

Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich
Herausgeber: Geobotanisches Institut Rübel (Zürich)
Band: 29 (1954)

Artikel: Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques unes de leurs conséquences
Autor: Guinochet, Marcel
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-307894>

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: 13.12.2025

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

Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques unes de leurs conséquences

Par Marcel Guinochet

Contrairement à un usage répandu consistant à présenter la notion d'association végétale comme étant issue du besoin de caractériser les divers types de milieu où vivent les plantes, ou même simplement d'interpréter les paysages végétaux, il me semble maintenant préférable d'introduire ce concept d'une manière plus directe.

En effet, tout le monde peut être d'accord sur le fait que, pour un botaniste, ou même plus simplement un homme cultivé connaissant quelques plantes, l'énoncé du nom d'une espèce évoque immédiatement dans son esprit, non seulement l'image de celle-ci, mais encore celles d'autres végétaux que l'on trouve, sinon toujours, du moins très fréquemment dans les mêmes endroits qu'elle. En d'autres termes il existe dans la Nature des associations d'espèces qui se répètent semblablement, aux fluctuations aléatoires inévitables près. L'association végétale est bien, suivant une heureuse expression de R. Molinier (1934) un fait d'observation. Par voie de conséquence, pour une espèce, la participation, avec une fréquence plus ou moins grande, à une association, constitue pour elle un caractère tout aussi valable et important que ceux d'ordre morphologique, anatomique, cytologique, etc. Présentée ainsi, l'étude des associations végétales voit son centre d'intérêt déplacé de la Géographie vers la Biologie, en s'intégrant dans la Biosystématique, déplacement dont l'importance méthodologique ne peut échapper. On ne manquera pas d'objecter à cette manière de voir qu'elle place la Phytosociologie sur un terrain purement descriptif et rejette à l'arrière plan toute préoccupation de causalité et de déterminisme. Nous verrons par la suite comment y répondre. De toute manière, on ne peut pas reconnaître que l'objectif initial principal de la Phytosociologie est la délimitation, la description, l'inventaire et la comparaison des associations végétales, opérations entraînant ipso facto la mise en évidence des degrés de liaison des espèces aux diverses associations. Il en résulte que les

trois problèmes techniques fondamentaux à résoudre sont les suivants:

1. Où et comment effectuer les listes d'espèces que l'on comparera?
2. Comment seront faites les comparaisons?
3. Sur quelles bases seront évalués les degrés de liaison des espèces aux diverses associations?

Autrement dit, pour employer le langage des phytosociologues, la solution des problèmes relatifs à l'exécution des relevés, à la constitution de groupes homogènes de relevés et à la détermination des degrés de fidélité des espèces constitue la pierre angulaire de la phytosociologie. Certains penseront qu'après tout ce qui a déjà été écrit sur ce sujet, il est oiseux de revenir sur des questions paraissant définitivement réglées, aux divergences de détail près des diverses écoles. L'objet de cet article est précisément de montrer qu'il n'en est rien, et que, tout en reconnaissant la valeur du travail de nos prédecesseurs, ces méthodes peuvent encore être améliorées. Je ne me dissimule d'ailleurs pas la difficulté du sujet, et ce qui va suivre ne doit être considéré que comme un essai encore bien imparfait.

I. Etablissement des relevés

Pour commencer, j'ai consacré essentiellement mon effort au problème de la constitution des tableaux qui semble, jusqu'à présent, avoir moins retenu l'attention des auteurs. On suppose donc, dans ce qui va suivre, que l'on compare des relevés effectués sur des surfaces floristiquement homogènes. Il existe diverses méthodes, bien connues, pour y parvenir. Je me contenterai d'indiquer que j'ai, pour le moment, porté mon choix sur l'une de celles qui me paraissent les plus simples. J'admetts qu'un relevé est correct lorsqu'il a été établi sur une surface telle qu'en y prélevant au hasard autant de fois que l'on veut des surfaces voisines ou égales à l'aire minimum, on retrouve toujours le même nombre d'espèces, aux fluctuations aléatoires près. Pour ce qui est de cette aire minimum, elle correspond à l'abscisse du point d'inflexion de la courbe représentant l'augmentation du nombre d'espèces en fonction de l'accroissement de la surface.

II. Constitution des tableaux

Il me semble que le problème à la fois le plus fondamental et le plus délicat de la Phytosociologie est incontestablement celui de la constitution de groupes de relevés présentant entre eux plus d'affinités floristiques qu'ils n'en offrent avec chacun des autres de la collection totale dont on dispose. Car il est bien évident que la possibilité de trouver deux relevés identiques est extrêmement faible; un calcul élémentaire d'analyse combinatoire montre qu'elle est pratiquement nulle. On est donc amené, pour établir des groupements de composition floristique définie, à faire abstraction des différences que présentent entre eux les relevés qui doivent être réunis, pour ne retenir que leurs ressemblances. Ce principe, logique en soi, et apparemment simple, soulève, dans la pratique, d'énormes difficultés. Surtout si l'on veut, pour rester dans un cadre absolument formel, ne tenir strictement compte que de la composition floristique, et même, uniquement du caractère présence-absence, sans se laisser impressionner par l'abondance, la dominance, la spécialisation écologique présumée, etc., des diverses espèces. Certes, tous ces caractères sont importants; mais ils ne doivent pas intervenir dans la recherche d'une méthode rigoureuse pour l'établissement de groupements de composition floristique définie. On ne saurait trop insister sur la nécessité de bien poser les problèmes, règle valable dans tous les domaines de la Science: celui que l'on désire résoudre ici prend sa source dans le fait, rappelé au début de cet article, que certaines espèces se retrouvent presque toujours, ou du moins fréquemment associées; et l'on se propose de définir ces associations. Il n'est donc aucunement question, au départ, d'abondance, de dominance, d'écologie, etc., tous caractères intéressants, mais subsidiaires eu égard à la question posée et qu'il conviendra de ne considérer qu'ultérieurement comme compléments d'information ou comme moyens d'interprétation.

Bref, ce que nous devons commencer par rechercher, c'est une méthode pour la délimitation, dans la pratique, des associations végétales.

Ceci dit, il est évidemment toujours possible, dans une collection de relevés, d'en trouver deux ayant proportionnellement en

commun plus d'espèces qu'ils n'en ont avec chacun des autres. Puis, on peut toujours, également, leur en adjoindre un troisième, ayant proportionnellement plus d'espèces en commun avec l'un d'eux qu'avec chacun des autres; et ainsi de suite.

On pourra ainsi classer plus ou moins aisément les relevés dont on dispose dans un certain ordre, tel que les pourcentages d'espèces en commun des relevés successifs aillent en décroissant, puis en croissant, puis en décroissant, etc., suite faisant penser aux ventres et aux noeuds d'une onde. Depuis P. Jaccard, à qui l'on doit le coefficient de communauté bien connu, de nombreux auteurs se sont préoccupés de ce problème. Citons, parmi les plus récents J. Motyka (1947); W. Matuszkiewicz (1948 et 1950), T. Sørensen (1948). Motyka et Matuszkiewicz utilisent une méthode graphique ingénieuse très pratique — voir notamment Matuszkiewicz, 1948. Quoi qu'il en soit, il est bien évident que les ventres correspondent aux groupements que nous recherchons, et que leurs séparations se trouvent dans les noeuds; mais comme il s'agit d'une suite plus ou moins continue on est presque toujours très embarrassé pour placer les coupures. Voilà tout le problème.

Commençons par le supposer résolu et considérons des relevés dont nous avons de bonnes raisons d'admettre qu'ils vont ensemble. Prenons, par exemple, les relevés VI à XIII, du tableau de l'Ass. à *Berardia lanuginosa* et *Brassica repanda* que j'ai publié en 1938, groupement dont on a tout lieu de le considérer comme parfaitement défini et homogène, surtout, si, comme je l'ai fait ici, on en exclut les 5 premiers relevés, qui doivent correspondre à un groupement localisé à des altitudes moindres. On constate, ce qui est classique, que certaines espèces sont présentes dans la totalité des 8 relevés, d'autres ne le sont que dans 7, d'autres dans 6, etc. Le nombre de fois qu'une espèce est représentée correspond à ce que Etter a appelé catégories de présence. Le nombre de catégories de présence d'un ensemble de relevés est évidemment égal au nombre de ceux-ci. Mais on peut envisager les choses autrement, en remarquant que le fait d'indiquer qu'une espèce est présente dans 7 relevés sur 8 revient à dire qu'elle a, dans le groupement envisagé, une fréquence — au sens mathématique du terme, qui sera seul employé ici — estimée, à partir de la popula-

tion — au sens statistique — de relevés dont on dispose, à 7/8. On constate que dans le tableau considéré, il y a 3 espèces ayant une fréquence égale à 8/8, 2 ayant une fréquence égale à 7/8 etc. Et l'on peut construire un histogramme — communément, mais improprement appelé diagramme — de la distribution de ces fréquences (Fig. 1, 2, 3). Dans la pratique phytosociologique courante, au lieu de construire cet histogramme brut, on a coutume d'en établir un autre, dit de présence, ne comportant que 5 classes, également dites de présence, entre lesquelles sont réparties les diverses fréquences. Une bonne amélioration pour l'établissement de ces classes a été apportée par les corrections de E t t e r (1949). Et il est très remarquable que tous les histogrammes établis jusqu'à présent n'appartiennent qu'à deux types: ceux chez lesquels les fréquences vont constamment en diminuant des classes ou catégories de présence faibles aux classes ou catégories de présence élevées (Fig. 2) ou inversement et ceux, qui, après une descente, remontent, et prennent, de ce fait, une forme plus ou moins en U (Fig. 1).

Quoiqu'il en soit, tous les phytosociologues, du moins ceux qui sont préoccupés de l'homogénéité de leurs tableaux, ont admis que lorsque l'on peut relier les sommets des rectangles du «diagramme de présence» par une courbe unimodale, le groupement est bon: il est, suivant l'expression consacrée, floristiquement homogène. Dans le cas contraire, on estime que l'on a mis ensemble des relevés appartenant à deux ou plusieurs groupements.

Cela revient à reconnaître intuitivement, mais à juste raison, le fondement statistique du problème. Mais alors, quand la courbe joignant les sommets des rectangles d'un «diagramme de présence» n'est pas unimodale, on peut envisager les deux cas suivants: ou bien les écarts présentés par les rectangles introduisant la plurimodalité sont significatifs, et l'on a effectivement un mélange de populations de relevés, ou ils ne le sont pas, et il n'y a pas de raison de considérer, statistiquement parlant, l'ensemble envisagé comme étant non homogène. Inversement, la question doit être posée de savoir s'il ne peut y avoir des populations hétérogènes de relevés donnant des «diagrammes de présence» dont les sommets sont reliés par une courbe unimodale. On verra qu'il peut bien en être parfois ainsi.

Par conséquent le procédé classique conduit à être tantôt trop exigeant, tantôt pas assez, donc à une perte d'information, voire à des conclusions erronées.

Ce sont ces considérations, ainsi, il faut le reconnaître, que le désir de comprendre la signification de ces «diagrammes de présence», qui m'ont incité à rechercher la ou les lois de distribution des fréquences auxquelles ils doivent correspondre.

Seul, à ma connaissance, M A R G A L E F F (1949, 1951) semble avoir eu des préoccupations du même ordre, en tentant d'appliquer à la Phyto-sociologie, la «série logarithmique» — ou binomiale négative — de F I S C H E R (1943) qui est une généralisation de la série de P O I S S O N. Cette série logarithmique a déjà été utilisée avec bonheur par C O R B E T et W I L L I A M S (1943) et par W I L L I A M S (1944, 1947) à propos de certains problèmes biologiques pour la solution desquels F I S C H E R l'a établie. Rappelons brièvement en quoi elle consiste. On considère N individus prélevés au hasard dans une collection plus grande, et se répartissant entre S espèces¹.

De ces S espèces, on en aura n_1 représentées par 1 individu, $\frac{n_1 x}{2}$ représentées par 2 individus, $\frac{n_1 x^2}{3}$ représentées par 3 individus, etc., le nombre d'espèces représentées par τ individus étant donné par $\frac{n_1 x^{\tau-1}}{\tau}$, où n_1 et x sont des constantes fonctions de N et de S . Les deux paramètres à déterminer à l'aide des données sont donc n_1 et x qui sont reliés à N et S de la façon suivante:

$$(1) \frac{N}{S} = \frac{x}{(1-x) (-\log_e 1-x)}$$

$$(2) n_1 = N (1-x)$$

W I L L I A M S a d'ailleurs donné (1947, Fig. 2, p. 257) un abaque permettant d'obtenir rapidement avec assez d'exactitude la valeur de x en fonction de $\frac{N}{S}$.

D'autre part, si n_1 et x varient évidemment en fonction de la dimension de l'échantillon, par contre le rapport $a = \frac{n_1}{x}$ reste le même pour tous les échantillons ou sommes d'échantillons d'une même population, pourvu que l'échantillonnage soit effectué suivant la même méthode. Ce rapport est élevé pour les populations comportant un grand nombre d'espèces relativement au nombre d'individus et inversement. C'est donc une bonne caractéristique de la population étudiée, et W I L L I A M S lui a, en conséquence, donné le nom d'«Indice de diversité». Etant donné que, dans un tableau d'association, comprenant S espèces et N notations, chacune de celles-ci, — c'est-à-dire chaque + ou note d'abondance-dominance — correspond à

¹ D'une manière plus générale, on peut dire que l'on considère N objets pris au hasard dans un ensemble plus grand et se répartissant en S groupes.

une population au sens génétique du terme² cette fois, donc assimilable à une entité, on constate que l'on a alors N unités réparties en S groupes et il est évidemment tentant de voir, dans la série logarithmique, la loi de distribution recherchée, les valeurs $n_1, \frac{n_1}{2}, \dots$, etc. fournies par cette série correspondant au nombre d'espèces représentées dans le tableau, par 1, 2, etc. notations, c'est-à-dire présentes dans 1, 2, etc., relevés. Celà est d'autant plus séduisant que l'on dispose de l'indice de diversité pour comparer les divers groupements végétaux. C'est dans cette voie que paraît s'être engagé M A R G A L E F F (1949, 1951) dont les deux articles sont d'ailleurs fort intéressants. Il ne semble, malheureusement, pas que cette solution soit satisfaisante, pour diverses raisons.

Tout d'abord, la série logarithmique décroît d'une manière continue; elle ne peut donc rendre compte, a priori, que des diagrammes également constamment décroissants, mais pas de ceux en U. A moins d'avoir recours à l'approximation suivante: si l'on a r relevés (ou catégories de présence) on calcule les r-1 premiers termes de la série et le r^e par différence entre la somme totale des espèces S et la somme des r-1 premiers termes. Mais celà n'est pas très orthodoxe du point de vue théorique; de plus, les résultats obtenus s'ajustent généralement assez mal aux données, comme le montrent les tableaux n° 1, 2, 3.

Une autre objection, qui, d'ailleurs, se rattache à la précédente, est que le nombre de termes de la série est infini; or on ne dispose toujours que d'un nombre fini, généralement même assez faible de relevés; comme on ne peut, en toute rigueur, présumer de ce que l'on obtiendrait avec un nombre de relevés plus grand que celui dont on dispose, celà oblige, encore une fois, à avoir recours à l'approximation précédente, même dans le cas des diagrammes constamment descendants (cf. tableau n° 2). C'est ce que semble n'avoir pas hésité à faire M A R G A L E F F.

En d'autres termes, la série logarithmique est faite pour les cas où on a 2 données N et S. Dans celui des tableaux d'association on en a 3: N, S et r (3).

Enfin, troisième objection, beaucoup plus grave du point de vue théorique: la série logarithmique ne s'applique qu'aux cas où l'échantillonnage est fait au hasard. Celà, aussi bien FISCHER que WILLIAMS prennent bien soin de le souligner. Citons seulement WILLIAMS (1947, p. 253): «... it must be pointed out that the data under consideration must be a randomized sample with no selection that would affect the size of groups or the number of groups of any one size. »⁴ Or, c'est précisément exactement l'inverse que l'on fait en établissant des tableaux d'association, puisque l'on s'efforce de grouper les relevés de manière à accroître le plus possible le nombre des espèces de haute présence. On pourrait donc presque dire que l'accord parfait des données d'un tableau avec une série logarithmique serait une preuve qu'il est mauvais en signifiant que

² Une population, au sens génétique, qui est, évidemment, un groupe d'individus d'une espèce, peut être plus généralement définie ainsi: un ensemble de génotypes pouvant plus ou moins librement échanger des gènes et plus ou moins efficacement, mais toujours, isolés des autres ensembles.

³ Que l'on utilise les catégories de présence ou les fréquences, celà revient au même: on a une distribution d'étendue limitée, puisque les fréquences ne peuvent varier qu'entre 0 et 1.

⁴ C'est nous qui soulignons.

l'échantillonnage des relevés ayant servi à l'établir a été fait au hasard parmi l'ensemble de ceux dont on dispose sans se préoccuper de leurs ressemblances floristiques.

Et ces réflexions vont nous mettre sur la voie d'une solution du problème. En effet, la discussion précédente nous montre que nous sommes en présence d'un type de distribution de fréquences unimodale d'étendue limitée et telle que les causes contribuant aux écarts ne sont pas indépendantes et ont des effets inégaux sur ceux-ci. Or, à ma connaissance du moins, l'équation satisfaisant à ces conditions est la suivante:

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

qui correspond au type I de l'équation généralisée des probabilités de K. PEARSON (1895 et 1930—31) dont l'expression générale est donnée par l'équation différentielle

$$\frac{dy}{y dx} = \frac{x-a}{c_0 + c_1 x + c_2 x^2}$$

L'ajustement d'une telle courbe est un peu laborieux; mais il méritait d'être tenté et l'on verra que celà n'a pas été en vain.

On a suivi, pour celà, la technique élaborée par K. PEARSON lui-même, technique qui fait intervenir les 4 premiers moments du système. et que l'on va résumer. On remarquera tout d'abord qu'il s'agit d'ajuster une courbe continue à un histogramme. On admettra donc provisoirement, pour la poursuite des calculs, que les espèces de la catégorie de présence 1 ont des valeurs de présence centrées autour de la moyenne 0,5, celles de la catégorie de présence 2, des valeurs de présence centrées autour de la moyenne 1,5, etc. Ensuite, pour comparer les nombres d'espèces de chaque catégorie calculés à ceux observés, on obtiendra les premiers en évaluant les aires comprises entre la courbe, l'axe des abscisses et les ordonnées d'abscisse 0, 1, 2, 3, etc.

Avant de calculer les paramètres de l'équation à l'aide des 4 premiers moments, il est utile de corriger ceux-ci suivant la technique élaborée par K. PEARSON (1931, pp. CLXXXVII et suiv.). Néanmoins, lorsque l'on n'a pas un nombre de données très grand, ce qui arrive très souvent en Phytosociologie, on peut s'en dispenser.

Quoi qu'il en soit, au moyen des 4 premiers moments rapportés à la moyenne on calcule les coefficients bien connus de K. PEARSON

$$\beta_1 = \frac{\mu_3^2}{\mu_2^3} \quad \beta_2 = \frac{\mu_4}{\mu_2^2}$$

qui permettent de déterminer, soit par le calcul⁵ soit, plus rapidement, à l'aide des diagrammes établis par K. PEARSON (1930, pp. 66 et 67; 1931, frontispice) à quelle forme de l'équation généralisée des probabilités on a affaire. Quand il s'agit de l'équation I

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

⁵ Dans le cas de l'équation qui nous intéresse on doit avoir

$$\frac{\beta_1 (\beta_2 + 3)^2}{4 (4\beta_2 - 3\beta_1) (2\beta_2 - 3\beta_1 - 6)} < 0$$

ce qui est notre cas, il est plus commode de la mettre sous la forme

$$y = y'_0 x^{m_1} (b-x)^{m_2}$$

en reportant l'origine à $-a_1$ — alors que dans l'équation originale elle est à l'abscisse du mode — et dans laquelle $b = a_1 + a_2$ correspond à l'étendue de la distribution. Etant donnée la nature du problème auquel nous avons affaire on peut se fixer b égal au nombre de catégories de présence. On calcule alors m_1 et m_2 à l'aide des formules

$$b^2 = \mu_2 \frac{\beta_1 (r+2)^2 + 16(r+1)}{4} \quad \varepsilon = \frac{r_2}{4 + \frac{1}{4} \beta_1 (r+2)^2 / r + 1}$$

$$r = m'_1 + m'_2 = m_1 + m_2 + 2$$

$$\text{et } m'^2 - rm' + \varepsilon = 0$$

en prenant pour m'_2 la plus grande des 2 racines de l'équation du 2^e degré ci-dessus, quand μ_3 est positif et inversement.

Quant à y'_0 il est donné par la relation

$$y'_0 = \frac{S}{b^{m_1 + m_2 + 1}} \times \frac{\Gamma(m_1 + m_2 + 2)}{\Gamma(m_1 + 1) \Gamma(m_2 + 1)}$$

où S est, dans notre cas, le nombre total d'espèces du tableau. Ce dernier calcul nécessite l'usage d'une table de la fonction Γ ou de ses logarithmes. K. PEARSON en a donné une (1930, pp. 58—61), mais il en existe d'autres.

On a alors tous les éléments pour calculer un certain nombre de valeurs de y qui permettront de construire très exactement la courbe sur du papier millimétré et, ensuite, d'obtenir graphiquement — en comptant, par exemple, les nombres de carreaux — les surfaces entre la courbe, l'axe des x , et les ordonnées d'abscisse 0 et 1, 1 et 2 etc. valeurs que l'on comparera aux données observées à l'aide du test χ^2 bien connu. Cette méthode d'intégration par le procédé graphique s'est révélée très suffisante pour le but recherché et elle a l'avantage d'être bien moins laborieuse que par le calcul.

En opérant comme ci-dessus, on a obtenu pour les huit relevés de l'Ass. à Berardia lanuginosa et Brassica repanda prise comme premier exemple, les résultats consignés dans le tableau n° 1 et sur la fig. 1.

On voit immédiatement que l'accord entre les valeurs ainsi calculées et les données théoriques est excellent; il est bien meilleur que celui obtenu avec la série logarithmique.

Il y a donc toutes les chances pour que l'équation

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

soit bien, comme nous l'avions supposé, celle qui convient au type de distribution auquel nous avons affaire. Mais il est évident qu'un

TABLEAU I

Association à Berardia lanuginosa et Brassica repanda

Catégories de présence	Données			Equation $y = 5,53 x^{-0,569} (8-x)^{-0,211}$ ($\mu_2 = 7,71$; $\beta_1 = 0,27$; $\beta_2 = 1,81$)			Série logarithmique				
	Nombres d'espèces par cat. de présence observés	Classes de présence	Nombres d'espèces par classe de présence observés	Nombres d'espèces par cat. de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par classe de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par cat. de présence calculés	Contributions à χ^2		
1	6	I	8,4	6	{ 0,111	7,8	0,046	8,5	0,75		
2	4			3				3,83			
3	4	II	5,8	2,3	{ 0,001	3,9	{ 0,03	2,3	{ 0,163		
4	1	III	1,6	2		3,04		1,55			
5	1			1,8				1,116			
6	2	IV	3	1,7	{ 0,296	2,76	{ 0,175	0,847	{ 0,29		
7	2	V	4,2	1,75		3,4		0,646			
8	3			2,35				4,211*			
	23		23	20,90	$\chi^2 = 0,408$ $n = 2$ $0,9 > P > 0,8$		$\chi^2 = 0,251$ $n = 2$ $0,9 > P > 0,8$	23,000	$\chi^2 = 1,183$ $n = 2$ $0,5 > P > 0,3$	22,996	$\chi^2 = 0,960$ $n = 2$ $0,7 > P > 0,5$

* Calculé par différence entre le nombre total d'espèces observées (23) et la somme des 7 premiers termes de la série.

seul essai n'est pas suffisant pour l'affirmer. En particulier, bien que, cette équation puisse, suivant le signe des paramètres m_1 et m_2 donner aussi des courbes constamment descendantes ou montantes, il y a lieu de voir si elle s'ajuste également aux diagrammes de ce type. Pour un premier essai, je me suis adressé au tableau que j'ai publié en 1938 de l'ass. à Sesleria coerulea et Avena montana dont il y avait tout lieu de penser qu'il

Légendes des Figures

Valeurs calculées
 Valeurs observées

Fig. 1.
Ass. à *Berardia lanuginosa*
et *Brassica repanda*.

Fig. 2.

Caricetum fuscæ
des Alpes maritimes.

Fig. 3.

Caricetum curvulae typicum
des Alpes maritimes.

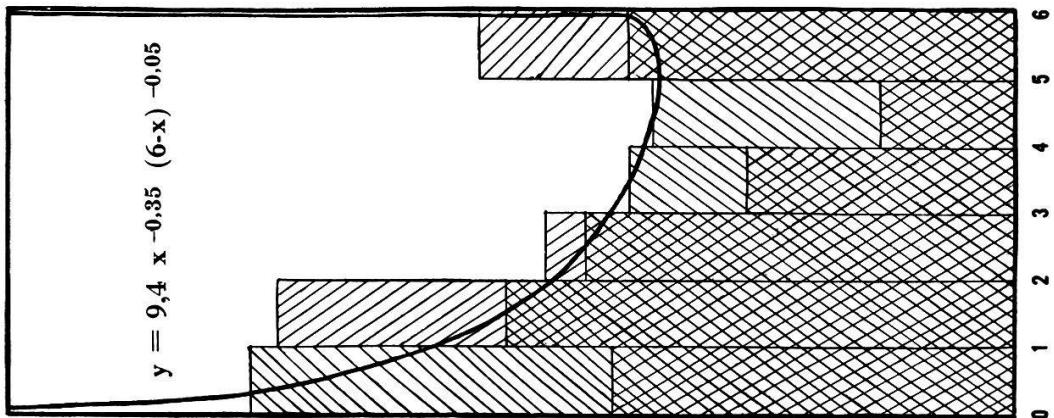


Fig. 1.

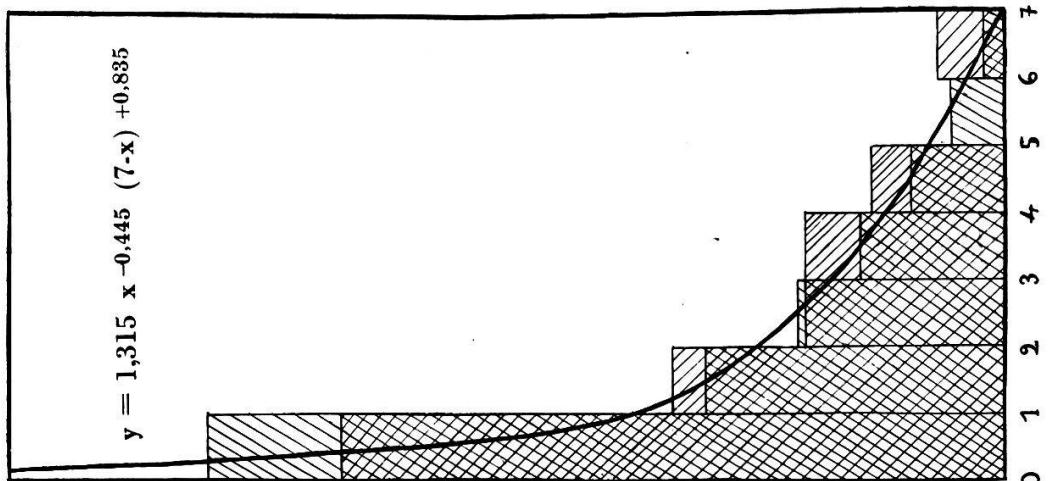


Fig. 2.

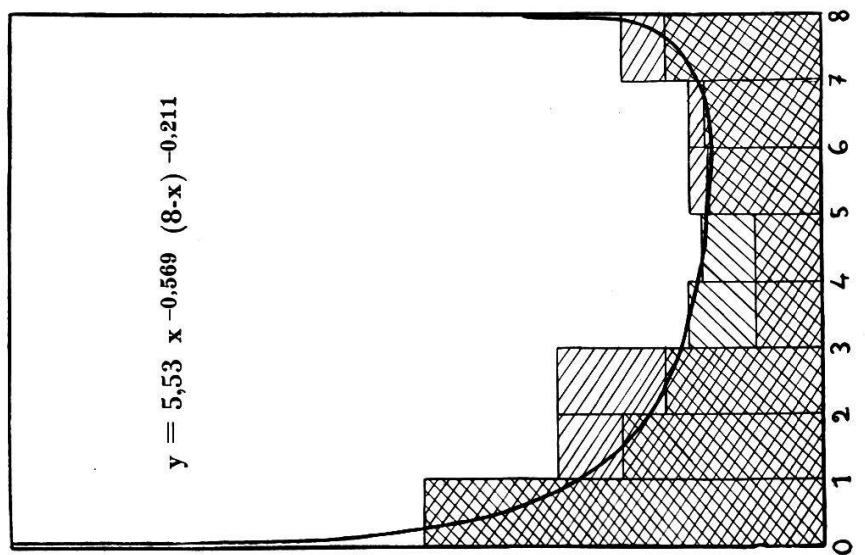


Fig. 3.

est parfaitement homogène, tant pour des raisons d'ordre floristique qu'écologique. Le «diagramme de présence» classique est d'ailleurs très bon (cf. Fig. 36, p. 269, de mon mémoire de 1938). Or, j'ai eu la stupéfaction d'obtenir, en les établissant comme précédemment, des coéfficients $\beta_1 = 1,72$ et $\beta_2 = 17,2$ ce qui conduit à une forme, d'ailleurs hétérotypique dans ce cas, tout à fait différente de l'équation généralisée de Pearson, à savoir la forme IV:

$$y = y_0 \frac{e^{-v \tan -1 \frac{x}{a}}}{\left(1 + \frac{x^2}{a^2}\right)^m}$$

qui correspond à une distribution d'étendue illimitée dans les deux sens et ne peut par conséquent pas convenir. Or, fait intéressant, l'accord avec la série logarithmique est, dans ce cas, très bon. On peut donc penser, conformément aux idées précédemment exposées, que le tableau en cause comporte, contrairement à ce que je croyais, des relevés appartenant à plusieurs groupements; ce qu'un examen attentif de celui-ci semble confirmer. Malheureusement le nombre de relevés dont je dispose est insuffisant pour aller plus loin, et de nouvelles recherches sur le terrain sont nécessaires.

J'ai alors examiné de la même façon d'autres groupements du même mémoire présentant aussi des «diagrammes de présence» constamment descendants. J'ai obtenu des résultats semblables à ceux relatifs à l'ass. à *Sesleria coerulea* et *Avena montana*, et en ai tiré les mêmes conclusions, pour le *Caricetum Davallianae* et pour l'Ass. à *Alopecurus Gerardi* et *Ranunculus pyrenaicus*. Par contre le *Caricetum fuscae*, pour lequel j'ai trouvé $\beta_1 = 1,12$ et $\beta_2 = 3,49$, s'ajuste très bien à l'équation I, et, au contraire des précédentes, assez mal à la série logarithmique (cf. Fig. 2 et tabl. 2).

Enfin, toujours dans le même travail de 1938, le *Caricetum curvulae typicum*, m'avait donné un «diagramme de présence» classique irrégulier (cf. fig. 3). Mais, pour des raisons d'ordre floristique et écologique, je n'avais pas cru devoir tenir compte de ces irrégularités. Or l'ajustement à la courbe I de Pearson (cf. tabl. 3 et fig. 3) qui, sans être aussi parfait que les précédents,

TABLEAU II

Caricetum fuscae

Données			Equation $y = 1,315 x^{-0,445} (7-x)^{+0,835}$ ($\mu_2 = 2,79$; $\beta_1 = 1,12$; $\beta_2 = 3,49$)				Série logarithmique				
Catégories de présence	Nombres d'espèces par cat. de présence observés	Classes de présence	Nombres d'espèces par classe de présence observés	Nombres d'espèces par cat. de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par classe de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par cat. de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par classe de présence calculés	Contributions à χ^2
1	10	I	12	12	{ 0,136	13,8	0,234	12,2	{ 0,235	14,12	{ 0,134
2	5	II	5,4	4,5		5,18	0,009	4,8		4,904	
3	3			3,1				2,53			
4	3	III	4	2,15		3,05		1,51		2,206	
5	2	IV	1,6	1,4	{ 0,2016	1,6	{ 0,388	0,95	{ 0,571	1,1338	{ 0,515
6	0	V	1	0,8		0,62		0,623			
7	1			0,3				1,387*		1,6362	
	24		24,0	24,25	$\chi^2 = 0,3376$ $n = 1$ $0,7 > P > 0,5$		$\chi^2 = 0,631$ $n = 2$ $0,8 > P > 0,7$	24	$\chi^2 = 0,806$ $n = 1$ $0,5 > P > 0,3$	24,0000	$\chi^2 = 0,649$ $n = 1$ $0,5 > P > 0,3$

* Calculé par différence entre le nombre total d'espèces observées (24) et la somme des 6 premiers termes de la série.

est tout de même correct, montre que j'avais raison et que, malgré ces irrégularités, il n'y a pas de motif d'ordre statistique de considérer le tableau de ce groupement comme non homogène. Les écarts constatés ne sont pas significatifs et s'atténueraient certainement si l'on disposait d'un nombre plus élevé de relevés.

Ainsi, aussi bien la théorie que l'application à des cas concrets s'accordent pour nous assurer que la loi de distribution des fréquences des espèces des diverses catégories de présence d'un ta-

TABLEAU III

Caricetum curvulae typicum

Données				Equation $y = 9,4 x^{-0,35} (6-x)^{-0,05}$ ($\mu_2 = 3,19$; $\beta_1 = 0,33$; $\beta_2 = 2,08$)				Série logarithmique			
Catégories de présence	Nombres d'espèces par cat. de présence observés	Classes de présence	Nombres d'espèces par classe de présence observés	Nombres d'espèces par cat. de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par classe de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par cat. de présence calculés	Contributions à χ^2	Nombres d'espèces par classe de présence calculés	Contributions à χ^2
1	6	I	8,2	11,38	2,55	12,9	1,72	15,375	5,716	16,715	4,337
2	11	II	11,6	7,6	1,52	8,64	1,01	6,7	2,759	7,792	1,86
3	7	III	6,6	6,4	0,306	7,29	0,0655	3,58		3,558	
4	4	IV	3,2	5,75	{ 2,4	6,62	{ 0,254	2,35	{ 3,894	2,252	{ 2,74
5	2	V	8,4	5,4		6,83		1,64		8,683	0,009
6	8			5,75	0,88			8,355*	0,015		
	38		38	42,28	$\chi^2 = 6,656$ $n = 4$ $0,2 > P > 0,1$	42,28	$\chi^2 = 3,049$ $n = 3$ $0,5 > P > 0,3$	38	$\chi^2 = 12,384$ $n = 3$ $P < 0,01$	38	$\chi^2 = 8,946$ $n = 3$ $0,05 > P > 0,02$

* Calculé par différences entre le nombre total d'espèces observé (38) et la somme des 5 premiers termes de la série

bleau d'association est bien du type I de l'équation généralisée des probabilités de K. Pearson, c'est-à-dire de la forme

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

Ce qui signifie, et cela est conforme aux faits d'observation qui nous ont servi de point de départ et au problème posé à ce sujet, que lorsque l'on est en présence d'une espèce X, on doit s'attendre à en trouver d'autres, Y, Z, T, U, etc., avec des probabilités respectives p_1, p_2, p_3, p_4 , etc. Autrement dit, si nous considérons un

groupe idéal G, composé de S espèces, le fait d'en tirer une entraîne celui d'en observer d'autres avec des probabilités $p_1, p_2, p_3 \dots p_s$. Chaque fois que l'on fait des relevés dans cet ensemble idéal théorique G cela revient à y effectuer un échantillonnage. Toutes les collections de relevés réalisés dans ce même groupe obéissent à la même loi de distribution, leur somme également. Par contre, si l'on introduit parmi ceux-ci des relevés appartenant à d'autres groupements, les données ne s'accorderont plus avec la même loi de distribution. Cela revient à la limite, à faire un prélèvement au hasard dans l'ensemble de la flore du territoire considéré, et l'on peut retomber alors sur la série logarithmique. Il me semble très important de bien insister sur le fait que ce que l'on recherche au premier chef en Phytosociologie, c'est précisément le contraire des groupements de relevés au hasard: on se propose de mettre en évidence des faits de corrélations. Aucune loi de distribution destinée à rendre compte d'échantillonnages au hasard ne peut donc convenir; seule une loi de distribution dans laquelle les causes contributives ne sont pas indépendantes peut être satisfaisante; en outre, on a vu que par la nature même du problème, cette distribution est également d'étendue limitée, ce qui circonscrit encore le choix; et je crois que, en l'état actuel de mes connaissances mathématiques, le type I de l'équation généralisée des probabilités de K. Pearson répond bien à ces conditions.

Mais que l'on me comprenne bien: les relevés, eux, doivent être pris, dans la Nature, au hasard, sans idée préconçue: on ne doit pas les choisir. Ce n'est que lorsqu'on les compare entre eux, pour établir des groupements, que l'on s'efforce de mettre en évidence des corrélations entre les présences des espèces, en cherchant toujours, autant que faire se peut, à augmenter le plus possible le nombre d'espèces des hautes catégories de présence. Car il est bien évident que plus le nombre d'espèces qu'ont en commun plusieurs relevés est grand, plus ils se ressemblent floristiquement. Mais, aussi bien la pratique phytosociologique que la théorie montrent qu'il peut exister des groupements dont la plupart des espèces ont des probabilités de présence faibles, tout en restant dépendantes; le nombre des espèces des fortes catégories de présence sera alors également faible; mais la loi de distribution

reste la même. Dans ce cas, on a des «diagrammes de présence» constamment descendants.

En conclusion donc, je crois pouvoir affirmer qu'en l'état actuel des choses, un groupement végétal floristique ne peut être considéré comme bon que lorsque les données du tableau ayant servi à l'établir peuvent être ajustées à la courbe du type I de l'équation généralisée des probabilités de K. Pearson. S'il n'en est pas ainsi, et si, en particulier, elles s'accordent avec la série logarithmique, on peut en déduire que les relevés en cause ont été réunis au hasard et appartiennent donc à plusieurs groupements.

Ceci dit, l'utilisation de ce test d'homogénéité des tableaux d'association me paraît devoir être très féconde, puisque, on l'a vu avec les exemples précédents, elle permet de répondre à toutes les questions posées à propos de l'interprétation des «diagrammes de présence» classiques. On a constaté, en particulier, que certains de ceux-ci peuvent ne pas correspondre à des tableaux homogènes malgré l'unimodalité de la courbe reliant les sommets des rectangles, dont ils sont constitués — ex.: Ass. à *Sesleria coerulea* et *Avena montana*, ass. à *Alopecurus Gerardi* et *Ranunculus pyrenaeus*, *Caricetum Davallianae*. Alors que d'autres, au contraire, malgré leur irrégularité, ne sont pas l'indice d'un tableau hétérogène: ex. *Caricetum curvulae typicum*. Ces observations ne sont aucunement de nature à surprendre un statisticien. Mais la simple inspection des «diagrammes de présence» classiques ne permet pas de les faire. Il est nécessaire, pour parvenir à de telles conclusions, de connaître la loi de distribution pour pouvoir, à l'aide des données, calculer les fréquences théoriques en vue d'une comparaison avec celles observées: c'est une méthode de travail statistique élémentaire. La connaissance de cette loi de distribution est donc d'une importance fondamentale pour l'avenir de la Phytosociologie et je souhaiterais vivement avoir apporté ici, à défaut d'une solution définitive, au moins une contribution à celle-ci en provoquant des recherches de la part de plus compétents que moi en statistique.

Quoi qu'il en soit, ce qui me paraît certain, c'est le fondement statistique de la Phytosociologie: aussi bien l'exécution des relevés sur des surfaces floristiquement homogènes que la constitution de

groupements également floristiquement homogènes à l'aide de ceux-ci sont des problèmes statistiques. Il en est de même, une fois ceux-ci établis, de la détermination de la fidélité des espèces aux groupements, sur laquelle je me propose d'écrire maintenant quelques mots.

III. Détermination du degré de fidélité des espèces

Quant une espèce ne se trouve exclusivement que dans un groupement — ex.: *Berardia lanuginosa* — il n'y a aucune difficulté à reconnaître qu'elle lui est liée à 100%, autrement dit qu'elle en est «caractéristique» au sens où l'entendent les phytosociologues, au moins ceux de l'Ecole Zuricho-Montpellieraine. Mais ce cas est rare. En général, une espèce se retrouve dans plusieurs groupements, avec des fréquences différentes. Lorsque ces différences sont bien tranchées, si, par exemple, l'une d'elles est de l'ordre du double ou du triple des autres, on n'aura encore pas d'hésitation. Mais dans les autres cas, sur quoi se basera-t-on pour décider si une espèce est ou non caractéristique d'un groupement? Ici encore, il semble que la statistique puisse nous aider efficacement en nous permettant de déterminer si les écarts entre les fréquences sont significatifs ou non; dans ce cas le test t , bien connu, pour la comparaison des moyennes peut être utilisé, en donnant, par exemple, dans les divers relevés des 2 tableaux où se trouve l'espèce considérée, la valeur 1 pour la présence et 0 pour son absence. Prenons un cas concret: *Viola cenisia* se trouve, dans les Alpes-Maritimes dans 5 relevés sur 6 du *Thlaspeetum rotundifolii* et dans 4 relevés sur 8 de l'ass. à *Berardia lanuginosa* et *Brassica repanda* (voir M. Guinoc'h et, 1938, Tabl. 3, relevés III à VIII, et Tabl. 4, relevés VI à XIII). On aura donc, dans le premier 5 fois la valeur 1 et une fois la valeur 0, avec une moyenne de 0,8; dans le second, 4 fois la valeur 1 et 4 fois la valeur 0, avec une moyenne de 0,5. En appliquant les formules classiques — cf. R. A. Fischer, 1947, p. 113 — de calcul de t , on trouve $t = 2,21$ et $n = 6 + 8 - 2 = 12$, ce qui correspond à une probabilité plus petite que 5%, seuil habituellement admis, d'obtenir, par le seul effet du hasard, une valeur de t dépassant 2,21. L'écart entre les présences moyennes de *Viola*

cenisia dans le Thlaspeetum et le Berardietum est donc statistiquement significatif, et on est par conséquent en droit de considérer cette espèce comme ayant une fréquence plus élevée dans le premier de ces deux groupements, dont elle est alors «caractéristique» au sens où nous l'entendons. Il convient d'ailleurs de préciser ce terme. Je crois, contrairement à certains auteurs, que c'est s'enfermer dans un cadre trop rigide, entraînant une perte d'information très regrettable, que d'exiger d'une caractéristique qu'elle soit en même temps constante. Il me paraît beaucoup plus fécond, surtout si l'on a des préoccupations Biosystématisques, de considérer une caractéristique comme étant une espèce qui a une fréquence plus élevée dans un groupement que dans les autres. C'est d'ailleurs une notion relative, qui est fonction de l'étendue du territoire considéré. D'où le concept trop méconnu de «caractéristique transgressive»: une espèce peut être caractéristique d'un groupement dans une région et d'un autre — généralement vicaire — dans une autre. Mais si l'on envisage l'ensemble de ces deux régions, cette espèce n'est plus caractéristique de l'une ou de l'autre association, mais des deux à la fois, et l'on passe ainsi automatiquement à la notion d'alliance, groupement plus compréhensif, et au concept de caractéristique d'alliance (pour plus de détail, voir entre autres, M. Ginochet, 1938, pp. 41—46). Il convient donc de préciser, lorsqu'on dit qu'une espèce est caractéristique d'une association, si on la considère comme caractéristique locale — ou régionale — ou comme caractéristique générale. Ceci dit, il y a lieu de préciser que j'entendrai désormais par association végétale un groupement floristiquement homogène — l'homogénéité étant déterminée par l'accord des données relatives aux nombres d'espèces de chaque catégorie de présence avec la forme I de l'équation généralisée des probabilités de K. Pearson — et possédant au moins une espèce caractéristique.

Je réserve le terme de «groupement végétal» pour les cas où je ne veux ou peux en préciser la valeur: association, sous-association, formation, alliance, etc.

Lorsqu'on est dans l'impossibilité de trouver des caractéristiques à deux ou plusieurs groupements homogènes et floristiquement voisins, on peut les réunir comme sous-associations d'une association, pourvu que l'ensemble ainsi constitué, comparé aux autres

ensembles, possède au moins une espèce caractéristique. Il se peut que le groupement ainsi réalisé ne soit plus statistiquement homogène; mais il ne faut pas perdre de vue que la statistique ne permet jamais de résoudre les problèmes techniques; c'est un instrument d'une grande valeur, mais c'est seulement un instrument. Dans le cas présent, elle nous donne le moyen de réaliser des ensembles floristiques élémentaires, avec lesquels nous devons travailler en nous servant de notre jugement et de notre expérience de botaniste et de phytosociologue. Constater qu'un groupement est floristico-statistiquement homogène, permet simplement d'affirmer qu'il n'y a pas de raison d'ordre statistique de penser que l'on y a involontairement introduit des relevés étrangers. Mais cela est très important.

En définitive, on voit donc qu'à mon point de vue, la recherche phytosociologique a des bases essentiellement floristiques et statistiques et comporte les trois étapes fondamentales suivantes:

1. prélèvement au hasard dans la nature de relevés homogènes;
2. établissement, à l'aide de ceux-ci, de groupements élémentaires statistiquement homogènes;
3. détermination des degrés de fidélité des espèces aux divers groupements ainsi constitués.

Cette troisième opération permettra ensuite de distinguer entre associations, sous-associations, etc., mais ceci est secondaire.

IV. Considérations sur les autres caractères analytiques et synthétiques des associations, et notamment ceux d'ordre écologique

Quant aux autres caractères — abondance, dominance, sociabilité, vitalité, périodicité, etc. — ils constituent des compléments d'information extrêmement importants, qu'il n'y a évidemment pas lieu de négliger, mais qui, à mon avis du moins, ne doivent pas intervenir lors de la constitution des groupements, qui, étant donné l'objectif poursuivi, ne peuvent reposer que sur la composition floristique, c'est-à-dire sur des listes d'espèces dépouillées de toutes autres considérations. Il en est de même des caractères écologiques. Nous savons tous qu'à chaque milieu correspond un groupement et inversement. La démonstration n'en est plus à faire. Mais

on s'Imagine souvent que le concept de milieu est plus objectif que celui de groupement végétal. C'est, à mon avis, une erreur. On ne peut définir le milieu que comme la résultante d'un ensemble de facteurs physiques et biologiques, dont beaucoup nous échappent certainement encore. Et, en présence d'observation écologiques, on est aussi embarrassé, sinon plus, pour définir des milieux que pour définir des groupements floristiques: le problème est identique. De même que l'on a trop tendance à se laisser impressionner par la ou les dominantes pour distinguer les groupements floristiques, de même on est invinciblement entraîné, en matière d'écologie, à attribuer une importance prépondérante à un ou plusieurs facteurs, soit qu'ils soient plus frappants, soit qu'ils soient plus faciles à mesurer — en admettant que l'on fasse des mesures! Mais cela est incorrect: dans un même groupement certaines espèces sont indifférentes à certains facteurs qui ont une influence décisive sur d'autres. Et l'on peut affirmer que toutes les espèces composant un groupement végétal ne sont pas associées pour la même raison écologique. Ces espèces coexistent parce qu'elles peuvent le faire grâce à leurs tempéraments individuels: l'une est là pour certaines raisons — d'ailleurs certainement toujours complexes —, une autre pour d'autres. De sorte que, contrairement à une idée trop répandue, je pense qu'en effectuant des mesures écologiques dans des associations, on n'explique rien: on ne fait qu'établir des corrélations entre les variations de certains facteurs et les groupements végétaux. Mais, en général, on ne peut vraiment pas dire si, par exemple, le pH du sol d'une association détermine celle-ci, ou si c'est l'inverse. On a d'ailleurs de bonnes raisons de penser que les deux sont presque toujours en même temps vrais, étant donné ce que l'on sait de l'évolution parallèle sol-végétation.

En définitive, je pense donc que la synécologie constitue un complément d'information indispensable; mais on ne peut raisonnablement lui demander plus. Cela revient à étudier la physiologie des associations, et, par conséquent, comme pour celle des individus, à isoler des mécanismes. Mais, dans un cas comme dans l'autre, la connaissance des parties ne nous donne pas automatiquement celle du tout.

Je ne me dissimule pas le caractère peu orthodoxe de ces idées.

Vouloir les développer plus serait hors de propos dans cet article. Je me contenterai de dire qu'elles me semblent en accord avec les tendances de la Philosophie scientifique moderne (cf. entre autres G. Bachelard, 1949; L. de Broglie, 1941; U. Filippi, 1947; P. Vendryes, 1942 et 1946).

*V. Sur quelques conséquences des fondements statistiques
de la Phytosociologie*

Un point qu'il convient tout d'abord de souligner est qu'il se dégage de ce qui a été dit précédemment qu'il ne faut pas confondre homogénéité des relevés, homogénéité des tableaux et homogénéité des groupements. Que la notion d'homogénéité des relevés ne soit pas la même que celle d'homogénéité des tableaux et des groupements, cela est évident. Par contre, en ce qui concerne les tableaux et les groupements, il faut remarquer ceci: un tableau est homogène lorsqu'il répond aux conditions statistiques requises pour qu'il en soit ainsi. Il n'y a, somme toute, pas de degrés entre l'homogénéité des divers tableaux: ils sont statistiquement homogènes ou ils ne le sont pas. Tout au plus, peut-on être plus ou moins exigeant pour le choix du seuil de signification de χ^2 . Par contre les groupements, eux, peuvent être plus ou moins homogènes, selon, en particulier, le nombre d'espèces de haute présence qu'ils possèdent. En d'autres termes, l'homogénéité des tableaux est une affaire purement statistique, celle des groupements étant d'ordre botanique. Si l'on se souvient que $a_1 = v m_1$ et $a_2 = v m_2$, les exposants m_1 et m_2 de l'équation

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

peuvent, dans une certaine mesure, servir à la comparaison de l'homogénéité des groupements.

Voici maintenant une deuxième conséquence intéressante des fondements mathématiques de la Phytosociologie: qui dit statistique dit échantillonnage. Or, par la force même des choses, parce qu'on ne peut pas être à la fois Phanérogamiste, Bryologue, Lichénologue, Mycologue, Algologue, lorsqu'on fait des relevés, on

se livre obligatoirement à un échantillonnage dirigé. Un groupement établi avec des relevés ne portant que sur les Spermaphytes ne sera, en toute rigueur, valable que pour ces végétaux. En tenant compte, par exemple, à la fois des Spermaphytes et des Bryophytes, on aboutit à des groupements plus ou moins différents des précédents, tantôt plus vastes, tantôt plus restreints. Ceci est un peu en désaccord avec ce que je pensais autrefois (1938); mais il faut avoir le courage de modifier ses idées en fonction du progrès de ses connaissances. Quoiqu'il en soit, nos coupures systématiques étant, qu'on le veuille ou non, plus ou moins arbitraires, on peut alors, choix pour choix, décider de faire des relevés ne portant, par exemple, que sur les arbres, arbustes et espèces suffrutescentes; et l'on pourra, théoriquement, constituer aussi, à l'aide de ceux-ci, des ensembles floristico-statistiquement homogènes. Or, un groupement basé sur les arbres, arbustes et espèces suffrutescentes n'est autre qu'une *formation*, du moins dans l'une de ses acceptions, qui d'ailleurs est, sauf erreur de ma part, l'une des plus répandues. Le fossé entre formation et association ne serait donc pas aussi grand qu'il semblerait, et les deux notions seraient, du point de vue formel, tout aussi valables. Il n'y aurait qu'une question d'échelle entre les deux. Il en est d'ailleurs de même de beaucoup, voire même de toutes les autres unités phytosociologiques; les unions par exemple (au sens de du Rietz) sont des groupements floristico-statistiquement aussi défendables que les associations. Mais, tout comme il y a de mauvaises associations, il peut y avoir de mauvaises formations, de mauvaises unions, etc. Ce ne sont alors pas les concepts qui sont en cause, mais les méthodes de travail. Et je soutiens que quelle que soit l'unité visée, seules les méthodes statistiques permettront d'obtenir des résultats corrects. Ceci dit, je suis convaincu de la nécessité de faire intervenir toutes ces notions — formation, association, union, etc. — pour parvenir à une connaissance complète du tapis végétal. D'ailleurs, une association est-elle autre chose qu'un ensemble d'unions?

Il me semble donc que toutes les discussions sur la valeur des divers concepts sont stériles et qu'il serait beaucoup plus utile d'essayer de coordonner les résultats de toutes les Ecoles, sous la réserve que ceux-ci soient établis d'une manière irréprochable. A condition, aussi, de ne pas décrire une chose sous le nom d'une

autre. Et je crois que ce qu'il faudrait demander avant tout à chacun, c'est de bien préciser le but qu'il poursuit, les notions qu'il utilise, en les définissant exactement, et les méthodes de travail qu'il emploie. Tout le reste est accessoire, et notamment les questions de «Nomenclature» et surtout de priorité dont une des conséquences est d'interdire pratiquement tout tri entre les bons et les mauvais travaux! On pourrait néanmoins envisager d'adopter des terminaisons différentes pour les noms des diverses unités, afin d'éviter toute confusion entre formations, associations, etc. C'est ce que je compte proposer, lors du prochain Congrès International de Botanique, à la commission de Nomenclature Phytosociologique. C'est, en effet, une source de confusions, de malentendus, voire de discussions oiseuses, que d'employer indifféremment le seul suffixe - e t u m pour des formations, des associations, etc. A part celà, je souhaiterais, pour ma part, que l'on évitât de s'enfermer dans un cadre trop rigide de règles qui risqueraient de mettre la Phytosociologie au service de la Nomenclature, et non pas celle-ci au service de celle-là, écueil que semblent n'avoir pas aperçu certains, malgré l'exemple de la Systématique des espèces que quelques Botanistes ont déjà dangereusement engagée dans cette voie.

Enfin une troisième conséquence importante du fondement statistique de la Phytosociologie est le renforcement du parallélisme entre groupements végétaux et unités systématiques.

Tel que nous le concevons, un groupement végétal est un ensemble de relevés, réunis grâce à leurs caractères floristiques communs et abstraction faite de leurs différences individuelles: d'où la notion d'«individu-groupement» — c'est-à-dire «l'individu d'association» mais envisagé d'une manière plus générale — par analogie avec celle d'«individu-organisme», l'espèce étant, tout le monde est d'accord sur ce point, un ensemble de ceux-ci dont on néglige les caractères particuliers, pour ne retenir que ceux qu'ils ont en commun.

Mais, un ensemble d'individus, c'est un ensemble de génotypes, c'est-à-dire de combinaisons de gènes — chacun ayant sa fréquence propre: c'est une population au sens génétique. Or S. Wright a montré (1931, 1937, 1940) que la loi de distribution des fréquences des gènes d'une population est donnée par

$$\Phi(q) = \bar{CW}^{2N} q^{4Nv-1} (1-q)^{4Nu-1}$$

où

\bar{W} est la valeur adaptive moyenne des génotypes constituant la population, N la dimension de celle-ci, u et v les taux de mutation réciproques des allèles du gène de fréquence q. Cette équation est du type

$$y = y_0 x^{m_1} (1-x)^{m_2}$$

forme sous laquelle peut s'écrire l'équation

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

en portant l'origine à $-a_1$ et en posant $\frac{x}{b} = x'$, en se souvenant que $b = a_1 + a_2$.

Ces résultats sur la génétique des populations donnent incontestablement à l'espèce — et autres unités systématiques — un fondement statistique, et la similitude⁶ de la loi de distribution des fréquences des gènes dans une population avec celle des fréquences des espèces dans un groupement renforce singulièrement le parallélisme entre espèce et groupement, parallélisme dans lequel on peut voir plus qu'une simple analogie: la seule différence tient uniquement aux ordres de grandeur et de complexité d'organisation; elle n'est par conséquent pas essentielle. En effet, un individu-groupement est une combinaison d'espèces déterminées, un individu-organisme, une combinaison de gènes donnés. Mais dans un cas comme dans l'autre, certaines combinaisons sont plus probables que d'autres, toutes étant théoriquement possibles — mais pas forcément viables. Ce qui indique bien la nature probabiliste et la relativité de la notion d'individu.

Et il est intéressant de remarquer — sans prétendre en tirer dès maintenant des conclusions définitives — que dans le cas de l'ass. à *Berardia lanuginosa* et *Brassica rapana*, qui est une association à aire de distribution géographique réduite, donc correspondant à une population d'individus d'association plutôt petite, nous avons obtenu une courbe (Fig. 1) assez nettement

⁶ On ne peut parler d'identité entre les deux lois que si l'on ne fait intervenir, dans celle relative à la distribution des gènes dans une population, que la pression de mutation.

Si l'on y introduit également la pression de sélection, on arrive à l'expression rapportée ci-dessus, dans laquelle \bar{CW}^{2N} est une fonction de q.

en U, tout comme dans le cas de certaines populations génétiques de dimensions modérées. Par contre, le *Caricetum fuscae*, qui a une aire de distribution géographique bien plus étendue, ce qui correspond à une plus grande population de relevés, nous a fourni une courbe en J, ce qui est également encore en partie en accord avec ce que l'on constate pour la distribution des fréquences des gènes. Il semble donc qu'il y aura lieu de tenir compte de ces observations pour la recherche de la signification biologique, dans le cas des groupements végétaux, des coefficients de l'équation

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

Quoiqu'il en soit, ces considérations, qu'il ne m'est pas permis de développer plus ici, me semblent très importantes au point de vue méthodologique.

Résumé

Je me suis efforcé de préciser les fondements essentiellement floristico-statistiques de la notion de groupement végétal. Ce qui m'a conduit à souligner que les trois opérations fondamentales préliminaires de la recherche phytosociologique sont:

1. le prélèvement au hasard, dans la Nature — c'est-à-dire sans choix conforme à une idée préconçue, relative, par exemple, à la signification écologique d'une espèce — de relevés floristiquement homogènes.

2. L'établissement de groupes de relevés — c'est-à-dire de tableaux — statistiquement homogènes, les comparaisons étant faites uniquement sur la présence ou l'absence des espèces, abstraction faite de toutes autres considérations. La recherche d'un test d'homogénéité statistique des tableaux m'a conduit à admettre que la loi de distribution des diverses catégories de présence est du type I de l'équation généralisé des probabilités de K. Pearson, c'est-à-dire de la forme

$$y = y_0 \left(1 + \frac{x}{a_1}\right)^{m_1} \left(1 - \frac{x}{a_2}\right)^{m_2}$$

3. L'évaluation du degré de fidélité des espèces aux divers groupements établis conformément à 2. Cette évaluation ne doit,

pour rester dans un cadre absolument formel, se faire également qu'à l'aide du caractère présence-absence, en s'aidant évidemment d'un test statistique, par exemple le test t .

J'ai expliqué pourquoi je pense que les caractères autres que la composition floristique brute — abondance, dominance, écologie, etc. — tout en constituant des compléments d'information qu'il ne faut en aucun cas sous-estimer, ne doivent, en toute rigueur, pas intervenir lors de l'établissement des groupements.

En outre, j'ai souligné qu'il ne faut pas confondre les notions d'homogénéité des relevés, des tableaux et des groupements. Ce sont trois concepts différents.

Enfin j'ai essayé de dégager quelques-unes des conséquences de la nature statistique de la Phytosociologie, ce qui m'a tout d'abord conduit à démontrer que les différences entre formation, association, union, etc., ne sont pas aussi profondes qu'il semble et que tous ces concepts sont logiquement aussi valables les uns que les autres. Le tout est de préciser ce que l'on recherche.

Puis j'ai finalement indiqué comment les fondements statistiques de la Phytosociologie renforcent singulièrement le parallélisme entre les notions de groupement végétal et d'espèce, du moins si l'on envisage celui-ci à la lumière des résultats de la génétique moderne. La loi de distribution des fréquences des gênes dans une population est de la même forme que celle des fréquences des espèces dans un groupement végétal, constatation dont je crois qu'elle aura d'importantes répercussions.

LITTERATURE

- Bachelard, G. *Le nouvel esprit scientifique*, 5^e éd. (Coll. Nouvelle Encyclopédie philosophique) Presses Universitaires de France Paris, 1949 (179 p.).
- De Broglie, L. *Continu et Discontinu en Physique moderne*. Coll. Sciences d'Aujourd'hui. Ed. Albin Michel, Paris, 1941 (268 p.).
- Dobzhansky, T. *Genetics and the origin of species*, 3^e éd. Columbia Univ. press, New-York 1951 (364 p.).
- Etter, H. *De l'analyse statistique des tableaux de végétation*. Vegetatio 1, 1948 (147—154).
- Filippi, U. *Connaissance du Monde Physique*. Coll. Sciences d'aujourd'hui, Ed. Albin Michel, Paris 1947 (342 p.).
- Fischer, R. A., Corbett, A. S. et Williams, C. B. *The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of an animal population*. J. Anim. Ecol., 12, 1943 (42—58).

- Fischer, R. A. Les méthodes statistiques adaptées à la Recherche Scientifique. Trad. de l'Anglais par le Dr. I. Bertrand. Presses Universitaires de France 1947 (324 p.).
- Guinocket, M. Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le Bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Lyon. Bosc Frères M. et L. Riou, 1938 (458 p.).
- Lamotte, M. Introduction à la Biologie quantitative. Masson et Co. Ed., 1948 (369 p.).
- Margaleff, R. Una aplicacion de las series logaritmicas a la fitosociología, Pub. del Inst. de Biol. aplicada, Barcelone, 6, 1949 (59—72).
- Diversidad de especies en las comunidades naturales, publ. del Inst. de Biol. aplicada, Barcelona, IX, 1951, pp. 5—27.
- Matuszewicz, W. Roślinność lasów okolic Lwowa (The vegetation of the Forests of the Environs of Lvov). Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Lublin, Pologne. 1948. Vol. III, 5. Sect. C, pp. 119—193, 5 tabl. (avec un résumé en anglais).
- Badania fitosociologiczne nad lasami bukowymi w Sudetach (Phytosociological Researches on the Beech-Forests in the Sudetts-Monts.). Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Lublin, Pologne, 1950, Suppl. V, Sect. 1 (196 p.).
- Molinier, R. Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. Ann. Musée d'Hist. Nat. Marseille, 27, 1934.
- Motyka, J. O celach i metodach badan geobotanicznych (Sur les buts et les méthodes des recherches géobotaniques). Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska, Lublin, Pologne, Suppl. I, Sect. C, 1947 (168 p.) (avec un résumé en français).
- Pearson, K. Contributions to the mathematical theory of Evolution. II. Skew Variation in Homogeneous Material. Phil. Trans. Royal Soc. London, 186, Part I, 1895 (343—414).
- Tables for Statisticians and Biometricalians. Cambridge Univ. Press., Part I, 3^e éd. 1930 (LXXXIII + 143 p.); Part. II 1^e éd., 1931 (CCL + 262 p.).
- Peters, C. C. et Van Voorhis, W. R. Statistical procedures and their Mathematical bases. Mc. Graw-Hill Book Cy., New-York et Londres. 1940 (516 p.).
- Sørensen, T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. Det Kongel. Danske Videnskab. Selskab, Kopenhagen, Biol. Skrif. 5, 1948 (34 p.).
- Vendryes, P. Vie et Probabilité. Coll. Sciences d'Aujourd'hui Ed. Albin Michel, Paris, 1942 (382 p.).
- L'acquisition de la Science. Coll. Sciences d'Aujourd'hui, Ed. Albin Michel, Paris, 1946 (454 p.).
- Vessereau, A.: La statistique. Coll. Que Sais-je? Presses Univ. de France, 1947 (125 p.).
- Williams, C. B. Some applications of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. The Journ. of Ecology 32, 1944 (1—44).
- The logarithmic series and its application to biological problems. The Journ. of Ecology, 34, 1947 (253—272).
- Wright, S. Evolution in Mendelian populations. Genetics, 16, 1931. (97—159).
- The distribution of gene frequencies in populations. Proceed. National Acad. Sciences USA., 23, 1937 (307—320).
- The statistical consequences of Mendelian Heredity in relation to speciation, pp. 161—183, in J. S. Huxley, The New Systematics, Oxford Un. Press, 1940 (583 p.).