

**Zeitschrift:** Candollea : journal international de botanique systématique =  
international journal of systematic botany

**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

**Band:** 46 (1991)

**Heft:** 2

**Artikel:** La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts

**Autor:** Gillet, François / Foucault, Bruno de / Julve, Philippe

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-879830>

#### **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:** 18.02.2026

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

# La phytosociologie synusiale intégrée: objets et concepts

FRANÇOIS GILLET  
BRUNO DE FOUCAULT  
&  
PHILIPPE JULVE

## RÉSUMÉ

GILLET, F., B. DE FOUCAULT & PH. JULVE (1991). La phytosociologie synusiale intégrée: objets et concepts. *Candollea* 46: 315-340. En français, résumés français et anglais.

Conçue comme un perfectionnement de l'approche sigmatiste, la phytosociologie synusiale intégrée se fonde sur un système conceptuel qui intègre les différents niveaux d'organisation des communautés végétales (synusie, phytocénose, tesela, catena). Les concepts fondamentaux liés à cette nouvelle approche sont définis ici succinctement, y compris les notions originales de systémique phytosociologique.

## ABSTRACT

GILLET, F., B. DE FOUCAULT & PH. JULVE (1991). Integrated synusial phytosociology: objects and concepts. *Candollea* 46: 315-340. In French, French and English abstracts.

The integrated synusial phytosociology has been conceived as an improvement of the sigmatist approach and is founded on a conceptual system which integrates different organisation levels of plant communities (synusia, phytocoenosis, tesela, catena). The fundamental concepts of this new approach are succinctly defined together with the original elements of the phytosociological system theory.

## 1. Les fondements d'un nouveau paradigme phytosociologique

### 1.1. Le paradigme de la phytosociologie sigmatiste

Souvent critiquée par le passé, injustement ignorée par certaines institutions scientifiques aujourd'hui, la *phytosociologie sigmatiste* a néanmoins connu un indiscutable succès mondial depuis son origine au début du XX<sup>e</sup> siècle, et les potentialités de cette science sont loin d'être épuisées. Elle propose en effet une méthode rigoureuse et théoriquement universelle pour décrire et comprendre les faits de végétation, dans une perspective à la fois phytoécologique et phytogéographique.

Le paradigme<sup>1</sup> sigmatiste repose sur la proposition fondamentale suivante (GILLET, 1986b):

*Toute surface de végétation peut être considérée comme la juxtaposition de différents individus d'associations, unités discrètes séparées par des discontinuités plus ou moins floues, phénomènes élémentaires pouvant servir de base à la définition floristico-statistique de différentes associations végétales.*

<sup>1</sup>Ce terme est pris au sens de KUHN (1983), qui le définit comme un ensemble de faits, théories, méthodes et valeurs, constituant des "exemples (...) qui donnent naissance à une tradition particulière et cohérente de recherche scientifique"; selon cet auteur, "le passage d'un paradigme à l'autre par l'intermédiaire d'une révolution est le modèle normal du développement d'une science adulte".

La phytosociologie sigmatiste présente deux aspects fondamentaux et complémentaires (FOU-CAULT, 1984a, 1986b):

- C'est une *morphologie*, i.e. une taxonomie de "formes", ou plus précisément des phénomènes élémentaires que représentent les individus d'associations; ceux-ci sont comparés entre eux à l'aide de relevés floristiques qui permettent une typologie et une classification hiérarchique des syntaxons.
- C'est une *physique*, qui vise à mettre en évidence des lois phytosociologiques unissant les syntaxons avec les agents de leur déterminisme.

*"Les théories physiques doivent leur puissance et leur inventivité à l'expérimentation conceptuelle que permet leur formalisme abstrait."* (PRIGOGINE & STENGERS, 1986).

C'est ainsi que certaines insuffisances théoriques de la phytosociologie sont apparues au cours de son histoire, dont beaucoup ont été surmontées dans le cadre du paradigme sigmatiste. Pour aller plus loin aujourd'hui, il apparaît nécessaire de *réviser la théorie formelle de la phytosociologie sigmatiste* en tenant compte des progrès accomplis dans les autres sciences, ce qui pourrait amener à modifier en profondeur le paradigme sigmatiste, voire à lui opposer un nouveau paradigme.

## 1.2. La crise de la science contemporaine

*"Aujourd'hui, notre besoin historique est de trouver une méthode qui détecte et non pas occulte les liaisons, articulations, solidarités, implications, imbrications, interdépendances, complexités."* (MORIN, 1977).

Dans presque tous les domaines, la science contemporaine<sup>1</sup> découvre (ou redécouvre) la *complexité*, la *diversité qualitative*, le "désordre dans l'ordre", l'*auto-organisation*, l'*histoire*, la *subjectivité* (MORIN, 1977; PRIGOGINE & STENGERS, 1986; ROBIN, 1989). Ces concepts-clés, niés ou négligés par la science classique (fondée sur la simplification, le réductionnisme, la généralisation et l'*objectivité*) prennent un sens particulièrement évident dans le domaine de la phytosociologie, en tant que science écologique.

En effet, ses objets d'étude, les *communautés végétales*, sont des objets complexes, extraordinairement diversifiés, dont l'ordre et l'organisation apparents sont les émergences d'un désordre interne et externe aléatoire, en même temps que le produit d'une histoire. Leur réalité complexe ne peut se révéler qu'à partir d'un subtil dialogue entre le sujet/concepteur et l'objet/phénomène sensible. Dès l'origine, la phytosociologie sigmatiste a donc été confrontée aux problèmes de diversité (*syntaxonomie*), de complexité (le déterminisme des groupements végétaux relève toujours d'une *causalité complexe*), d'*auto-organisation* (*structure*, *dynamique* de la végétation).

Il nous semble que, loin d'être la science "vieillie" et figée que l'on présente parfois, elle pourrait dès lors jouer un rôle de modèle dans le développement de la science de la complexité, à condition:

- 1) qu'elle affine et relativise ses concepts de manière à mieux rendre compte de la complexité d'*organisation* du "monde végétal";
- 2) que sa méthode s'inspire des processus organisationnels qui structurent ses objets;
- 3) qu'elle articule ses concepts et sa problématique par rapport aux autres facettes de la nature complexe, de manière à développer des connexions avec les autres disciplines du savoir (biocénotique, génétique des populations, écologie du paysage, biogéographie évolutive, etc.).

Ces considérations nous amènent à proposer une réorganisation du réseau conceptuel à travers lequel le phytosociologue appréhende la végétation, c'est-à-dire à élaborer un nouveau paradigme, qui ne manquera pas d'apparaître comme en rupture avec le paradigme dominant de la phytosociologie sigmatiste tel qu'il a été fondé par BRAUN-BLANQUET (1928, 1964) et développé par ses successeurs. Ce réajustement tient à la nécessité de renouveler les outils théoriques afin:

<sup>1</sup> A l'exception (toujours plus envahissante) de la technoscience (au sens de ROBIN, 1989), dont la finalité est moins la connaissance que la manipulation, et qui continue à fonctionner selon les préceptes efficaces, mais aveugles, de la science simplifiante positiviste héritée du XIX<sup>e</sup> siècle.

- 1) de rendre compte des différents *niveaux de complexité de l'organisation des écosystèmes*, mis en évidence depuis longtemps (GAMS, 1918; DU RIETZ, 1930; BARKMAN, 1973), remis à l'honneur par le développement récent de l'*écologie du paysage* (LEFEUVRE & BARNAUD, 1988), mais négligés par l'application traditionnelle du concept unique d'"*individu d'association végétale*", insuffisant et ambigu;
- 2) de permettre le développement d'*une approche systémique*, qui apparaît aujourd'hui comme la voie royale pour aborder les phénomènes complexes.

Le nouveau paradigme de la *phytosociologie synusiale intégrée*, élaboré à partir des réflexions de FOUCAULT (1986a, 1986b), JULVE (1986) et GILLET (1986a, 1986b, 1988), s'articule donc autour de deux propositions centrales:

- 1) l'adoption généralisée d'*une conception synusiale de l'individu d'association*,<sup>1</sup> qui découle de la nécessité d'attribuer un cadre synécologique précis à ce concept de base, conçu comme niveau élémentaire d'organisation des communautés végétales;
- 2) l'*intégration des taxons phytosociologiques*, en parallèle avec l'intégration des niveaux d'organisation, de façon inductive à partir du niveau élémentaire, selon le modèle de la *phytosociologie* (TÜXEN, 1973; GÉHU, 1979).

Rappelons<sup>2</sup> que ce qui apparaît ici comme une rupture conceptuelle avec les fondements originaux de la phytosociologie sigmatiste de BRAUN-BLANQUET n'est que l'*aboutissement d'une lente évolution méthodologique progressive* (affinement de la technique des relevés et de l'échelle de perception de l'homogénéité floristique et écologique, introduction du concept de sigmassociation...). Cette évolution permet désormais de remettre à l'ordre du jour des questions fondamentales qui avaient été écartées, faute d'être résolues dans le cadre du paradigme sigmatiste.

### 1.3. Le système conceptuel de la phytosociologie synusiale intégrée

Comme l'a démontré KUHN (1983), "dans le cadre d'un nouveau paradigme, les termes, les concepts et les expériences anciens se trouvent les uns par rapport aux autres dans un nouveau rapport". Cette incommensurabilité étant inévitable, il faut donc en priorité lever le malentendu entre les deux paradigmes en concurrence et *redéfinir*, ne serait-ce que provisoirement, l'ensemble des concepts qui forment la trame du nouveau paradigme. C'est ce que nous nous proposons de réaliser ici, en étant conscients de la difficulté et des risques d'une telle entreprise.

En effet, proposer une définition précise à un terme scientifique constitue une opération très délicate, pour de nombreuses raisons:

- 1) un même mot ou syntagme peut revêtir des acceptations divergentes, voire contradictoires; pour s'en convaincre, il suffit de parcourir le "Vocabulaire d'Ecologie" de DAGET & GODRON (1979), qui est pourtant loin d'être exhaustif;
- 2) il existe parfois un décalage entre d'une part le *sens officiel* d'un vocable, tel qu'il apparaît dans les traités et manuels théoriques, et d'autre part son *sens usuel*, tel qu'il est "consacré par l'usage", dans le contexte d'une école et d'une époque;
- 3) un écart encore plus grand sépare généralement le *sens originel* et le *sens actuel* d'un concept.

Ce dernier point est une conséquence inévitable du progrès et des "révolutions" scientifiques. Il n'existe pas dans ce domaine de "règle d'antériorité", à moins d'en rester à la conception de l'atome selon Démocrite et Epicure, ou de considérer les anémones de mer comme des végétaux! A défaut de créer un néologisme chaque fois que le sens d'un concept évolue — ce qui provoquerait

<sup>1</sup> Voisine de la conception ancienne de LIPPMAA (1933, 1939) des "associations unistates", et opposée à la conception officielle (historiquement largement transgressée et aujourd'hui dépassée) de BRAUN-BLANQUET (1928) et de PAVILLARD (1935), selon laquelle l'individu d'association doit englober l'ensemble des végétaux d'une phytocénose.

<sup>2</sup> L'historique des débats et des transformations du paradigme phytosociologique vis-à-vis de ces problèmes conceptuels a été développé par ailleurs (GILLET, 1986b, p. 145 à 159).

une inflation du jargon inacceptable du point de vue de la communication — il faut donc accepter d'une part qu'un vocable puisse avoir plusieurs acceptations selon le contexte de son utilisation, et d'autre part que l'on puisse proposer de nouvelles définitions à des termes dont l'usage a subi une dérive sémantique, en fonction de l'évolution des théories. En particulier, un concept ou un taxon phytosociologique n'est pas défini une fois pour toutes, il s'affine et s'enrichit progressivement au fur et à mesure des observations. Il faut admettre, dans le cadre d'une science complexe, qu'un objet, un concept, une loi, quels qu'ils soient, puissent et doivent même être continuellement remis en question, dans un *processus spiral* producteur de connaissance:

*“Les objets et les concepts perdent leurs vertus aristotéliciennes et cartésiennes: substantialité, clarté, distinction, (...) mais ces vertus étaient des vices de simplification et de dénaturation.”* (MORIN, 1977).

L'ensemble des concepts que nous présentons dans les paragraphes suivants doit être conçu comme un *système complexe*, où chaque élément ne prend sa signification profonde qu'en relation avec les autres. En effet, aucun concept ne peut être défini isolément, “en soi”, et plus le concept est précis, plus il est abstrait et donc dépendant des autres. C'est pourquoi chaque définition proposée inclut des notions, en *caractères italiques*, qui renvoient à d'autres définitions dans le texte.

Ceci permet de rendre compte de la démarche, habituellement inconsciente, du phytosociologue expérimenté qui effectue sans cesse des récursions entre sa perception subjective des phénomènes, les acquis cognitifs de ses expériences passées, et les modèles qui lui ont été enseignés. Cette interaction obligatoire entre la théorie et la pratique, déjà présente dans toute activité scientifique expérimentale, devient cruciale dans le cadre d'une science orientée vers “*l'exploration, toujours locale et élective, d'une nature complexe et multiple*” (PRIGOGINE & STENGERS, 1986).

Le système conceptuel de la phytosociologie synusiale intégrée se fonde, comme le résume la figure 1, sur le *parallélisme entre le degré de complexité des objets concrets étudiés et le niveau d'intégration des unités abstraites correspondantes*. Le passage d'un niveau à l'autre se fait par intégration des taxons phytosociologiques élémentaires. Tous les paliers d'intégration peuvent être hiérarchisés selon un principe analogue. Il est obligatoire de s'intéresser en priorité aux niveaux d'intégration les plus simples pour définir et comprendre les plus complexes. L'intégration peut être poursuivie au-delà du niveau des géosigmataxons, pour caractériser des unités phytogéographiques (districts, secteurs, domaines, régions...).

Des recherches seront nécessaires pour savoir s'il est souhaitable d'élaborer une classification hiérarchique générale des coenotaxons, sigmataxons et géosigmataxons. Il se pourrait en effet qu'une telle hiérarchisation ne soit intéressante que dans le cadre d'une région naturelle phytosociologiquement homogène, à moins d'intégrer non pas les syntaxons élémentaires (dont les aires de répartition sont généralement beaucoup plus restreintes que celles des idiotaxons élémentaires), mais directement les unités de rang supérieur (alliances?). Quoi qu'il en soit, la hiérarchisation des taxons phytosociologiques élémentaires n'est aucunement indispensable à leur intégration, et peut donc être différée. Ces considérations ne remettent néanmoins pas en cause le bien-fondé des classifications, indispensables à l'organisation des connaissances, à la généralisation et à la prévision.

Pour l'intégration des niveaux supérieurs, on peut éventuellement envisager la possibilité de “sauter” un niveau, par exemple de définir un géosigmataxon élémentaire directement à partir de coenotaxons élémentaires (dans le cas, assez fréquent, où les potentialités tésélaires sont difficiles à établir).

#### *1.4. Vers une approche systémique de la végétation*

Les objets complexes étudiés dans le cadre de la phytosociologie synusiale intégrée peuvent servir d'éléments auxquels on peut appliquer une *démarche systémique et structuraliste*.

Dans une première étape, ces éléments sont analysés en eux-mêmes (*démarche “intra”*): les objets phytosociologiques sont décrits et classés selon une méthode rigoureuse (typologie, éventuellement hiérarchisation); parallèlement, les principales composantes de leur déterminisme sont établies.

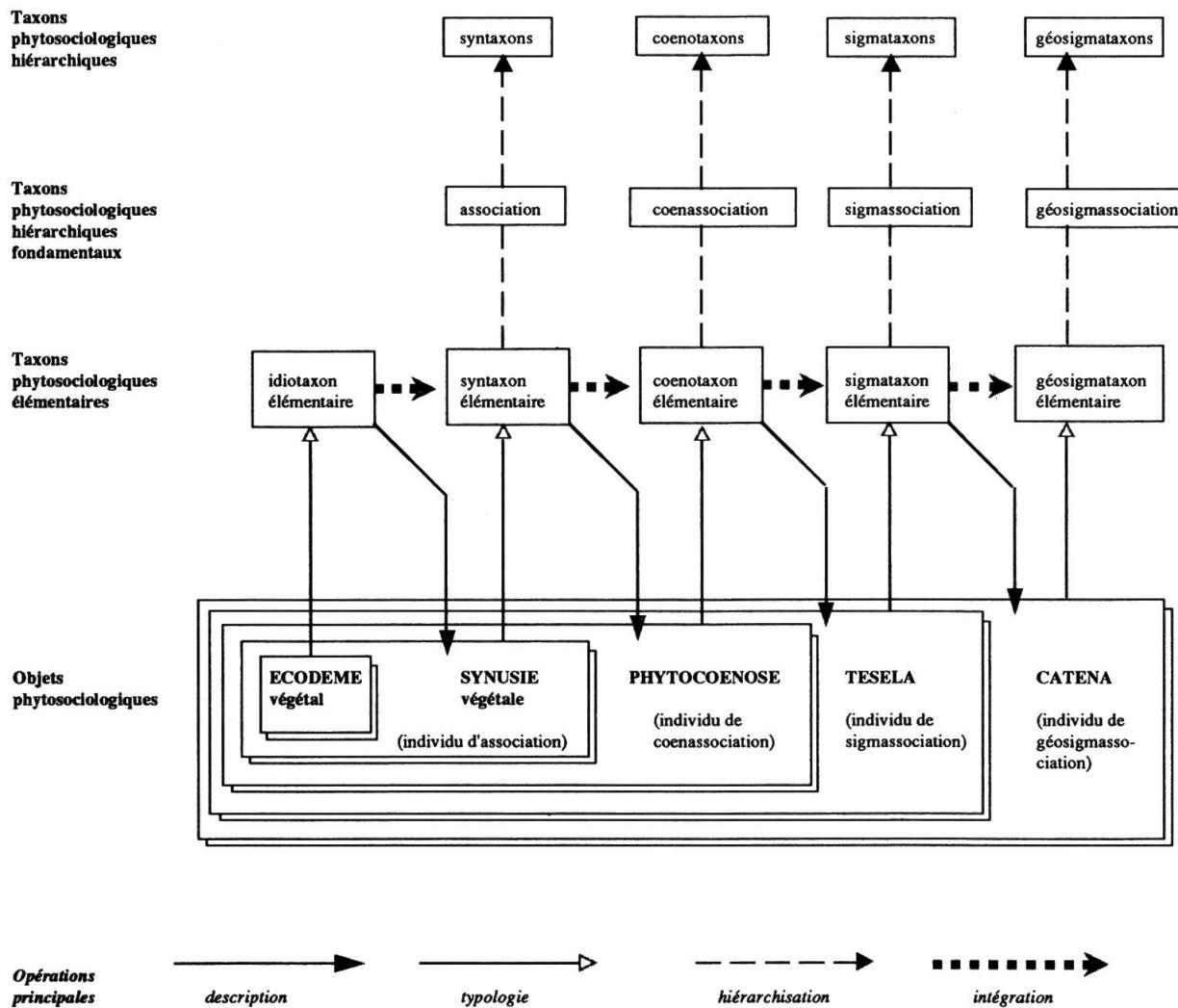


Fig. 1. — Système conceptuel de la phytosociologie synusiale intégrée.

Dans une deuxième étape (*démarche "inter"*) l'analyse des *relations spatio-temporelles* entre ces éléments permet de les réunir en *systèmes phytosociologiques*.

La comparaison de ces systèmes permet, dans une troisième étape (*démarche "trans"*) de dégager des invariants relationnels et de définir des *structures formelles*, permettant des généralisations et des prédictions, directement applicables au "génie phytoécologique" (FOUCAULT, 1988).

Cette approche a été introduite en phytosociologie par FOUCAULT (1984a, 1984b) à partir des idées de PIAGET & GARCIA (1983) et de LÉVI-STRAUSS (1949). Son application à la phytosociologie synusiale intégrée laisse espérer des développements prometteurs, autant pour la connaissance scientifique que pour la gestion rationnelle des écosystèmes naturels ou semi-naturels.

## 2. Concepts phytoécologiques fondamentaux

### 2.1. Niveaux de complexité de l'organisation des écosystèmes

#### 2.1.1. Concepts généraux

##### **Ecodème:**<sup>1</sup>

Ensemble des organismes d'une même espèce, parvenus à un même stade ontogénétique, et partageant à un moment donné un même *milieu isotrope* à l'intérieur d'une *biogéocénose*.

Ex.: a. l'ensemble des hêtres adultes de l'*ensemble structurel arborescent supérieur* d'une forêt (les individus juvéniles de "l'ensemble d'avenir" constituant des *écodèmes végétaux* distincts selon leur *espace vital* et leur *stratégie adaptative*); b. une population de grenouilles vertes d'un étang doit être décomposée en deux *écodèmes animaux*: les adultes amphibiens d'une part, les larves aquatiques d'autre part.

##### **Synusie:**

Ensemble, connexe ou fragmenté spatialement, d'*écodèmes* dont les organismes sont suffisamment proches par leur *espace vital*, leur comportement écologique (sensibilité/tolérance aux *contraintes* et dissymétries du *milieu*, mode d'exploitation des ressources) et leur périodicité pour partager<sup>2</sup> à un moment donné un même *milieu isotrope* à l'intérieur d'une *biogéocénose*.

Ex.: *Synusies végétales*: a. synusie muscinale épiphytique de la partie moyenne des troncs de *Quercus* d'une *phytocénose* forestière; b. strate arborescente supérieure macrophanérophytique d'une *phytocénose* forestière; c. *synusie* herbacée thérophytique d'une pelouse ouverte.

*Synusies animales*: d. *synusie* de rotifères d'une butte à sphaignes; e. *synusie* d'invertébrés xylophages d'une souche pourrissante; f. *synusie* de poissons planctonophages d'un étang.

##### **Biocénose:**<sup>3</sup>

Ensemble intégré de toutes les *synusies*<sup>4</sup> fortement interdépendantes de producteurs, de consommateurs et de décomposeurs partageant pendant une période donnée un même *biotope*.

<sup>1</sup>Ce terme, emprunté à la terminologie de GILMOUR & GREGOR (1939), remplace celui de "cœnopopulation" proposé par GILLET (1986b) et qui nous paraît aujourd'hui moins bien convenir, eu égard aux définitions proposées par KORCHAGIN (1964), RABOTNOV (1969) et BARKMAN (1973); faute d'avoir trouvé un meilleur nom, et voulant éviter l'introduction d'un néologisme barbare ("chronotopoécodème"...), nous avons donc dû restreindre le sens originel du concept d'écodème.

<sup>2</sup>C'est dans le cadre de la synusie que se concentrent les phénomènes de compétition, sans exclure les interactions de coopération.

<sup>3</sup>La définition proposée ici s'accorde avec le sens originel de MOBIUS, tel qu'il est présenté par DAJOZ (1971).

<sup>4</sup>Il arrive parfois que certains organismes associés à la biocénose ne soient pas organisés en synusie (ex.: un arbre isolé dans une *phytocénose* prairiale).

**Biogéocénose:**

Portion de la biosphère où, “sur une certaine étendue, restent uniformes la *biocénose* ainsi que les parties de l’atmosphère, de la lithosphère, de l’hydroosphère et de la pédosphère qui lui correspondent et, par conséquent, reste aussi uniforme l’interaction de toutes ces parties qui, s’entredéterminant, forment un complexe unique” (SUKACHEV, 1954).

Les limites d’une *biogéocénose* sont généralement déterminées (au moins dans les milieux terrestres) par celles de la *phytocénose*.

**Ecocomplexe:**

Ensemble intégré de *biogéocénoses* interdépendantes.

**2.1.2. Les objets phytosociologiques****Communauté végétale:**

Ensemble d’organismes végétaux, vivant rassemblés dans une portion délimitée de l’espace.

**Complexe de végétation:**

Toute portion du paysage végétal, dans laquelle des *communautés végétales* sont assemblées en *mosaïque*, *zonation* ou/et *superposition (stratification)*.

**Ecodème végétal:**

*Ecodème* d’organismes végétaux chlorophylliens (Cyanobactéries, Algues, Lichens, Bryophytes, Ptéridophytes, Spermophytes).

**Synusie végétale:**

*Synusie* d’*écodèmes végétaux*, caractérisée par une composition floristique homogène, ainsi que par la forte représentation d’une *stratégie adaptative*, d’un *type morphologique végétatif* et d’un *type biologique* déterminés.

**Synusie unificatrice:**<sup>1</sup>

*Synusie végétale*, constituée d’espèces à pouvoir concurrentiel élevé, responsable de l’unité *structurelle* (par sa dominance) et/ou fonctionnelle (par la création d’un *milieu endogène*) d’une *biogéocénose*.

Ex.: a. *synusie* arborescente d’une forêt; b. *synusie* herbacée d’une caricaie à touradons; c. *synusie* muscinale d’une tourbière à sphaignes de haut-marais.

**Phytocénose:**

*Communauté végétale* formée d’un *complexe de synusies végétales* organisées spatialement, temporellement et fonctionnellement au sein d’une même *biogéocénose*, et présentant de fortes relations de dépendance écologique, dynamique et génétique<sup>2</sup>. Une *phytocénose* est un système complexe, relativement autonome par rapport aux *phytocénoses* voisines, mais écologiquement dépendant du reste de la *biogéocénose*, doué d’auto-organisation et d’homéostasie (propriétés émergentes liées à la différenciation des *synusies*, à l’installation de cycles de *régénération* et à la création d’un *milieu endogène*).

Ex.: a. *phytocénose* forestière pluristratifiée; b. *phytocénose* de haut-marais (*mosaïque endogène*).

<sup>1</sup>Concept introduit par GILLET (1986c).

<sup>2</sup>Ces relations de dépendance génétique expriment le fait qu’un même organisme puisse participer successivement à plusieurs *synusies* au cours de son développement ontogénétique.

**Tesela:**<sup>1</sup>

Complexe de *phytocœnoses*, assemblées par *zonation* ou/et *mosaïque*, dérivant les unes des autres par des *successions secondaires progressives* ou *régressives* et correspondant à un même *climax* potentiel actuel.

Ex.: rassemblement spatial des *phytocœnoses* de pelouses, prairies, cultures, friches et forêts d'une même "série de végétation".

**Catena:**<sup>2</sup>

*Complexe de teselas* (ou de *phytocœnoses*) assemblées par *zonation* ou/et *mosaïque* au sein d'une même grande unité géomorphologique, et pouvant dériver les unes des autres par des *successions primaires*<sup>3</sup>.

Ex.: *complexe de végétation* du versant sud d'une reculée.

## 2.2. Relations des populations et des communautés avec le milieu

**Milieu:**

Ensemble intégré des facteurs physiques et biologiques interdépendants qui régissent l'organisation d'un système écologique.

**Milieu exogène:**<sup>4</sup>

Ensemble des éléments du *milieu* qui préexistent à l'installation d'une *biocénose* et qui contribuent à conditionner son existence (roche-mère, mésoclimat, géomorphologie, etc.).

**Milieu endogène:**<sup>5</sup>

Ensemble des éléments du *milieu* créés ou modifiés par les êtres vivants d'une *biocénose* (sol ou mosaïque de sols, microclimats, microtopographie, etc.).

**Biotope:**

Espace occupé par une *biocénose*, caractérisé par un ensemble de conditions abiotiques globales.

**Station:**

Espace occupé par une *phytocénose*, à l'intérieur duquel les conditions géomorphologiques, mésoclimatiques et biotiques (facteurs stationnels) sont globalement uniformes.

L'habitat d'une *phytocénose*, ou *station*, peut être décomposé en différents *milieux isotropes*, chacun étant occupé par une *synusie végétale*.

Ex.: *station* forestière (notion excluant généralement les facteurs anthropogènes, selon RAMEAU, 1987).

**Milieu isotope:**

Portion délimitée d'une *biogéocénose* qui présente des propriétés uniformes dans toute son étendue vis-à-vis de la sensibilité écologique commune des organismes vivants d'un *écodème* ou d'une *synusie*.

**Perturbation:**

Rupture brutale et imprévisible dans les conditions écologiques habituelles locales, provoquant la destruction partielle ou totale d'une communauté et la réorganisation rapide du système écologique.

<sup>1</sup>Ce terme, introduit en phytosociologie par RIVAS-MARTINEZ (1976), remplace celui de "chronoséquence", proposé par GILLET (1986b), dont le sens est trop général.

<sup>2</sup>Ce terme, introduit en phytosociologie par RIVAS-MARTINEZ (1976), remplace celui de "toposéquence", proposé par GILLET (1986b), dont le sens est trop général.

<sup>3</sup>Selon ANSSEAU (1986).

<sup>4</sup>Modifié d'après GOUNOT (1956).

<sup>5</sup>Modifié d'après GOUNOT (1956).

Ex.: a. une pollution accidentelle d'une rivière, pour les *synusies* de poissons; b. un chablis, pour une *synusie* herbacée sciaphile intraforestière; c. une forte crue d'une rivière, provoquant une érosion et une destruction de la végétation, pour une *phytocénose* forestière riveraine.

**Contrainte:**

Facteur écologique limitant, agissant sur une communauté de manière constante ou graduelle, permanente ou fréquemment récurrente, et qui nécessite une adaptation/sélection du système écologique.

Ex.: a. l'oligotrophie du sol, pour une *phytocénose* forestière; b. l'alluvionnement plus ou moins régulier provoqué par les crues d'une rivière, pour les *synusies* herbacées d'une forêt riveraine; c. le développement progressif de la végétation ligneuse d'une friche provoquant une diminution graduelle de l'éclairement au niveau de la strate herbacée.

**Stratégie adaptative:**

Stratégie spécifique des populations pour l'exploitation optimale des ressources du *milieu* en fonction des contraintes endogènes (potentialités génétiques, plasticité éthologique et écophysiologique) et exogènes (environnement abiotique et biotique).

Ex.: a. stratégies r et K (MAC ARTHUR & WILSON, 1967); b. stratégies C, S et R (GRIME, 1977); c. stratégies géophytique, chamaephytique, etc. (JULVE, 1989).

**Groupe socio-écologique:**

Ensemble d'espèces végétales présentant des affinités sociologiques qui résultent de la similitude de leurs exigences/tolérances à l'égard d'un ou de plusieurs facteurs écologiques déterminants. La représentation relative de ces *groupes* dans une *synusie végétale* renseigne sur les conditions stationnelles locales (fonction bio-indicatrice).

### 2.3. Organisation spatio-temporelle des communautés

#### 2.3.1. Structure architecturale de la végétation

**Structure architecturale (A-structure, adj. structurel):** Agencement spatial, vertical (*stratification*) et horizontal (*mosaïque, zonation*), des *communautés végétales* et caractères architecturaux des organismes qui les constituent.

**Espace vital:**

Volume moyen qu'occupe un individu d'une espèce végétale à un stade ontogénétique donné à l'intérieur d'une *biogéocénose*.

**Type morphologique végétatif:**

Ensemble de caractères architecturaux (forme) de l'appareil végétatif, communs à plusieurs végétaux parvenus au même stade ontogénétique.

Ex.: graminoides stolonifères, arbres (cf. BARKMAN, 1988; JULVE, 1988).

**Type biologique:**

Catégorie de végétaux définie à l'origine<sup>1</sup> par des adaptations morphologiques et physiologiques aux *contraintes* et *perturbations* écologiques.

Ex.: géophytes, théophytes (cf. RAUNKIAER, 1934; BRAUN-BLANQUET, 1968).

<sup>1</sup>Cette classification recouvre en fait des réalités biologiques (JULVE, 1989) et évolutives (MANGENOT, 1969) bien plus profondes.

**Ensemble structurel:**<sup>1</sup>

Compartiment architectural constitué d'un ensemble de végétaux vivants adultes de hauteur déterminée, formant un niveau privilégié d'occupation de l'espace dans une *biogéocénose* stratifiée.

Ex.: *ensemble structurel* arborescent inférieur.

**Stratification:**

Etagement des organes végétatifs aériens (feuilles) et souterrains (racines) des végétaux d'une *phytocénose* selon des niveaux privilégiés d'occupation de l'espace et de captage de l'énergie solaire (*stratification aérienne*), de l'eau et des ions minéraux (*stratification souterraine*)<sup>2</sup>.

**Mosaïque:**

*Juxtaposition* horizontale de fragments de plusieurs *communautés végétales*, dispersés/imbriqués dans une surface de végétation globalement homogène, déterminée par des fluctuations régulières du *milieu exogène* (*mosaïque exogène*) ou endogène (*mosaïque endogène*).

Ex.: a. *mosaïque exogène* des *phytocénoses* forestières d'un plateau calcaire parsemé de dolines et de lapiaz; b. *mosaïque endogène* des *synusies végétales* d'une *phytocénose* de tourbière de haut-marais (buttes, gouilles).

**Mosaïque ouverte:**<sup>3</sup>

Agencement horizontal de la végétation d'une *phytocénose* dans lequel une *synusie* d'espèces vivaces s'ouvre suffisamment pour permettre l'établissement d'une *synusie* d'espèces annuelles.

Ex.: prairie inondable piétinée à *Mentha pulegium* en *mosaïque ouverte* avec une *synusie* thérophytique à *Myosurus minimus*.

**Zonation:**

*Juxtaposition* spatiale de *communautés végétales* selon une séquence linéaire, parallèle à un gradient écologique.

Ex.: a. *zonation* des *synusies* herbacées en lisière d'une forêt (gradient microclimatique photique); b. ceintures concentriques de la végétation lacustre (gradient hydrique); c. végétation des éboulis sous une falaise (gradient granulométrique); d. étagement altitudinal des *phytocénoses* forestières climaciques (gradient macroclimatique thermique).

### 2.3.2. Dynamique des communautés

**Succession:**

Enchaînement temporel, linéaire ou cyclique, de communautés.

Ex.: a. *succession* cyclique allogène de *phénophases* dans l'*ensemble structurel* herbacé d'une *phytocénose* forestière; b. *succession* linéaire autogène d'un *stade* pelouse vers un *stade* forêt climacique; c. *succession* linéaire allogène de *teselas* sous l'influence de modifications macroclimatiques liées aux glaciations; d. *succession* linéaire allogène d'une forêt climacique vers une forêt de substitution sous l'influence de la *sylviculture*; f. *succession* linéaire autogène des *synusies* animales dans un tronc d'arbre mort.

<sup>1</sup>Ce concept correspond à la notion d'"ensemble structural", introduite par OLDEMAN (1974).

<sup>2</sup>Une certaine continuité entre les strates est due aux végétaux de l'"ensemble d'avenir" qui, au cours de leur ontogénèse, transiting par les ensembles structurels discontinus de l'"ensemble du présent" (OLDEMAN, 1974).

<sup>3</sup>Notion définie par FOUCAULT (1984a), déjà évoquée par LIPPMAA (1939).

<b>Succession autogène:</b>	<i>Succession</i> linéaire ou cyclique induite spontanément par la communauté elle-même et non provoquée par une variation des conditions du <i>milieu exogène</i> . Ex.: cf. <i>succession</i> , ex. b, e, f.
<b>Succession allogène:</b>	<i>Succession</i> linéaire ou cyclique provoquée par une modification brutale ou graduelle des conditions stationnelles. Ex.: cf. <i>succession</i> , ex. a, c, d.
<b>Stade:</b>	Etape d'une <i>succession</i> , constituée d'une <i>biocénose</i> instable ( <i>stades</i> pionniers et évolutifs), stable ( <i>climax</i> ), ou stabilisée par une <i>contrainte exogène</i> ( <i>paraclimax</i> ). Ex.: a. <i>stade</i> pionnier de colonisation d'un éboulis; b. <i>stade</i> paraclimatique d'une lande de dégradation.
<b>Phase:</b>	Etape d'une <i>succession</i> cyclique à l'intérieur d'une <i>biocénose</i> , constituée d'une ou de plusieurs <i>synusies</i> fortement interdépendantes. Ex.: a. ensemble des <i>synusies</i> herbacées et arbustives intervenant dans la cicatrisation d'un chablis dans une <i>phytocénose</i> forestière; b. <i>phase</i> terminale constituée d'une <i>synusie</i> d'herbivores à renne et élans (euro-boréale), ou à caribou et orignal (américano-boréale).
<b>Phénophase:</b>	<i>Synusie</i> apparaissant (développement local ou migrations) à certaines périodes de l'année (activité végétative et généralement reproductive) et remplacée par d'autres <i>synusies</i> pendant ses périodes d'éclipse, à l'intérieur d'une même <i>biogéocénose</i> . Les <i>phénophases</i> déterminent la périodicité d'une <i>biocénose</i> ou d'une <i>phytocénose</i> . Ex.: a. <i>succession</i> cyclique de <i>phénophases</i> herbacées vernales (géophytiques) et estivales (hémicryptophytiques) dans une chênaie-charmaie eutrophe; b. <i>succession</i> de <i>phénophases</i> d'oiseaux, due aux migrations, dans une zone marécageuse.
<b>Régénération:</b>	<i>Succession</i> cyclique qui, à partir d'une <i>perturbation</i> , fait passer d'une étape initiale ( <i>stade</i> pionnier ou <i>phase</i> pionnière) à une étape finale ( <i>stade</i> climacique ou <i>phase</i> terminale) au travers d'étapes transitoires.
<b>Climax:</b> <sup>1</sup>	<i>Stade</i> mature des <i>successions</i> de <i>biocénoses</i> , constitué d'un complexe spatio-temporel de <i>phases</i> pionnières, transitoires et terminales, lui assurant un optimum d'autonomie, d'homéostasie et de résilience, et traduisant un équilibre dynamique avec les fluctuations périodiques du <i>milieu exogène</i> et <i>endogène</i> . Ex.: a. <i>climax</i> forestiers collinéens (chênaies-hêtraies) et montagnards (hêtraies-sapinières); b. <i>climax</i> herbacés alpins (pelouses alpines).
<b>Succession primaire:</b>	<i>Succession</i> de <i>biocénoses</i> à partir d'un <i>milieu exogène</i> jusqu'au <i>climax</i> , avec création et développement d'un <i>milieu endogène</i> ( <i>succession primaire progressive</i> ), pouvant parfois être partiellement ou totalement détruit par des <i>perturbations</i> ( <i>succession primaire régressive</i> ). Ex.: cf. fig. 2.

<sup>1</sup>Définition inspirée des conceptions de RAMEAU (1987).

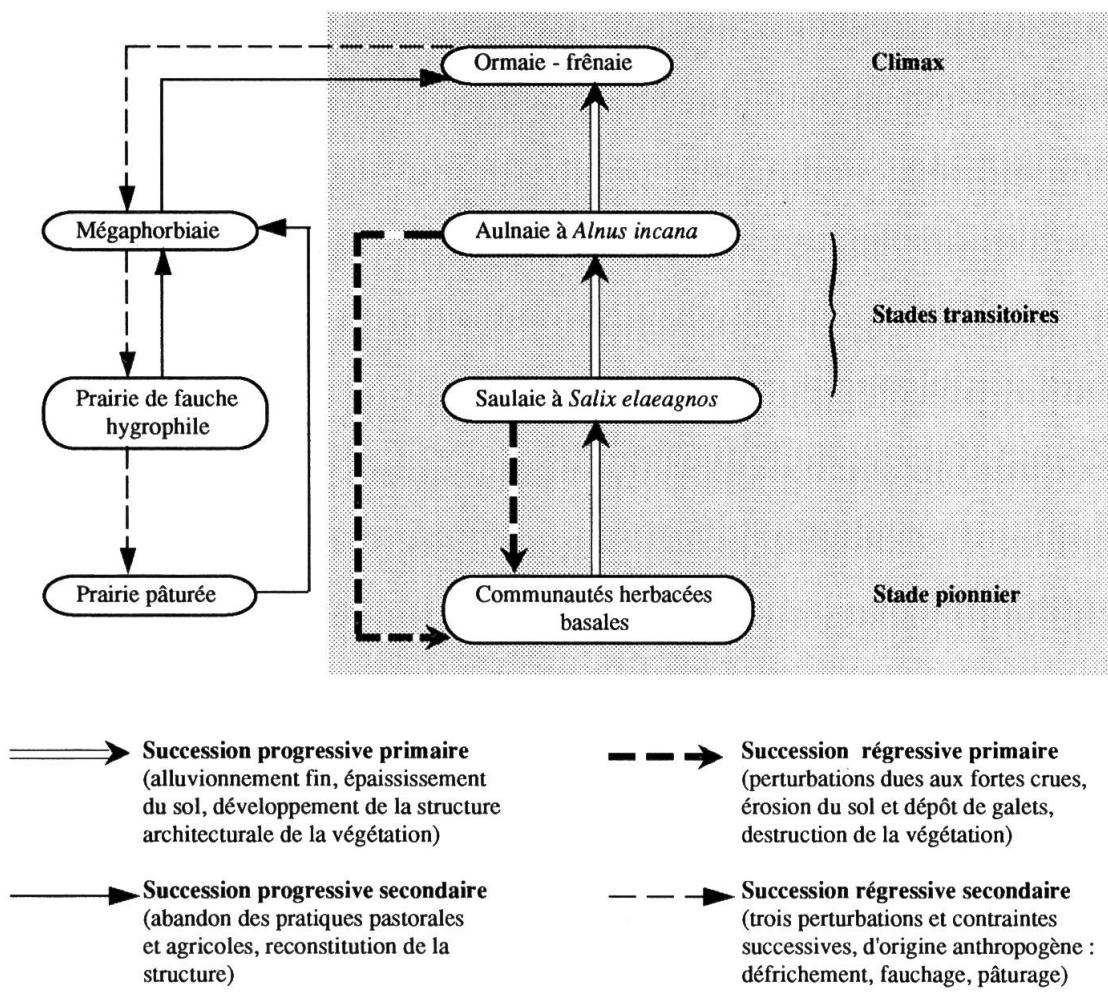


Fig. 2. — Exemple de successions de biocoénoses dans un complexe alluvial montagnard médioeuropéen.

<b>Succession secondaire:</b>	<i>Succession de biocénoses</i> après la disparition du <i>climax</i> , à partir d'un <i>milieu endogène</i> déjà constitué. Ex.: cf. fig. 2.
<b>Succession progressive:</b>	<i>Succession linéaire de biocénoses</i> se rapprochant du <i>climax</i> (complexification de l' <i>A-structure</i> ). Ex.: cf. fig. 2.
<b>Succession régressive:</b>	<i>Succession linéaire de biocénoses</i> s'éloignant du <i>climax</i> (dégradation de l' <i>A-structure</i> ). Ex.: cf. fig. 2.

### 3. Concepts de la phytosociologie synusiale intégrée

#### 3.1. Concepts analytiques

**Ensemble taxonomique maximal:**<sup>1</sup> Ensemble des *taxons phytosociologiques élémentaires* représentés à l'intérieur d'un *objet phytosociologique* normalement développé (*communauté non fragmentaire*).

**Communauté fragmentaire:**<sup>2</sup> *Objet phytosociologique* dont le développement spatial est insuffisant pour atteindre l'aire *minimale*, et dont le cortège taxonomique est réduit à une partie très limitée de l'*ensemble taxonomique maximal* habituel.

Dans un *relevé phytosociologique*, un *objet fragmentaire* est repéré par un symbole (°) placé à droite des coefficients.

**Communauté basale:**<sup>3</sup> *Communauté végétale* réduite à un petit nombre de taxons à large amplitude socio-écologique, pour des raisons de jeunesse (communauté pionnière non cénologiquement saturée) ou de *perturbation* intense (JULVE, 1988).

**Aire minimale:** Surface minimale à partir de laquelle une aire-échantillon peut être considérée comme statistiquement représentative d'un *objet phytosociologique*, i.e. renfermer une proportion suffisante (au moins 80%) des *taxons phytosociologiques élémentaires* de son *ensemble taxonomique maximal*.

Dans la pratique, l'*aire minimale* s'évalue empiriquement comme la surface de l'aire-échantillon au-delà de laquelle le nombre de *taxons élémentaires* inventoriés n'augmente plus que d'une manière négligeable.

**Relevé phytosociologique:** Liste complète des *taxons phytosociologiques élémentaires* d'un *objet phytosociologique*, établie sur une aire-échantillon, indivise ou morcelée, égale ou supérieure à l'*aire minimale* (cf. fig. 1, opération de "description").

Dans le *relevé*, chaque *taxon élémentaire* est désigné selon une *nomenclature internationale* et affecté d'un ou de deux coefficients semi-quantitatifs (*abondance-dominance, agrégation*) et éventuellement de symboles conventionnels (*forme, vitalité-fertilité*).

<sup>1</sup>Ce concept est adapté de celui d'"ensemble spécifique normal" au sens de BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD (1928), mais non au sens de GUINOCHE (1973)!

<sup>2</sup>A ne pas confondre avec communauté basale.

<sup>3</sup>D'après KOPECKY & HEJNY (1974).

Un *relevé de synusie* doit être effectué pendant la période de développement optimal de cette *synusie*. Un *relevé de phytocénose* doit être effectué de manière à intégrer la totalité des *synusies végétales* se développant au cours d'une période annuelle; les coefficients et symboles doivent correspondre au développement optimal de chacune des *synusies*.

**Abondance-dominance:**

Estimation globale de la quantité et du degré de recouvrement des représentants concrets (organismes végétaux, *synusies*, *phytocénoses*, *teselas* ou leurs fragments) d'un *taxon phytosociologique élémentaire* au sein d'une aire-échantillon d'un *objet phytosociologique*, dont ils sont les éléments constitutifs.

On distingue les classes suivantes:

- + éléments rares ou très rares, recouvrement très faible
- 1 éléments assez abondants, mais degré de recouvrement faible
- 2 éléments très abondants ou recouvrant au moins 5% de la surface
- 3 nombre d'éléments quelconque, recouvrant de 25 à 50% de la surface
- 4 nombre d'éléments quelconque, recouvrant de 50 à 75% de la surface
- 5 nombre d'éléments quelconque, recouvrant plus de 75% de la surface.

**Agrégation:**<sup>1</sup>

Estimation globale du mode de répartition spatiale et du degré de dispersion des représentants concrets (organismes végétaux, *synusies*, *phytocénoses*, *teselas* ou leurs fragments) d'un *taxon phytosociologique élémentaire* au sein d'une aire-échantillon d'un *objet phytosociologique*, dont ils sont les éléments constitutifs.

On distingue les classes suivantes:

- 1 éléments répartis de façon ponctuelle ou très diluée
- 2 éléments formant des peuplements ouverts, plus ou moins étendus, à contours diffus
- 3 éléments formant des peuplements fermés mais fragmentés en îlots peu étendus
- 4 éléments formant des peuplements fermés assez étendus, à contours nets
- 5 éléments formant des peuplements denses et très étendus.

**Forme:**

Codification de la forme générale des contours des *synusies*, des *phytocénoses* ou des *teselas* représentant un *taxon phytosociologique élémentaire* au sein d'une aire-échantillon d'un *objet phytosociologique*.

On utilise les symboles suivants (GÉHU, 1974):

- O forme spatiale
- / forme linéaire
- . forme ponctuelle.

**Vitalité-fertilité:**

Codification symbolique de l'état végétatif et reproductif des organismes d'un *écodème*.

<sup>1</sup>Ce coefficient est une généralisation du coefficient de "dispersion" proposé par GILLET (1986b) pour les relevés de phytocénoses et du coefficient de "sociabilité" appliqué traditionnellement aux relevés d'individus d'associations.

On utilise les symboles suivants<sup>1</sup>:

- ! développement végétatif et reproductif exubérant
- développement végétatif normal, cycle reproductif complet (symbole pouvant être sous-entendu et donc non précis dans les relevés)
- ◎ développement végétatif vigoureux ou normal, absence de reproduction sexuée
- développement végétatif restreint, absence de reproduction sexuée.

### 3.2. Concepts synthétiques

#### 3.2.1. Les taxons phytosociologiques élémentaires

##### **Idiotaxon élémentaire:**

Unité typologique abstraite désignant des organismes appartenant à la même espèce biologique et partageant sensiblement les mêmes caractères morphologiques (*type morphologique végétatif, espace vital*) et éthologiques (comportement écologique, *stratégie adaptative*, sensibilité aux dissymétries du *milieu*): espèce, sous-espèce, variété, écomorphose, éventuellement stade ontogénétique ou sexe, quand la différenciation infraspécifique (morphologique ou/et éthologique) est manifeste.

##### **Syntaxon élémentaire,<sup>2</sup> Cœnotaxon élémentaire, Sigmataxon élémentaire, Géosigmataxon élémentaire:**

Unité typologique abstraite, définie par une combinaison originale et répétitive (*ensemble taxonomique normal*) de *taxons phytosociologiques élémentaires* de niveau d'intégration directement inférieur, partagée statistiquement par un groupe de *relevés phytosociologiques* réunis en un *tableau homotone*, et possédant un ensemble de caractères *structurels*, écologiques et chorologiques constants et différentiels (cf. fig. 1, opération de “typologie”).

#### 3.2.2. Les taxons phytosociologiques hiérarchiques

##### **Association, Cœnassociation,<sup>3</sup> Sigmassociation, Géosigmassociation:**

Unité abstraite fondamentale de la classification hiérarchique des *objets phytosociologiques* (respectivement des *synusies végétales*, des *phytocœnoses*, des *teselas* ou des *catenas*), constituée d'un ou de plusieurs *taxons phytosociologiques élémentaires* partageant significativement plus de caractères communs que de caractères différentiels; les caractères taxonomiques (combinaisons de *taxons élémentaires*) sont prioritaires sur les propriétés *structurelles*, chorologiques, historiques et écologiques (cf. fig. 1, opération de “hiérarchisation”).

##### **Syntaxon, Cœnotaxon, Sigmataxon, Géosigmataxon:**

Unité abstraite de la classification hiérarchique des *objets phytosociologiques*, constituée d'un ou de plusieurs *taxons phytosociologiques* de même niveau d'intégration

<sup>1</sup>Inspirés de BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD (1928).

<sup>2</sup>Concept introduit par FOUCAULT (1984a).

<sup>3</sup>Concept introduit par GILLET (1986a).

et de rang hiérarchique directement inférieur, partageant significativement plus de caractères communs que de caractères différenciels; les caractères taxonomiques sont prioritaires sur les propriétés *structurelles*, chorologiques, historiques et écologiques (cf. fig. 1, opération de "hiérarchisation").

**Nomenclature phytosociologique:**<sup>1</sup> Les noms scientifiques des *taxons phytosociologiques* hiérarchiques sont construits de préférence à partir des noms latins de deux *idiotaxons élémentaires* choisis parmi les éléments caractéristiques ou différenciels du *taxon phytosociologique* considéré<sup>2</sup>; le radical générique du second nom porte un suffixe précisant son niveau d'intégration et son rang hiérarchique (fig. 3). Les subdivisions principales des *taxons phytosociologiques* hiérarchiques fondamentaux (*sous-association*, *sous-cœnassocation*, *sous-sigmassociation*, *sous-géosigmassociation*) sont désignées par une épithète formée à partir du nom d'un *idiotaxon élémentaire* choisi parmi les éléments différenciels de ce *taxon phytosociologique*.

Ex.: cf. fig.4 (d'après GILLET, 1986b).

### 3.2.3. Concepts opératoires

**Tableau phytosociologique homotone:** Ensemble de plusieurs *relevés d'objets phytosociologiques non fragmentaires*, ordonnés linéairement selon leur degré de ressemblance (présence ou absence commune de *taxons phytosociologiques élémentaires* constitutifs des *relevés*), dont le nombre (R) est supérieur ou égal au nombre minimum de *relevés* ( $R_o$ ) nécessaire pour atteindre le seuil de saturation du nombre total ( $N_o$ ) de *taxons élémentaires non accidentels* (critère de représentativité statistique), cet ensemble étant suffisamment homogène statistiquement pour ne pas pouvoir être scindé en plusieurs sous-ensembles à la fois eux-mêmes statistiquement représentatifs et différenciés par la présence ou l'absence d'un groupe de *taxons élémentaires différenciels* (critère de non-hétéronomie significative) (fig. 5).

**Fréquence relative:**<sup>3</sup>

Pourcentage de *relevés* d'un *tableau phytosociologique* dans lesquels est présent un *taxon phytosociologique élémentaire*, par rapport au nombre total de *relevés*.

**Ensemble taxonomique normal:**<sup>4</sup> Ensemble des *taxons phytosociologiques élémentaires* de fréquence relative supérieure ou égale 10% contenus dans un *tableau homotone*.

**Taxon élémentaire constant:**

*Taxon phytosociologique élémentaire* dont la fréquence relative dans un *tableau homotone* est strictement supérieure à 60%.

**Taxon élémentaire accidentel:**

*Taxon phytosociologique élémentaire* dont la fréquence relative dans un *tableau homotone* est strictement inférieure à 10%.

<sup>1</sup>Se réfère partiellement au "Code de Nomenclature Phytosociologique" (BARKMAN & al., 1986).

<sup>2</sup>Le second sera choisi si possible parmi les éléments structurellement dominants de ce taxon phytosociologique, afin de rendre le nom expressif par rapport aux formations végétales.

<sup>3</sup>Correspond à la "constance" selon BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD (1928) et au "degré de présence" au sens de la plupart des auteurs.

<sup>4</sup>Ce concept est une généralisation de celui d'"ensemble spécifique normal" au sens de GUINOCHE (1973), mais non au sens de BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD (1928).

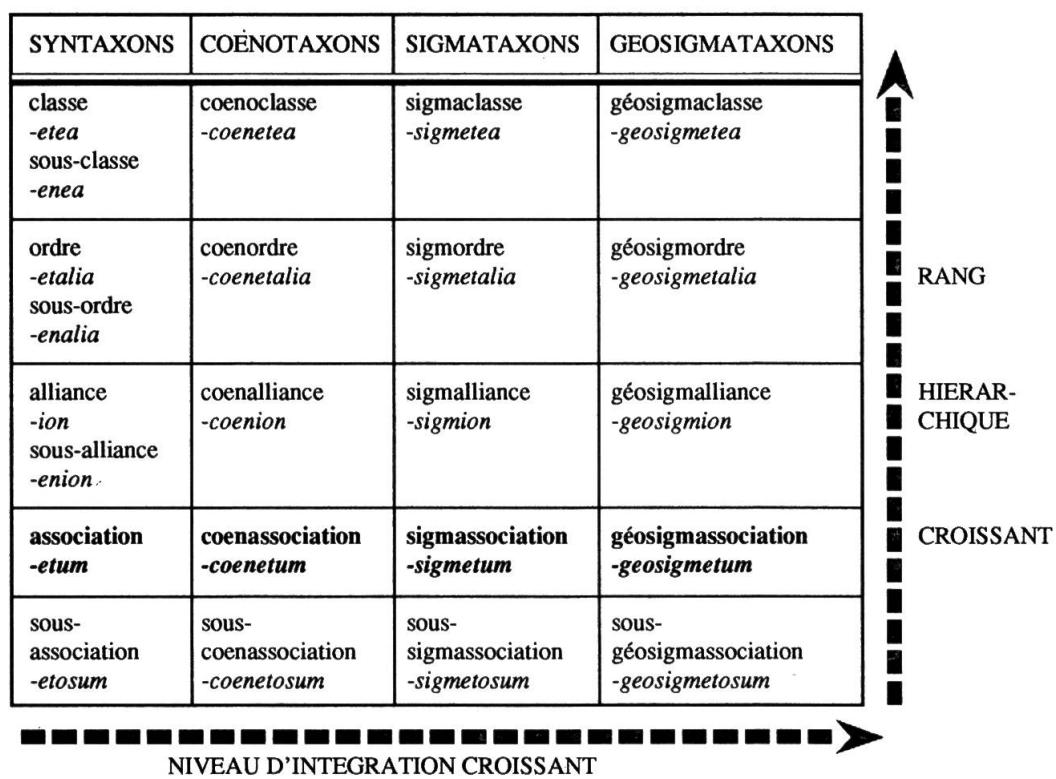
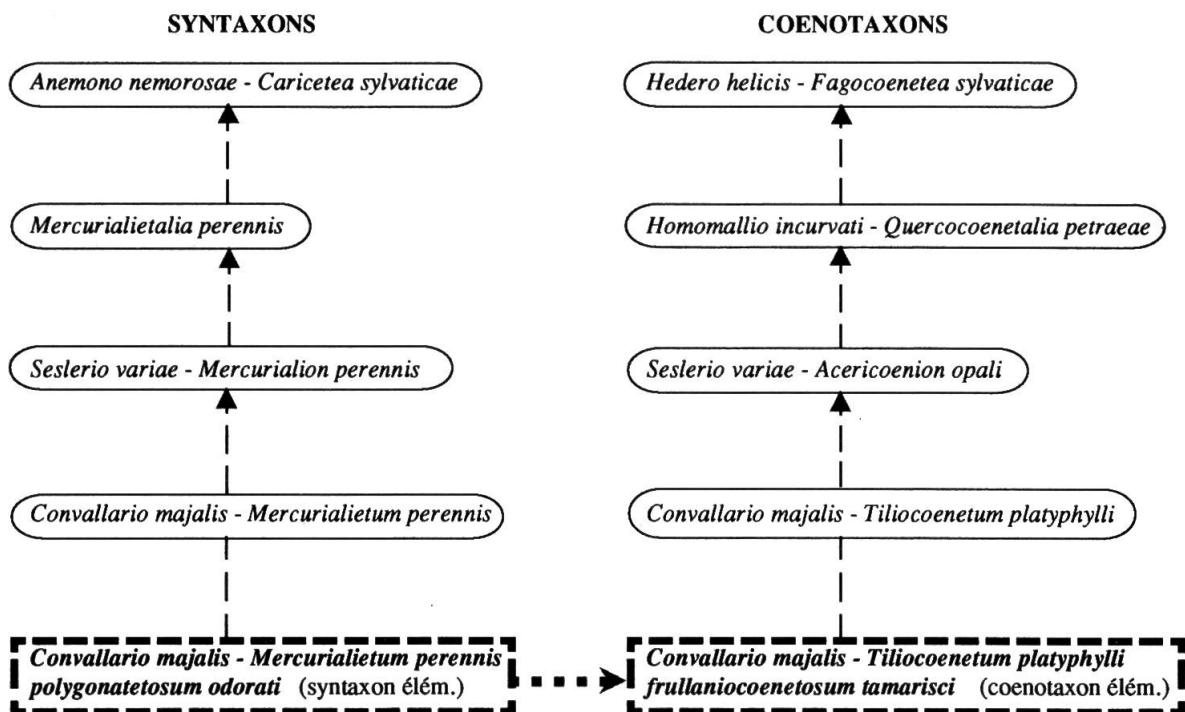


Fig. 3. — Suffixes nomenclaturaux des taxons phytosociologiques hiérarchiques.

Fig. 4. — Exemples de syntaxons et de coenotaxons hiérarchisés (voir fig. 1 pour la signification des flèches).



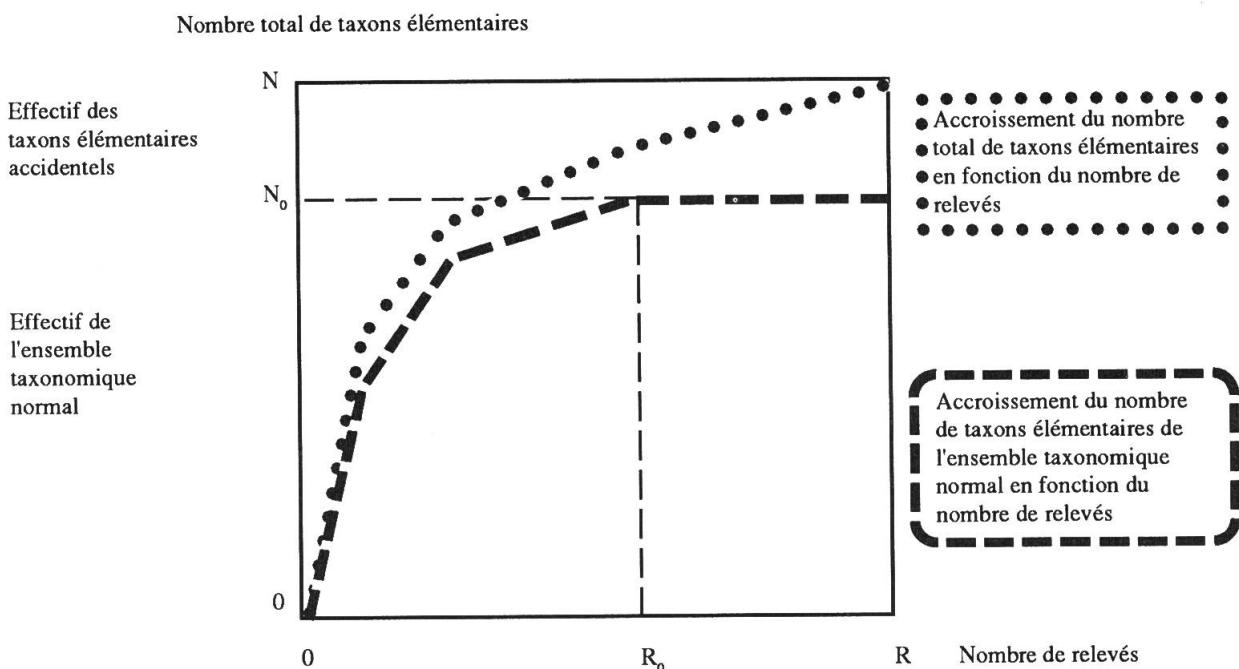


Fig. 5. — Relations théoriques entre les variables caractéristiques d'un tableau phytosociologique homotone.

**Taxon élémentaire différentiel:** *Taxon phytosociologique élémentaire* permettant de différencier, par sa présence (*taxon élémentaire différentiel positif*) ou par son absence (*taxon élémentaire différentiel négatif*) statistiquement significative dans un groupe de *relevés phytosociologiques*, un *taxon phytosociologique* par rapport à un autre.

**Taxon élémentaire caractéristique:** *Taxon phytosociologique élémentaire* plus ou moins exclusivement lié à un *taxon phytosociologique* de niveau d'intégration directement supérieur dans un cadre géographique donné (*taxon élémentaire caractéristique local, régional ou général*).

**Taxon élémentaire compagne:** *Taxon phytosociologique élémentaire* ne pouvant être reconnu comme caractéristique ou différentiel de l'ensemble considéré de relevés<sup>1</sup>.

**Taxon élémentaire transgressif:** *Taxon phytosociologique caractéristique* de deux unités s'excluant géographiquement (allopatiques).  
Ex: *Carex curta* caractérise deux *syntaxons* de bas-marais aci-dophiles, l'un de Scandinavie et l'autre d'Europe centrale.

**Taxon élémentaire introgressif:**<sup>2</sup> *Taxon phytosociologique* ayant son optimum dans une unité et apparaissant dans d'autres unités d'une même aire géographique (sympatiques).  
Il existe trois types d'introgression: *structurelle*, dynamique et topographique.

<sup>1</sup> Il est souhaitable de structurer l'ensemble des compagnes par rapport aux classes, cœnolasses, sigmaclases ou géosigmaclases dont elles sont caractéristiques.

<sup>2</sup>D'après JULVE (1988).

Ex.: a. passage d'une plante d'ourlet acidophile dans un ourlet calcicole (introgression structurelle); b. espèces pionnières et espèces relictuelles de *phases* ou *stades* de *successions* antérieurs ou postérieurs (introgression dynamique); c. passage d'une plante de prairie mésophile dans une prairie hygrophile en contact inférieur dans une toposéquence (introgression topographique).

#### 4. Concepts de systémique et de structuralisme

##### 4.1. Systémique phytosociologique

- Système phytosociologique:** Système dont les éléments sont des *objets phytosociologiques*, identifiés chacun à un taxon *phytosociologique élémentaire* et unis par des *relations spatiales et temporelles*. Selon le choix des invariants et des frontières, on peut définir différents *systèmes phytosociologiques* emboîtés (fig. 6 et fig. 7).
- Système phytocœnotique:** Unité globale organisée d'interrelations entre les *synusies végétales* d'une *phytocœnone*. Ex.: cf. fig. 7.
- Système tésélaire:** Unité globale organisée d'interrelations entre les *phytocœnoses* ou les *synusies végétales* d'une *tesela*. Ex.: cf. fig. 7.
- Système caténaire:** Unité globale organisée d'interrelations entre les *teselas*, les *phytocœnoses* ou les *synusies végétales* d'une *catena*.
- Système unistrate:** Partie d'un *système phytocœnotique*, *tésélaire*, ou *caténaire*, constitué d'un groupe de *synusies végétales* appartenant à une même strate de végétation (muscinale, herbacée, arbustive ou arborescente) et unies par des *relations spatiales et temporelles*. Ex.: cf. fig. 7 et fig. 9.
- Relation temporelle:** Transformation au cours du temps d'un *objet phytosociologique*, orientée d'un élément initial vers un élément dérivé, et provoquée par des transformations, d'origine autogène ou allogène, d'un ou plusieurs facteurs écologiques déterminants. Ces *relations temporelles* peuvent s'organiser en *successions* cycliques ou linéaires. Ex.: cf. fig. 8.
- Relation spatiale:** *Juxtaposition* ou *superposition* d'*objets phytosociologiques* étroitement liés structurellement, mais n'entretenant pas de liens dynamiques directs dans le cadre spatio-temporel du *système phytosociologique* considéré. Ex.: cf. fig. 8.
- Juxtaposition:** *Relation spatiale* bilatérale liée à la topographie ou/et à une hétérogénéité régulière du substrat édaphique. Ex.: cf. fig. 8.
- Superposition:** *Relation spatiale* unilatérale de dépendance écologique entre une *synusie végétale* d'un *ensemble structurel* supérieur et une *synusie végétale* conditionnée (subordination structurelle). Ex.: cf. fig. 8.

SYSTEME	ELEMENTS	INVARIANTS	FRONTIERES
<i>phytocoenotique</i>	synusies végétales	mésoclimatique géologique topographique biotique	limites d'une phytocoenose
<i>phytocoenotique unistrate</i>	synusies végétales	mésoclimatique géologique topographique biotique structurel	
<i>tésélaire</i>	phytocoenoses ou synusies végétales	mésoclimatique géologique topographique	limites d'une tesela
<i>tésélaire unistrate</i>	synusies végétales	mésoclimatique géologique topographique structurel	
<i>caténaire</i>	teselas ou phytocoenoses	mésoclimatique géomorphologique	limites d'une catena
<i>caténaire unistrate</i>	synusies végétales	mésoclimatique géomorphologique structurel	

Fig. 6. — Principaux systèmes phytosociologiques.

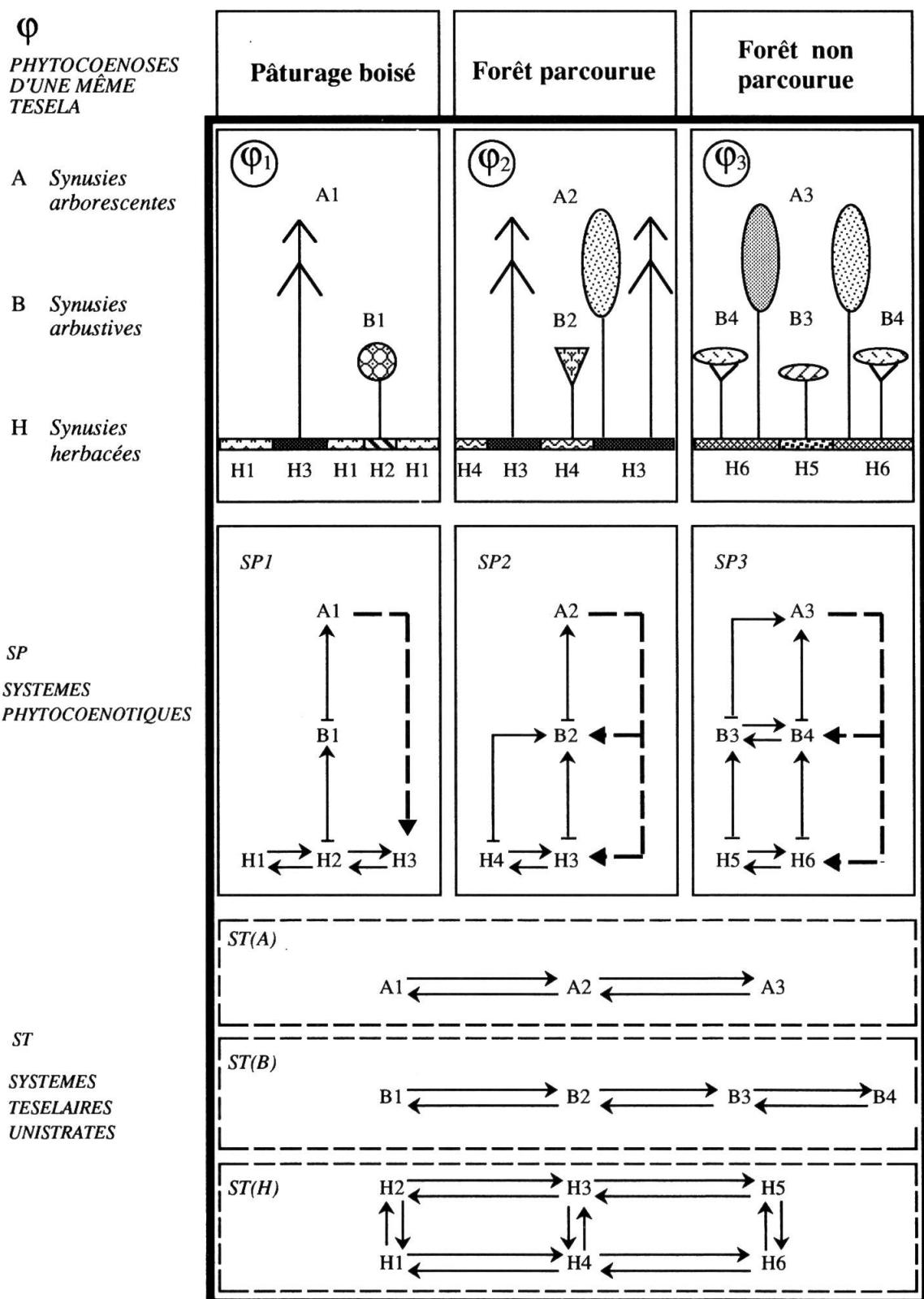


Fig. 7. — Emboîtement des sous-systèmes d'un système téselaire simplifié (voir fig. 8 pour la signification des flèches).

## TRANSFORMATIONS TEMPORELLES

A —— ε → B	remplacement progressif de A par B sous l'influence d'une contrainte écologique ε :
— ≈ →	<i>piétinement, pâturage</i>
— = →	<i>fauchage, faucardage</i>
— ~ →	<i>mise en culture, plantation</i>
— ∞ →	<i>déprise agricole, abandon</i>
— α →	<i>assèchement du milieu</i>
— β →	<i>humidification du milieu</i>
— @ →	<i>acidification du milieu</i>
— + →	<i>alcalinisation du milieu</i>
— × →	<i>lixiviation des chlorures</i>
— * →	<i>eutrophisation du milieu</i>
— + →	<i>oligotrophisation du milieu</i>
— \$ →	<i>érosion du sol</i>
— & →	<i>approfondissement du sol</i>
— # →	<i>développement de l'humus</i>
— o →	<i>éclaircissement</i>
— Ø →	<i>obscurcissement</i>
A - - - → B	développement de B après destruction de A (conséquence d'une perturbation)
A   → B	développement en superposition de B sur A (stratification)

## RELATIONS SPATIALES

A ← → B	juxtaposition de A et de B :
<i>sol plus superficiel</i>	← \$ — & — → <i>sol plus profond</i>
<i>sol plus sec</i>	← α — β — → <i>sol plus humide</i>
<i>sol plus acide</i>	← @ — + — → <i>sol moins acide</i>
<i>creux</i>	← ∪ — ∩ — → <i>buites</i>
A - - - → B	superposition spatiale de A sur B avec subordination structurelle de B par rapport à A

Fig. 8. — Principales flèches systémiques utilisées en phytosociologie synusiale intégrée.

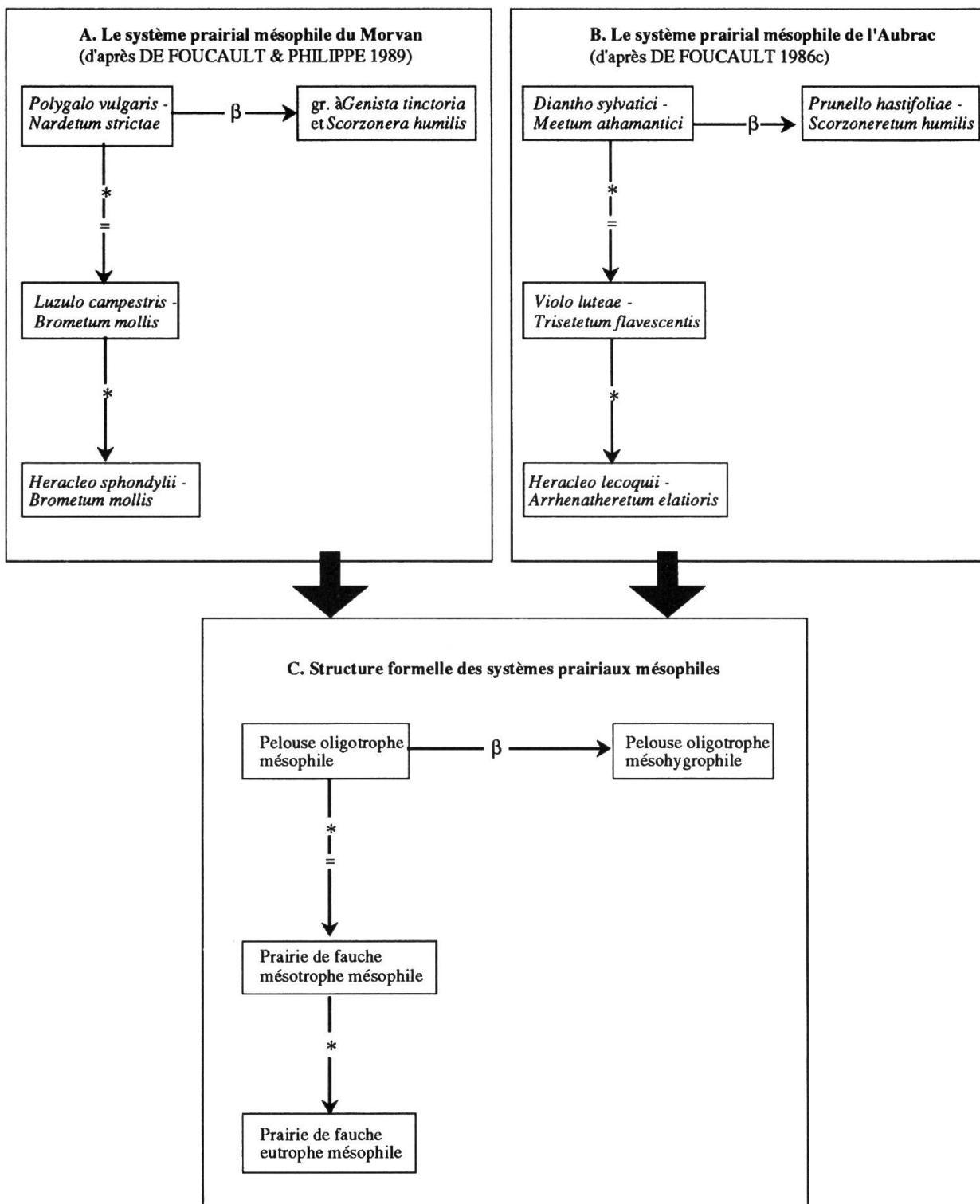


Fig. 9. — Deux systèmes unistrates isomorphes, réalisations concrètes d'une même structure formelle.

**Réseau systémique (graphe systémique):** Représentation d'un *système phytosociologique* au moyen d'un graphe, les éléments étant représentés par leur étiquette nomenclaturale et les *relations* par des *flèches systémiques*.  
Ex.: cf. fig. 7 et fig. 9.

**Flèche systémique:** Représentation graphique de la nature d'une *relation* dans un *réseau systémique*.

La pointe de cette *flèche* symbolise la nature *temporelle* (>) ou *spatiale* (►) de la *relation*; le symbolisme du corps même de la *flèche* indique le déterminisme principal de la *relation*. Quand plusieurs agents de déterminisme interviennent, une même *flèche* peut cumuler les différents symboles des transformations correspondantes.

Ex.: cf. fig. 8.

#### 4.2. Structures phytosociologiques

**Systèmes isomorphes:** *Systèmes phytosociologiques* différant par la nature de leurs éléments, mais dont le *réseau des relations* est invariant.  
Ex.: cf. fig. 9A et 9B.

**Structure formelle (F-structure, adj. structural):** Catégorie abstraite réunissant des *systèmes isomorphes*, chacun en étant une réalisation concrète.  
Ex.: cf. fig. 9C.

**Eléments homologues:**<sup>1</sup> Eléments appartenant à des *systèmes phytosociologiques* distincts mais dans lesquels ils occupent la même place dans le *réseau des relations* communes à ces *systèmes*.  
Ex.: le *Luzulo-Brometum* et le *Violò-Trisetetum* sont des *éléments homologues* pour les deux *systèmes tésélaires* herbacés considérés (fig. 9).

<sup>1</sup>L'homologie relève de l'invariance relationnelle, alors que l'analogie relève de l'invariance fonctionnelle.

#### INDEX

Abondance-dominance (3.1.)	Ensemble taxonomique normal (3.2.3.)
Agrégation (3.1.)	Espace vital (2.3.1.)
Aire minimale (3.1.)	
Association (3.2.2.)	
Biocénose (2.1.1.)	Flèche systémique (4.1.)
Biogéocénose (2.1.1.)	Forme (3.1.)
Biotope (2.2.)	Fréquence relative (3.2.3.)
Catena (2.1.2.)	Géosigmassociation (3.2.2.)
Climax (2.3.2.)	Géosigmataxon (3.2.2.)
Cœnassociation (3.2.2.)	Géosigmataxon élémentaire (3.2.1.)
Cœnotaxon (3.2.2.)	Graphe systémique (4.1.)
Cœnotaxon élémentaire (3.2.1.)	Groupe socio-écologique (2.2.)
Communauté basale (3.1.)	Idiotaxon élémentaire (3.2.1.)
Communauté fragmentaire (3.1.)	Individu d'association (1.1.)
Communauté végétale (2.1.2.)	Juxtaposition (4.1.)
Complexe de végétation (2.1.2.)	
Contrainte (2.2.)	Milieu (2.2.)
Démarche "inter" (1.4.)	Milieu endogène (2.2.)
Démarche "intra" (1.4.)	Milieu exogène (2.2.)
Démarche "trans" (1.4.)	Milieu isotrope (2.2.)
Ecodème (2.1.1.)	Mosaïque (2.3.1.)
Ecodème végétal (2.1.2.)	Mosaïque ouverte (2.3.1.)
Eléments homologues (4.2.)	Nomenclature phytosociologique (3.2.2.)
Ensemble structurel (2.3.1.)	
Ensemble taxonomique maximal (3.1.)	Objet phytosociologique (2.1.2.)

Paradigme (1.1.)	Superposition (4.1.)
Perturbation (2.2.)	Syntaxon (3.2.2.)
Phase (2.3.2.)	Syntaxon élémentaire (3.2.1.)
Phénophase (2.3.2.)	Synusie (2.1.1.)
Phytocénose (2.1.2.)	Synusie unificatrice (2.1.2.)
Phytosociologie sigmatiste (1.1.)	Synusie végétale (2.1.2.)
Régénération (2.3.2.)	Système caténaire (4.1.)
Relation spatiale (4.1.)	Système conceptuel (1.3.)
Relation temporelle (4.1.)	Système isomorphe (4.2.)
Relevé phytosociologique (3.1.)	Système phytocénotique (4.1.)
Réseau systémique (4.1.)	Système phytosociologique (4.1.)
Sigmassociation (3.2.2.)	Système tésélaire (4.1.)
Sigmataxon (3.2.2.)	Système unistrate (4.1.)
Sigmataxon élémentaire (3.2.1.)	
Stade (2.3.2.)	Tableau phytosociologique homotone (3.3.)
Station (2.2.)	Taxon élémentaire accidentel (3.2.3.)
Stratégie adaptative (2.2.)	Taxon élémentaire caractéristique (3.2.3.)
Stratification (2.3.1.)	Taxon élémentaire compagne (3.2.3.)
Structural (4.2.)	Taxon élémentaire constant (3.2.3.)
Structure architecturale (2.3.1.)	Taxon élémentaire différentiel (3.2.3.)
Structure formelle (4.2.)	Taxon élémentaire introgressif (3.2.3.)
Structurel (2.3.1.)	Taxon élémentaire transgressif (3.2.3.)
Succession (2.3.2.)	Tesela (2.1.2.)
Succession allogène (2.3.2.)	Type biologique (2.3.1.)
Succession autogène (2.3.2.)	Type morphologique végétatif (2.3.1.)
Succession primaire (2.3.2.)	
Succession progressive (2.3.2.)	Vitalité-fertilité (3.1.)
Succession régressive (2.3.2.)	
Succession secondaire (2.3.2.)	Zonation (2.3.1.)

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANSSEAU, C. (1986). *Etude du paysage végétal. Mise au point méthodologique et application dans les cantons de l'Est-Québec.* Thèse Univ. Laval, Québec, 230 pp.
- BARKMAN, J. J. (1973). Synusial approaches to classification. In: WHITTAKER, R. -H. (ed.), *Ordination and classification of communities, Handbook of Vegetation Science, Part V.* Junk, The Hague: 435-491
- BARKMAN, J. J. (1988). New systems of plant growth forms and phenological plant types. In: WERGER, M. J. A., P. J. M. VAN DER AART, H. J. DURING & J. T. A. VERHOEVEN (Eds.), *Plant form and vegetation structure.* SPB Acad. Publ., The Hague: 9-44.
- BARKMAN, J. J., J. MORAVEC & S. RAUSCHERT (1986). Code de nomenclature phytosociologique. *Vegetatio* 67(3): 174-195.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.* Biologische Studienbücher 7, éd. 1, Berlin, 330 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde.* Ed. 3, Springer, Wien — New-York, 865 pp.
- BRAUN-BLANQUET, J. & J. PAVILLARD (1928). *Vocabulaire de sociologie végétale.* Ed. 3, Montpellier, 23 pp.
- DAJOZ, R. (1971). *Précis d'écologie.* Ed. 2, Dunod, Paris, 434 pp.
- DAGET, P. & M. GODRON (1979). *Vocabulaire d'écologie.* Ed. 2, Hachette, Paris, 300 pp.
- DU RIETZ, G. E. (1930). Vegetationsforschung auf Soziationsanalytischer Grundlage. In: ABDERHALDEN, *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden.* Berlin, Abt. 11, 5: 293-480.
- FOUCAULT, B. DE (1984a). *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises.* Thèse Sci. Univ. Rouen, 675 pp.
- FOUCAULT, B. DE (1984b). Introduction à une épistémologie de l'invariance; applications à la botanique et à la phytosociologie. *Bull. Soc. Bot. Nord France* 37(3-4): 73-84.
- FOUCAULT, B. DE (1986a). Fractals, géomorphologie et phytosociologie fondamentale. *Colloques Phytosoc., Vég. & Géomorph.* 13: 85-100.
- FOUCAULT, B. DE (1986b). *La phytosociologie sigmatiste: une morpho-physique.* Lab. Bot. Univ. Lille II, Lille, 147 pp.
- FOUCAULT, B. DE (1986c). Contribution à l'étude systémique des prairies de l'Aubrac (Massif Central français). *Doc. Phytosoc., Camerino, N.S.* 10(1): 255-305.
- FOUCAULT, B. DE (1988). Sur les bases épistémologiques du génie écologique, plus spécialement phyto-écologique. *Colloques phytosoc., Phytosociologie et Conservation de la Nature, Strasbourg 1987*, 15: 77-91.
- FOUCAULT, B. DE & T. PHILIPPE (1989). Systémique des prairies du Morvan (Massif Central, France). *Colloques Phytosoc., Phytosociologie et Pastoralisme, Paris 1988*, 16: 101-141.

- GAMS, H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich* 63: 293-493.
- GÉHU, 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., Paris* 279: 1167-1170.
- GÉHU, J. M. (1979). Pour une approche nouvelle des paysages végétaux: la symphytosociologie. *Bull. Soc. Bot. France, Lettres Bot.* 126(2): 213-223.
- GILLET, F. (1986a). Analyse concrète et théorique des relations à différents niveaux de perception phytocologique entre végétation forestière et géomorphologie dans le Jura nord-occidental. *Colloques Phytosoc., Végétation et Géomorphologie, Bailleul 1985*, 13: 101-131.
- GILLET, F. (1986b). *Les phytocénoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse Sci. Univ. Besançon, 604 pp.
- GILLET, F. (1986c). Aperçu sur la végétation muscinale de la Réserve de Remoray (Doubs). *Cah. Env. Et. Rech. Ecol. Comtoise, Besançon* 2: 14 pp.
- GILLET, F. (1988). L'approche synusiale intégrée des phytocénoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Colloques Phytosoc., Phytosociologie et Foresterie, Nancy 1985*, 14: 81-92.
- GILMOUR J. S. & J. W. GREGOR (1939). Demes: a suggested new terminology. *Nature* 144: 333.
- GOUNOT, M. (1956) A propos de l'homogénéité du choix des surfaces de relevé. *Bull. Carte Group. Vég.* 1: 7-17.
- GRIME, J.-P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.* 111: 1169-1194.
- GUINOCHEZ, M. (1973). *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 pp.
- JULVE, P. (1986). Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Coll. Phytosoc., Vég. & Géomorph.* 13: 65-84.
- JULVE, P. (1988). Réflexions sur la structure et la dynamique des lisières forestières. Conséquences sur le synsystème. *Colloques Phytosoc., Phytosociologie et Foresterie, Nancy 1985*, 14: 55-79.
- JULVE, P. (1989). Sur les relations entre types biologiques et stratégies adaptatives chez les végétaux. *Bull. Ecol.* 20(1): 79-80.
- KOPECKÝ, K. & S. HEJNY (1974). A new approach to the classification of anthropogenic plant communities. *Vegetatio* 29(1): 17-20.
- KORCHAGIN, A. A. (1964). Synusial structure of forest communities. *Proceed. Int. Bot. Congress, Edinburgh 1964, Abstracts*, 10: 403.
- KUHN, T. S. (1983). *La structure des révolutions scientifiques*. Ed. 3, Flammarion, Paris, 284 pp.
- LEFEUVRE, J. C. & G. BARNAUD (1988). Ecologie du paysage: mythe ou réalité? *Bull. Ecol.* 19(4): 493-522.
- LÉVI-STRAUSS, C. (1949). *Les systèmes élémentaires de la parenté*. P.U.F., Paris, 631 pp.
- LIPPMAA, T. (1933). Taimeühingute uurimise metodika ja Eesti taimeühingute klassifikatsiooni pohijooni (Grundzüge der pflanzensoziologischen methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands). *Acta Inst. Hort. Bot. Tartu.* 3(4): 1-169.
- LIPPMAA, T. (1939). The unistratal concept of plant communities (the unions). *Amer. Midl. Nat.* 21: 111-145.
- MAC ARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, 203 pp.
- MANGENOT, G. (1969) Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. *Candollea* 24: 279-294.
- MORIN, E. (1977). *La Méthode, I. La Nature de la Nature*. Seuil, Paris, 399 pp.
- OLDEMAN, R. A. A. (1974). L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. O.R.S.T.O.M., Paris* 73: 1-204.
- PAVILLARD, J. (1935) Eléments de sociologie végétale (phytosociologie). *Actual. Sci. Ind., Paris* 251: 3-102.
- PIAGET, J. & R. GARCIA (1983). *Psychogénèse et histoire des sciences*. Paris, 310 pp.
- PRIGOGINE, I. & I. STENGERS (1986). *La nouvelle alliance. Métamorphose de la science*. Ed. 2, Gallimard, Paris, 439 pp.
- RABOTNOV, T. A. (1969). On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural cœnoses. *Vegetatio* 19: 87-95.
- RAMEAU, J. C. (1987). *Contribution phytocologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du nord-est de la France*. Thèse Sci. Univ. Besançon, 344 pp.
- RAUNKIAER, C. (1934). *The life forms and statistical plant geography*. Clarendon, Oxford, 632 pp.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1976). Sinfitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 33: 179-188.
- ROBIN, J. (1989). *Changer d'ère*. Seuil, Paris, 350 pp.
- SUKACHEV, V. N. (1954). Quelques problèmes théoriques de la phytocénologie. In: *Essais de Botanique*, éd. Acad. Sci. U.R.S.S., Moscou-Leningrad, 1: 310-330.
- TÜXEN, R. (1973). Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Bot. Acad. Sci. Hungar.* 19(1-4): 379-384.

Adresses des auteurs: F. G.: Université de Neuchâtel, Institut de botanique, Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, C.P. 2, CH-2000 Neuchâtel, Suisse.

B. de F.: Université de Lille II, Faculté de pharmacie, Laboratoire de botanique et de cryptogamie, 3, rue Laguësse, F-59045 Lille Cedex, France.

Ph. J.: 59, rue Jean-Degroote, F-59270 Bailleul, France.