rennes, 108 pp.
- Trautmann W., Krause A. und Wolff-Straub R. 1970. Veränderungen der Bodenvegetation in Kie-  
ferforsten als Folge industrieller Luftverunreinigungen im Raum Mannheim-Ludwigshafen.  
Schriftenr. Vegetationsk. 5: 193–207.
- Trepl L. 1982. Zur anthropogenen Beeinträchtigung stadtnaher Wälder. Das Beispiel der Ei-  
lenriede bei Hannover. Tuexenia 2: 195–208.
- Tüxen R. (éd.) 1978. Assoziationskomplexe (Sigmeten). Ber. Int. Sympos. Int. Ver. Vegetationsk.  
1977, 535 S.
- Umweltbundesamt (éd.) 1985. Umweltforschungskatalog 1983 (UFOKAT '83). Erich Schmid  
Verlag, Berlin, 5. Ausg., 1480 S.
- Vitousek P. M. 1981. Clear-cutting and the nitrogen cycle. Ecol. Bull. (Stockholm) 33: 631–642.
- Vitousek P. M. 1984. A general theory of forest nutrient dynamics. In: Agren G. I. (éd.) 1984:  
121–135.
- Watt A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35: 1–22.
- Wildi O. und Orloci L. 1983. Management and Multivariate Analysis of Vegetation Data. Rep.  
Swiss Fed. Inst. For. Res. 215: 139 pp.
- Wilmanns O., Bogenrieder A. und Müller W. H. 1986. Der Nachweis spontaner, teils autogener,  
teils immissionsbedingter Änderungen von Eichen-Hainbuchenwäldern – eine Fallstudie im  
Kaiserstuhl/Baden. Natur und Landschaft 11: 415–422.
- Wittig R. 1986. Veränderungen in der Krautschicht von Buchenwäldern. In: Umweltbundesamt  
DDR, Berlin. – Belastung und Schäden auf Ökosystemebene und ihre Folgen, 208–217.
- Wittig R., Ballach H.-J. and Brandt C. J. 1985. Increase of number of acid indicators in the herb  
layer of the Millet-Grass-Beech-Forest of the Westphalian Bight. Angew. Bot. 59: 219–232.