

Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 18 (1987-1991)
Heft: 2

Artikel: Essai de syntaxonomie numérique appliqué aux pelouses à *Laserpitium siler*
Autor: Ziergler, Pascal
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-259819>

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: 15.01.2026

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

Essai de syntaxonomie numérique
appliqué aux pelouses à *Laserpitium siler*

PAR

† PASCAL ZIEGLER

RÉDIGÉ PAR

ANNELISE DUTOIT
PASCAL KISSLING
HENRI SPALTENSTEIN

à Madeleine

PRÉFACE

Pascal ZIEGLER a commencé cette recherche en 1976 sous la direction du Professeur Pierre VILLARET; ce travail de thèse était conçu comme une cartographie phytosociologique classique d'une région alpine (vallée de l'Hongrin). Sous l'impulsion du Professeur Jean-Louis RICHARD, il a été focalisé sur les pelouses à *Laserpitium siler*.

Raymond DELARZE a collaboré au relevé du transect de Jorette (chap. 7). Une partie des analyses pédologiques ont été réalisées par M. GOUFFON, du Laboratoire du Dr I. DÉGALLIER, à l'Ecole cantonale d'agriculture de Grange-Verney (Moudon); une autre partie au laboratoire de pédologie de l'EPFL, dirigé alors par le Professeur † Michel POCHON. René TANNER a donné de nombreux conseils sur le plan statistique.

A sa mort, survenue le 30 janvier 1984, Pascal ZIEGLER avait achevé la plupart des analyses numériques et formulé l'essentiel des idées directrices du texte qu'il s'appropriait à rédiger. C'est à ce stade que nous avons repris ce travail. Le fait qu'il nous a fallu assimiler le matériel et les idées qu'il avait laissés, le fait aussi que chacun de nous ne pouvait s'y consacrer qu'à temps partiel, expliquent le délai écoulé jusqu'à la présente parution.

Plusieurs personnes nous ont aidés dans cette tâche:

Benoît BRESSOUD, François CLOT, Raymond DELARZE et Anne-Claude PLUMETTAZ ont effectué une partie des travaux à l'ordinateur.

Monsieur le Professeur Heinz CLÉMENÇON a traduit le résumé.

Michel GRATIER a identifié les types de sols de la figure 15.

Jean-Louis MORET a guidé la préparation du manuscrit pour la publication et réalisé la mise en page.

Véronique BOILLAT a dactylographié le texte, les tableaux et une partie des figures.

Eliane SIMON a dessiné les principales figures. Raymond GRUAZ a tiré les copies des photographies.

Madeleine POST-EHINGER et Jean-Denis GALLAND ont relu le manuscrit.

Monsieur le Professeur Pierre HAINARD s'est chargé de publier ce travail avec l'aide de Madame Marguerite ROSSAT pour les frais de dactylographie du manuscrit.

Que toutes ces personnes, de même que celles qui ont prêté assistance à Pascal ZIEGLER soient chaleureusement remerciées.

Nous tenons à exprimer notre gratitude à la Société vaudoise des Sciences naturelles qui a pris en charge la totalité des frais d'impression, par l'intermédiaire des fonds Mercier et Mermod.

Les documents originaux sont déposés au Musée botanique cantonal, av. de Cour 14bis, 1007 Lausanne.

A. DUTOIT
P. KISSLING
H. SPALTENSTEIN

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE	78
RÉSUMÉ	83
ZUSAMMENFASSUNG	84
SUMMARY	84
INTRODUCTION	86
Historique.....	86
Objectifs et plan	86
 PREMIÈRE PARTIE: CONTRIBUTIONS À LA MÉTHODE	87
1. LA PRISE DE DONNÉES	87
1.1. Les relevés	87
1.1.1. Relevés originaux et nomenclature	87
1.1.2. Relevés de comparaison	87
1.2. Implications méthodologiques du choix des stations.....	87
1.2.1. Modèle de prospection	87
1.2.2. Modèle de choix des stations.....	88
1.2.3. Modèle de délimitation des placettes	88
1.2.4. Implications épistémologiques	89
1.3. Paramètres écologiques	89
2. TECHNIQUES NUMÉRIQUES DE TRAITEMENT DES DONNÉES, INTRODUCTION	89
2.1. Généralités	89
2.2. Matériel utilisé pour les tests	90
2.3. Processus méthodologiques testés.....	90
2.4. Codage	90
3. L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES	91
3.1. Généralités	91
3.2. Fiabilité des premiers axes de projection	93
3.2.1. La pondération des coordonnées	93
3.2.2. Test statistique de fiabilité par le coefficient cophénétique	93
3.2.3. Conclusions et discussion.....	93
4. LA CLASSIFICATION HIÉRARCHIQUE AUTOMATIQUE (CLUSTERING) ..	94
4.1. Introduction: les niveaux de choix	94
4.2. Préparation des données	95
4.2.1. Une technique de réduction des données par AFC	95
4.2.1.1. Choix du nombre d'axes factoriels	95
4.2.1.2. Pondération des coordonnées	95
4.2.2. Evaluation de la technique de réduction des données	97

4.2.2.1. Test statistique	97
4.2.2.2. Evaluation qualitative	97
4.2.2.3. Conclusion	98
4.3. Choix d'un indice de similarité	99
4.3.1. Un exemple concret	99
4.3.2. Discussion	99
4.4. Choix d'un algorithme	102
4.4.1. Test statistique sur un domaine phytosociologique relativement homogène	102
4.4.2. Test statistique sur un domaine phytosociologique relativement hétérogène	102
4.4.3. Test empirique par les espèces différentielles	104
4.4.4. Conclusions et commentaires sur les algorithmes	105
4.5. Technique d'extraction de «noyaux stables»	106
4.6. Bilan de la classification automatique (clustering)	108
 5. POUR UN USAGE SYNTHÉTIQUE DES TECHNIQUES NUMÉRIQUES	109
5.1. Complémentarité de l'AFC et de la classification automatique	109
5.1.1. Au niveau de l'exploitation des techniques	109
5.1.2. Au niveau de l'interprétation générale	109
5.2. Complémentarité des référentiels d'analyse	110
5.2.1. Influence du changement de référentiel sur les premières projections AFC	110
5.2.2. Influence du changement de référentiel sur les dendrogrammes	111
5.2.3. Multiplication et synthèse des référentiels	111
5.3. Petit guide pour une syntaxonomie numérique synthétique	111
 DEUXIÈME PARTIE: CONTRIBUTIONS À LA PROBLÉMATIQUE	113
6. ANALYSE D'UN CONTINUUM SYNTAXONOMIQUE	113
6.1. Objectifs	113
6.2. Matériel	113
6.3. Visualisation taxonomique par l'AFC: la notion de continuum (fig. 8)	113
6.4. Classification automatique indiquée dans un gradient phytosociologique (fig. 9)	115
6.4.1. Extraction des noyaux stables	115
6.4.2. Interprétation synthétique de l'AFC et des dendrogrammes	116
6.4.3. Première conclusion sur la problématique du continuum	117
6.5. Intérêt écologique des noyaux stables	117
6.5.1. Visualisation du gradient écologico-floristique par l'AFC	117
6.5.2. Adéquation entre classification floristique et écologique: test par l'analyse discriminante	120
6.5.3. Seconde conclusion sur la problématique du continuum	120
 7. ANALYSE D'UN CONTINUUM TOPOGRAPHIQUE	121
7.1. Objectif	121
7.2. Matériel	122
7.3. Méthode	127
7.4. Résultats	127
7.5. Conclusion	127

TROISIÈME PARTIE: APPLICATION AUX PELOUSES

À *LASERPITIUM SILER*.....129

8. LES GROUPEMENTS ORIGINAUX129

8.1. Introduction129

8.2. Matériel et méthode129

8.3. Données synoptiques sur les groupements originaux129

8.4. Esquisse des groupements originaux à *Laserpitium siler*131

9. MATÉRIAUX POUR UN PANORAMA SYNSYSTÉMATIQUE

DES PELOUSES À *LASERPITIUM SILER*136

9.1. Matériel et méthode136

9.2. Résultats, discussions et conclusions137

9.2.1. *Astragalo-Laserpitietum* Richard 1984 (940)1379.2.2. Association à *Centranthus angustifolius* Lippmaa 1933 (933).....1379.2.3. *Seslerio-Laserpitietum* Moor 57.....1379.2.4. L'aile «*Caricion*» des pelouses à *Laserpitium siler*1399.2.4.1. Le pôle mésohygrophile de l'aile «*Caricion*»1409.2.4.2. Le pôle mésoxérophile de l'aile «*Caricion*».....140

9.2.5. Le groupement original III141

9.2.6. Le groupement original VI142

9.2.7. Synthèse et conclusions142

9.3. Perspective.....143

10. CONTRIBUTIONS ET PERSPECTIVES PRINCIPALES145

10.1. Un «essai».....145

10.2. Au plan des techniques numériques145

10.3. Au plan de la méthode145

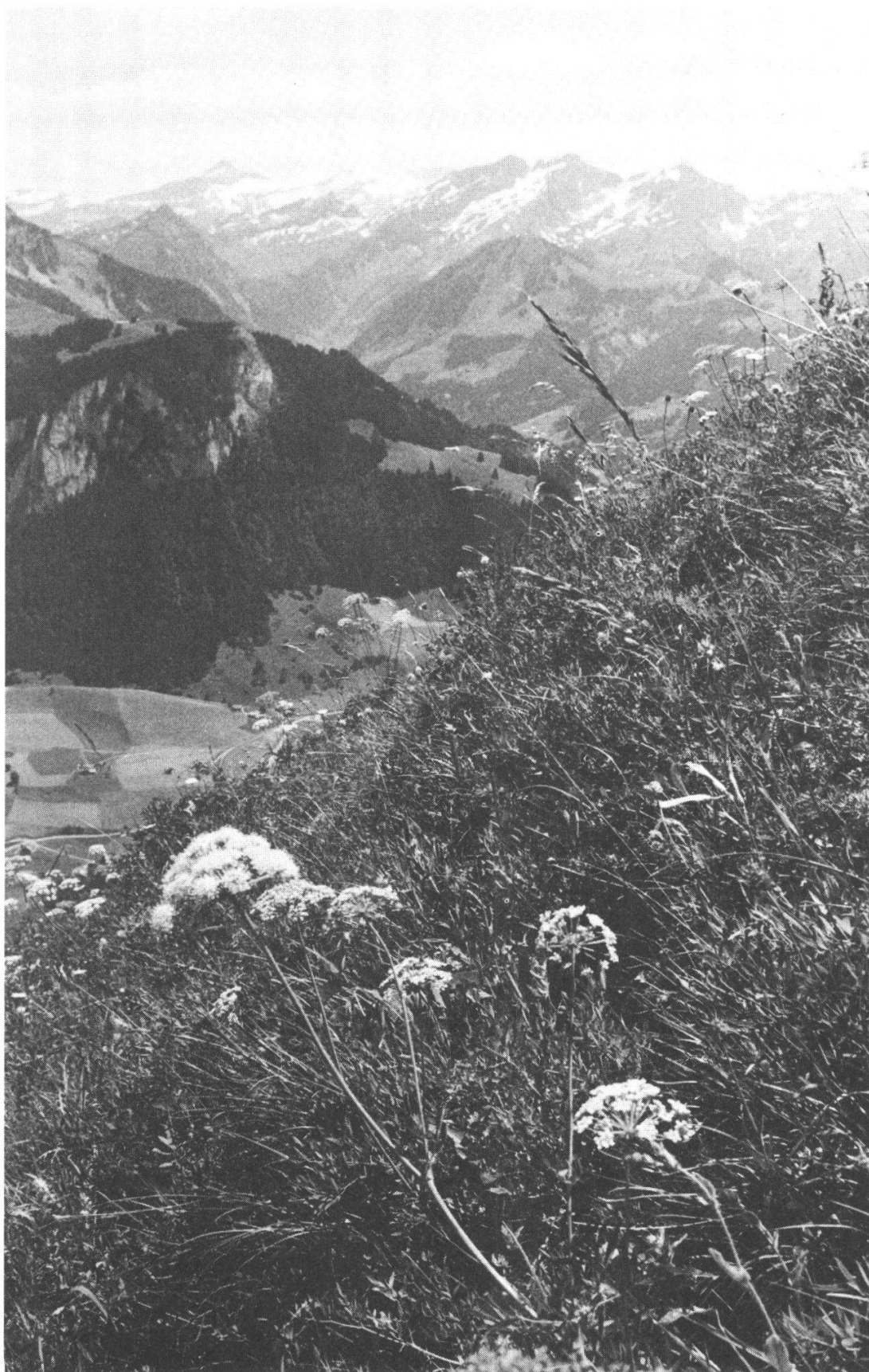
10.3.1. Reproductibilité145

10.3.2. Conformité à la «réalité» par la synthèse des techniques146

10.4. Au plan de la problématique146

10.5. Au plan des résultats concrets147

BIBLIOGRAPHIE.....148



Peucedano-Laserpitietum
région de la pointe de Cray sur Château d'Oex
vue vers le sud

Résumé.— P. ZIEGLER (rédigé par A. DUTOIT, P. KISSLING et H. SPALTENSTEIN), 1989. Essai de syntaxonomie numérique appliqué aux pelouses à *Laserpitium siler*. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 18, 2: 77-150.

Cette étude concerne surtout la méthode de la «syntaxonomie numérique» —recherche d'un canevas de variation ou d'une classification naturelle des relevés phytosociologiques par des techniques numériques (première partie)— mais elle contribue aussi à la problématique phytosociologique (deuxième partie), et présente des résultats concrets dans le domaine des pelouses à *Laserpitium siler* (troisième partie).

Au plan de la méthode, diverses techniques de classification hiérarchique ascendante (clustering) sont évaluées à l'aide du coefficient cophénétique (chap. 3-4). Il s'avère impossible de trouver une technique nettement meilleure que les autres. Si l'on veut un maximum d'objectivité dans les résultats du clustering, on doit utiliser plusieurs techniques et comparer les dendrogrammes en extrayant des «noyaux stables» (technique proposée au chap. 4.5). L'utilisation conjointe du clustering et de l'analyse factorielle est fructueuse: les deux techniques s'éclairent mutuellement (chap. 5.1).

Le référentiel d'analyse (ensemble des OTU considérés) est à la syntaxonomie numérique ce que le «champ de vision» est à la perception visuelle: il conditionne l'image obtenue. En changeant de référentiel autour d'un même domaine synsystématique, on obtient des images sensiblement différentes de ce domaine. Pour accroître l'objectivité, on doit donc considérer plusieurs référentiels de taille différente englobant le domaine considéré, et en tirer les points communs (chap. 5.2). Ce travail montre donc à différents niveaux la nécessité de confronter plusieurs images et d'en faire la synthèse. Une marche à suivre est proposée (chap. 5.3).

Au plan de la problématique, le concept de «continuum» est envisagé dans deux situations concrètes:

1) Un ensemble d'environ 250 relevés de pelouses à *Laserpitium siler*, provenant des Préalpes occidentales de Suisse, représentatif de la palette des variations dans un domaine synsystématique assez restreint (chap. 6).

2) Un transect de 30 relevés distribués sur une pente géologiquement assez homogène, avec une dénivellation totale de 400 m. environ (chap. 7).

Ces deux situations sont propres à illustrer la variation «continue» de la composition floristique, respectivement dans l'abstrait (1) et sur le terrain (2). La méthode syntaxonomique proposée précédemment est également propre à éclairer la question classique du continuum, puisqu'elle associe intimement une technique de représentation continue (l'analyse factorielle) à une technique de classification discontinue (le clustering). Dans les deux cas (chap. 6 et 7), le continuum s'avère vraisemblable, mais en même temps une classification objective est possible pour une forte proportion des relevés.

Au plan des résultats concrets, environ 220 relevés originaux sont publiés: ils forment un échantillon représentatif des variations des pelouses à *Laserpitium siler* des Préalpes médianes, de la Haute-Savoie à l'Oberland bernois (tabl. 10). Des analyses pédologiques réalisées pour 140 stations permettent de dégager le déterminisme écologique des variations floristiques observées dans l'échantillon des Préalpes (chap. 8).

Cette étude propose également une analyse syntaxonomique détaillée de tous les types de pelouses à *Laserpitium siler* décrits pour l'instant en Europe occidentale (chap. 9). Cette analyse s'arrête avant l'argumentation floristique nécessaire pour une «révision synsystématique». Mais elle fournit un panorama synsystématique basé sur la composition floristique globale (résumé par la fig. 20). On peut distinguer 13 types de pelouses à *Laserpitium siler*. Elles sont réunies au carrefour entre *Seslerion coeruleae*, *Caricion ferrugineae*, *Trifolio-Geranietae* et *Festuco-Brometea* dans les projections de l'analyse factorielle (fig. 18). Toutefois, le clustering ne les regroupe pas en une unité supérieure (fig. 19). Il semble donc suffisant pour l'instant de les laisser réparties entre le *Seslerion* et le *Caricion ferrugineae*.

Zusammenfassung.—P. ZIEGLER (von A. DUTOIT, P. KISSLING und H. SPALTENSTEIN abgefasst), 1989. Ein numerisch-syntaxonomischer Versuch, auf *Laserpitium siler*-Wiesen angewandt. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 18. 2: 77-150.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich in drei Teile: (1) die «syntaxonomische Methode», ein Versuch, eine natürliche Klassifikation der pflanzensoziologischen Relevés mittels numerischer Technik zu erreichen, (2) eine Besprechung pflanzensoziologischer Probleme und (3) die Anwendung dieser Methode auf *Laserpitium siler* - Wiesen.

Verschiedene Clustering-Methoden wurden mit Hilfe des kophenetischen Korrelationskoeffizienten beurteilt (Kap. 3-4), aber keine erwies sich den andern überlegen. Um zu objektiveren Resultaten zu gelangen, wurden aus verschiedenen Dendrogrammen die «stabilen Kerne» extrahiert (Kap. 4.5). Die gleichzeitige Anwendung der Clustering und der Faktorenanalysen erwies sich als fruchtbar (Kap. 5.1).

Um die Objektivität zu erhöhen, wurden mehrere Untereinheiten verschiedenen Umfanges untersucht und nur die gemeinsamen Resultate beibehalten (Kap. 5.2). Im Kapitel 5.3 wird eine entsprechende Methode vorgeschlagen.

Das Konzept des «Kontinuums» wird anhand zweier Untersuchungen beleuchtet:

1) Etwa 250 Relevés von *Laserpitium siler* Wiesen aus den westlichen Schweizer Voralpen (Kap. 6).

2) Ein Querschnitt von 30 Relevés auf einem geologisch homogenen Gelände mit 400 m. Höhenunterschied (Kap. 7).

Diese beiden Untersuchungen können die «kontinuierliche» Variation der floristischen Zusammensetzung sowohl theoretisch (1), als auch auf dem Gelände (2) illustrieren. Die vorgeschlagene syntaxonomische Methode eignet sich gut dazu, da sie eine kontinuierliche Methode (Faktorenanalyse) mit einer diskontinuierlichen (Clustering) vereinigt. In beiden untersuchten Fällen wird ein Kontinuum wahrscheinlich gemacht, das aber eine objektive Klassierung eines hohen Anteils der Relevés nicht ausschliesst.

Etwa 220 originale Relevés werden veröffentlicht. Sie stellen eine representative Auswahl der *Laserpitium siler*-Wiesen der Schweizer Voralpen, von Hochsavoyen und des Berner Oberlandes dar (Tab. 10). Bodenanalysen von 140 Stationen erlauben, die floristische Variation mit oekologischen Daten zu verknüpfen (Kap. 8).

Im Kapitel 9 werden alle zur Zeit aus Westeuropa beschriebenen Typen der *Laserpitium siler*-Wiesen analysiert (zusammengefasst in der Figur 20). Es werden 13 Typen unterschieden, die sich in der Faktorenanalyse um das *Seslerion coeruleae*, *Caricion ferrugineae*, *Trifolio-Geranietae* und das *Festuco-Brometea* drängen (Fig. 18). In den Clusterings hingegen ergibt sich keine eindeutige Gruppierung (Fig. 19), so dass es zur Zeit am besten scheint, sie alle zwischen dem *Seslerion* und dem *Caricion ferrugineae* zu lassen.

Adaptation allemande:
Prof. H. CLÉMENÇON

Summary.—P. ZIEGLER (worded by A. DUTOIT, P. KISSLING and H. SPALTENSTEIN), 1989. An Essay in numerical syntaxonomy, applied to *Laserpitium siler* meadows. *Mém. Soc. vaud. Sc. nat.* 18. 2: 77-150.

The present study aims at three objectives: 1) the methods of «numerical syntaxonomy», i.e. the natural classification of phytosociological relevés using numerical techniques, 2) a discussion of current problems of phytosociology, and 3) an analysis of *Laserpitium siler* meadows.

Several clustering techniques have been evaluated using the cophenetic correlation coefficient, but none proved superior by this technique (chapt. 3-4). A better way is the extraction of «stable cores» from different dendrograms, as described in chapter 4.5. Better results can be obtained in combining clustering and factorial techniques, as shown in chapter 5.1.

The entire set of OTU considered is to syntaxonomy what is the visual field to visual perception: the resulting image entirely depends on it. Changing its parameters will change the resulting syntaxonomic image. To arrive at maximum objectivity several different and overlapping subsets can be examined, and their common information can be used to reconstruct an image of the whole set. Such a method is presented in chapter 5.3.

The concept of «continuum» is tested in two real cases:

1) A set of about 250 relevés of *Laserpitium siler* meadows situated in the western Swiss Pre-Alps (chapt. 6),

2) A transect of 30 relevés located on a geologically homogeneous slope with difference of altitude of 400 m (chapt.7).

These two sets allow to illustrate the «continuous» variation of the flora, as well in theory (1), as in nature (2). Also, the proposed syntaxonomic method lends itself to such studies, since it associates a continuous representation (factorial analysis) with a discontinuous one (clustering). In both cases (chapt. 6 and 7), the continuum makes itself probable, but at the same time, an objective classification is possible for the majority of the relevés.

About 220 original relevés are published here. They are a representative sampling of the *Laserpitium siler* meadows of the Prealps, of the Haute-Savoie and of the Bernese Oberland (table 10). Pedological analyses of 140 localities link the floristic observations to ecology of the Prealps (chapt. 8).

In chapter 9 the study is extended to the described *Laserpitium siler* meadows from Western Europe. 13 types are recognised which, in the factorial analysis (fig. 18), are located near the *Seslerion coeruleae*, the *Caricion ferrugineae*, the *Trifolio-Geranietea* and the *Festuco-Brometea*. But since clustering methods do not reveal any higher group (fig. 19), it seems best to place them between the *Seslerion* and the *Caricion ferrugineae*.

Adaptation anglaise:
Prof. H. CLÉMENÇON

INTRODUCTION

Historique

Nous voulions dresser la carte phytosociologique de la vallée préalpine de l'Hongrin (VD). Toutefois, pour être cartographiées, plusieurs unités de végétation devaient d'abord être définies, ce qui impliquait de les rechercher dans une région plus vaste. La nécessité de prospecter un territoire plus étendu nous fit restreindre la palette des groupements étudiés aux pelouses riches en *Laserpitium siler*. Celles-ci seront nommées dorénavant «pelouses à *Laserpitium siler*», bien qu'il ne s'agisse pas d'un syntaxon décrit.

Bientôt, les impressions de terrain et la comparaison des relevés nous incitèrent à mettre en cause la notion même de l'association végétale. Cette nouvelle préoccupation est à l'origine des transects de relevés; elle nous a aussi poussés à tester de nombreuses techniques de traitement numérique des relevés, pour éprouver la notion d'association au moyen d'algorithmes indépendants de l'opérateur.

Objectifs et plan

Cet essai envisage plusieurs points méthodologiques qui concrétisent la question classique: dans quelle mesure et comment peut-on donner une description objective et reproductible de la végétation? La question n'est pas nouvelle, mais ressurgit au fur et à mesure de l'évolution des techniques. Elle dépasse bien sûr les ambitions de ce travail, et nous avons concentré la recherche originale sur les techniques de classification automatique (clustering) et leur association à l'analyse factorielle.

I. Une première partie est consacrée au choix raisonné des techniques de saisie et de traitement des données pouvant convenir à une conception continue ou discontinue de la variation syntaxonomique.

II. Une deuxième partie utilise ce choix de techniques - autrement dit cette méthode - pour discuter dans des cas concrets la problématique du continuum et de la définition de types syntaxonomiques. GOUNOT (1969, p. 215) a évoqué la relative indépendance de la problématique et des techniques: les techniques peuvent évoluer sans que la problématique et les concepts en fassent autant. L'évolution des techniques peut même, par son aspect spectaculaire, masquer les faiblesses de la problématique. C'est pourquoi ces deux plans sont séparés ici.

III. Une troisième partie réunit des résultats originaux. Ces résultats constituent des exemples d'application de la méthode à un matériel concret et une base pour une révision synsystématique des pelouses à *Laserpitium siler*.

PREMIERE PARTIE: CONTRIBUTIONS À LA MÉTHODE

1. LA PRISE DE DONNÉES

1.1. *Les relevés*1.1.1. *Relevés originaux et nomenclature*

Nos relevés ont été faits en suivant la méthode de BRAUN-BLANQUET (1964, p. 39). Nous avons utilisé les flores de BINZ et THOMMEN (1976), HESS, LANDOLT et HIRZEL (1967-1972), et pour certaines espèces critiques (*Anthyllis* sp., *Helianthemum nummularium*, *Thymus serpyllum*, etc.) la clé pour les groupes critiques établie pour la cartographie de la flore suisse (Commission pour le recensement de la flore suisse, 1968). La strate muscinale, généralement très faible, n'a pas été considérée.

1.1.2. *Relevés de comparaison*

Des relevés publiés par d'autres auteurs sont intégrés à cette étude:

—Pour les groupements les plus voisins (BÉGUIN 1972, BERSSET 1969, D. DUTOIT 1934, A. DUTOIT 1983, RICHARD 1977, VILLARET 1956) les relevés sont considérés individuellement, avec leurs espèces accidentelles.

—Une technique différente est adoptée pour comparer des groupements plus éloignés dans le canevas synsystématique de OBERDORFER (1983). Les tableaux de relevés sont exprimés par la constance de leurs espèces (BRAUN-BLANQUET 1964, p. 77). Cette condensation d'un tableau d'association n'est légitime que lorsque l'échantillon de relevés est homogène. Elle peut engendrer une perte d'information. Toutefois, c'est le seul moyen de réaliser facilement le panorama des unités publiées dans un domaine synsystématique. Cette démarche a déjà été proposée par WHITTAKER (1972, p. 42).

1.2. *Implications méthodologiques du choix des stations*

C'est un point essentiel de la méthode, mais les limites de ce travail nous ont empêché de le soumettre à des essais originaux. Nous nous contentons ici de discuter les idées principales.

1.2.1. *Modèle de prospection*

Un problème de méthode est lié au critère admis a priori pour identifier les stations à étudier: «présence prépondérante de *Laserpitium siler*». Ce critère d'identification purement floristique et centré sur une seule espèce a été corrigé et nuancé sur le terrain. Le modèle de recherche des stations est devenu écologique. Nous avons recherché les affleurements calcaires escarpés et bien exposés et sélectionné dans ces milieux de «beaux groupements» à *Laserpitium siler*. Des «contre-relevés» de stations analogues, mais sans *Laserpitium siler*, ont complété la palette écologique. En effet, pour comprendre un domaine taxonomique, il est utile de considérer aussi son

voisinage taxonomique; ceci reste vrai lorsqu'on recourt à la taxonomie numérique (JAMBU 1978, p. 29).

1.2.2. *Modèle de choix des stations*

L'image des variations floristiques dépend de la façon de choisir les placettes de relevé: elle peut être contrastée ou adoucie suivant la démarche du chercheur:

- une image contrastée: le botaniste a en tête un schéma des unités de végétation (qui peut être juste!); sur le terrain, il cherche à éprouver son schéma, et pour cela il évite les stations qui n'y cadrent pas; dans ce cas, il faut s'attendre à une image très structurée de la végétation, confirmant sans doute le canevas du chercheur;

- une image adoucie: le botaniste procède à un choix non polarisé des stations (à l'extrême par un pointage au hasard sur la carte); l'image sera plus fidèle aux variations syntaxonomiques de la végétation, mais pourra aussi empêcher la structuration de la connaissance par l'excès d'informations «parasites» (par exemple, trop de relevés de pâturages dans le transect de Jorette, voir chapitre 7).

Entre ces deux extrêmes comportant chacun des avantages et des défauts majeurs, doivent s'exercer l'intuition et l'expérience du phytosociologue, sur qui reposent en définitive quelques choix essentiels de la démarche. Des trois manières de choisir une placette de relevé, selon MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974, p. 32), nous avons pratiqué la deuxième, *subjective, without preconceived bias*. Nous n'avons jamais eu en tête un diagnostic synsystématique préalable en découvrant une station à *Laserpitium siler*. En outre, la méthode du transect a aussi été utilisée (chap. 7).

1.2.3. *Modèle de délimitation des placettes*

La dimension de la placette dépend d'une option méthodologique. Le désir de percevoir le groupement le plus complètement possible et celui de ne pas manquer des espèces discrètes mais écologiquement ou chorologiquement importantes, poussent à étendre la surface du relevé, ce qui tend à se faire aux dépens de l'homogénéité écologique. Au contraire, l'idée analytique de «pôle», de «groupement pur» pousse à restreindre la surface du relevé, pour éviter les mélanges de groupes d'espèces de biotopes différents.

GOUNOT (1969) a magnifiquement illustré et discuté le fait que l'on peut percevoir la mosaïque de végétation à des échelles différentes, et par conséquent la décrire en mailles de dimensions différentes. Cet auteur recommande de pousser d'abord l'analyse jusqu'à la distinction des plus petites mailles floristiquement homogènes, pour ensuite décrire leurs combinaisons en groupements végétaux plus complexes, mais qui peuvent eux aussi être perçus comme physionomiquement homogènes. En l'occurrence, les pelouses à *Laserpitium siler*, au sol superficiel sur calcaire affleurant, sont toujours des mosaïques fines où alternent des surfaces convexes, nues ou peu colonisées, et des surfaces concaves où la colonisation est plus avancée. Nous avons essayé de différencier les stades de colonisation, mais l'intrication et l'exiguïté des mailles nous ont fait abandonner le projet.

D'autre part, des critères écologiques ont influencé notre choix. Nous avons cherché à délimiter des stations qui soient homogènes non seulement du point de vue floristique et physionomique, mais aussi du point de vue écologique, en intégrant les critères géomorphologiques et édaphiques. Ainsi, un éboulis régulièrement colonisé par une pelouse, un affleurement calcaire convexe à végétation clairsemée, ou une pente à substrat marno-calcaire portant un sol profond recouvert d'une prairie dense servirent de cadre à la délimitation des stations.

1.2.4. *Implications épistémologiques*

La démarche aboutissant à la délimitation (lieu, forme, dimension) d'une placette de relevé est cruciale (voir aussi GOUNOT 1969, p. 22-24, 63-64): d'une part elle résulte d'un modèle préexistant (conscient ou non) du groupement végétal, et d'autre part, elle devra servir non seulement à l'édification d'une synsystème, mais encore à une éventuelle remise en question du concept même d'association. Il faut souligner à quel point les objets de la phytosociologie (les «individus d'association» ou «stations homogènes») sont peu définis en eux-mêmes. En effet, alors que les objets de la systématique biologique (les animaux et les plantes) ont une limite physique en général évidente, l'individu d'association est un concept abstrait, sans limite matérielle, qui reçoit ses limites d'un processus mental du chercheur.

1.3. *Paramètres écologiques*

L'altitude, la pente et l'exposition ont été systématiquement notées. D'autre part, dans 140 stations, l'horizon d'enracinement du sol a été prélevé (horizon A1 en général). Chaque échantillon, après mesure du pH à l'état encore humide, a été séché puis tamisé sans casser les cailloux. La terre fine a été analysée pour les paramètres suivants: granulométrie, calcaire, calcaire actif, carbone organique, azote, cations échangeables au pH du sol (Ca, Mg, Na, K), humidité à la capacité de rétention, humidité au point de flétrissement permanent.

En outre, quelques profils ont été décrits et analysés plus complètement dans des stations bien typées, après la syntaxonomie des relevés floristiques (voir fig. 15).

2. TECHNIQUES NUMÉRIQUES DE TRAITEMENT DES DONNÉES, INTRODUCTION

2.1. *Généralités*

Nous avons utilisé deux types de techniques numériques complémentaires dont l'emploi est généralisé en phytosociologie (voir GUINOCHET 1973):

—l'analyse factorielle des correspondances (AFC) a l'avantage de montrer graphiquement les degrés de ressemblance entre les relevés: dans les plans de projections AFC (par exemple fig. 14), plus les points représentant deux relevés sont proches, plus ces relevés ont une composition floristique

semblable. Mais cette visualisation ne propose pas de classification.

–la classification hiérarchique automatique (JAMBU 1978) –le «clustering» des écoles anglo-saxonnes– par contre, compose directement des groupes de relevés très semblables, puis les rassemble en fonction de similitudes plus discrètes pour composer un dendrogramme ou arbre de classification (par ex. fig. 13). Celui-ci propose une classification, mais ne donne pas une idée globale de tous les degrés de ressemblance entre les relevés, et ne montre pas les gradients selon lesquels les relevés sont distribués.

Les techniques foisonnent dans le clustering, et il n'est pas aisé d'y faire un choix adapté aux objectifs de la phytosociologie. La question de ce choix et des degrés de validité des techniques est devenue prépondérante dans ce travail.

2.2. Matériel utilisé pour les tests

Quatre ensembles de données ont servi à éprouver les techniques numériques:

–31 relevés effectués sur une pente des Rochers-de-Naye (transect «Jorette», fig. 12).

–31 relevés publiés décrivant 4 associations voisines les unes des autres (voir 4.4.2).

–273 relevés pour la plupart originaux (chap. 6.2., tabl. 10) de pelouses à *Laserpitium siler* et groupements analogues.

–l'ensemble général de la littérature utilisée pour la comparaison: 131 groupements végétaux, dont la majorité sont rattachés aux alliances *Seslerion* et *Caricion ferruginae* (fig. 18).

2.3. Processus méthodologiques testés

Des tests statistiques par le coefficient cophénétique (voir 3.2.2.), des tests empiriques et des discussions critiques ont porté sur trois niveaux du traitement numérique:

–la fidélité de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) aux ressemblances mesurables brutes (3.2).

–les divers types de transformation des données pour un clustering (4.2)

–les divers algorithmes de clustering (4.4)

2.4. Codage

Les traitements numériques impliquent un codage préliminaire des données. Les relevés sont notés selon l'échelle de BRAUN-BLANQUET (1964, p. 39). Nous avons le choix, au moment du codage, entre la conception «génétique» des associations selon GUINCHET (in G. et M. ROUX 1967) qui préfère le codage en présence-absence (matrice de données ne contenant que des 0 et des 1), et une conception accordant de la valeur aux indices de recouvrement. D'après VAN DER MAAREL (1979, p. 97-114), les meilleures classifications et ordinations sont obtenues en utilisant des indices intermédiaires entre la présence-absence brute et la fidélité exacte au degré de recouvrement. Après avoir constaté par un essai que la structure des résultats n'était pas fortement influencée par ce choix, nous avons adopté le codage suivant, qui donne

implicitement «autant» de poids à la dominance d'une espèce qu'à sa présence:

Indices de BRAUN-BLANQUET: r	+	1	2	3	4	5	
Codes:	4	4	5	6	7	8	9

Ce codage intermédiaire se rapproche beaucoup de l'indice de Moore 1966 (VAN DER MAAREL 1979).

Pour les tableaux de constance, le codage des classes a été établi comme suit:

Classes:	1-9%	10-19%	20-39%	40-59%	60-79%	80-100%
Codes:	1	2	3	5	7	9

Pour appliquer l'analyse factorielle aux facteurs écologiques, nous subdivisons le domaine de chaque paramètre en classes pour obtenir une matrice binaire; par exemple, l'altitude est divisée en 10 classes:

Classe	1	400 - 599 m
Classe	2	600 - 799 m
Classe	3	800 - 999 m
Classe	4	1'000 - 1'199 m
Classe	5	1'200 - 1'399 m
Classe	6	1'400 - 1'599 m
Classe	7	1'600 - 1'699 m
Classe	8	1'700 - 1'799 m
Classe	9	1'800 - 1'899 m
Classe	10	1'900 m et plus

Un relevé à l'altitude 700 m est codé 1 pour la classe 2 et 0 pour les autres. Les classes sont découpées de manière à contenir des effectifs voisins et leur étendue n'est pas forcément constante. Le tableau 1 fournit la liste des classes des paramètres écologiques utilisés. Cette technique de codage correspond au «tableau de description logique» de JAMBU (1978, p. 34 sq). Dans les projections AFC, les différentes classes d'un facteur se disposent sur une ligne brisée qui peut révéler un gradient écologique dans le nuage des relevés (voir par ex. fig. 11). Cette technique est utilisée par DUPOUEY (1983) en taxonomie des espèces, et a déjà été proposée par ROMANE (1972) en phytosociologie.

3. L'ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

3.1. Généralités

Le détail de la technique est donné par BENZÉCRI *et al.* (1980 a,b), LACOSTE et ROUX (1971), LACOSTE (1975), et LEBART *et al.* (1982). Pratiquement, c'est le programme CORRES (EPFL, selon BENZÉCRI *et al.* 1980) qui a été utilisé.

Remarques préliminaires:

—le fait qu'un ensemble d'individus soient proches sur les premiers axes

AFC usuels est une condition nécessaire pour pouvoir en faire un groupe taxonomique, mais non suffisante. On peut toujours imaginer un axe ultérieur qui fasse éclater ce groupe; cependant, ce nouvel axe correspondra à un facteur écologique certes discriminant, mais pas assez influent dans l'ensemble des relevés considérés pour provoquer une disjonction de groupes dans les premiers axes; retenons donc qu'une proximité en AFC est toujours relative au référentiel particulier de l'analyse.

—l'AFC déforme l'«espace des données» en choisissant des axes de projection préférentiels: des relevés situés en bordure du nuage sont souvent moins excentriques en réalité que ne le suggère leur projection (MONOD et ZIEGLER 1983, p. 106). Ce point sera discuté au chapitre 5.1.1.

code des classes	altitude (m)	exposition (°)	pente (°)	profondeur du sol	argile (%)	sable (%)
1	400-599	N-NE 1-45	0-15	très mince (roche)	0-5	0-5
2	600-799	NE-E 46-90	16-25	mince (-> 5-6 cm)	5.1-10	5.1-10
3	800-999	NW-N 316-0	26-35	moyen (-> 20 cm)	10.1-15	10.1-15
4	1000-1199	E-SE 91-135	36-45	profond (> 20 cm)	15.1-20	15.1-20
5	1200-1399	W-NW 271-315	46-55		20.1-25	20.1-25
6	1400-1599	SE-S 136-180	56-70		25.1-30	25.1-30
7	1600-1699	SW-W 226-270	> 70		30.1-40	30.1-40
8	1700-1799	S-SW 181-225			40.1-50	40.1-50
9	1800-1899	S-SW 181-225			50.1-60	50.1-60
10	> 1900				> 60	< 60

code des classes	humidité à la cap. rétention	humidité au pt flétriss. (%)	carbone (%) organique	azote (‰)	C/N	pH
1	0-30	0-20	0-3	0-3	0-6	< 4.50
2	31-40	21-30	3.1-6	3.1-6	6.1-10	4.51-5.50
3	41-50	31-40	6.1-8	6.1-8	10.1-14	5.51-6.00
4	51-60	41-50	8.1-10	8.1-10	14.1-20	6.01-6.50
5	61-70	51-60	10.1-12	10.1-12	> 20	6.51-6.75
6	71-80	61-70	12.1-15	12.1-15		7.76-7.00
7	81-90	71-80	15.1-20	15.1-20		7.00-7.25
8	91-100	81-90	20.1-25	20.1-25		7.26-7.50
9	101-120	91-100	25.1-30	25.1-30		7.51-8.00
10	> 120	> 100	> 30	> 30		> 8.00

code des classes	calcaire (%)	cations échangeables au pH du sol : Ca, Mg et Na, K				
		calcium (ppm)	magnésium (ppm)	potassium (ppm)	sodium (ppm)	acidité d'échange (ml NaOH 0.01N)
1	0	0-400	0-10	0-10	0-3	0-0.50
2	traces	401-600	10.1-20	10.1-30	3.1-5	0.51-1.00
3	< 2	601-800	20.1-30	30.1-50	5.1-7	1.01-1.50
4	2.1-20	801-1000	30.1-40	50.1-70	7.1-9	1.51-2.00
5	> 20	> 1000	40.1-50	> 70	> 9	2.01-2.50
6						> 2.50

Tableau 1. Codage en classes des paramètres choisis

3.2. *Fiabilité des premiers axes de projection*

Pour éprouver la fiabilité de l'AFC (3.2.2) et pour l'utiliser comme préparation d'un clustering (4.2), nous calculons des distances entre relevés dans l'AFC à partir des coordonnées sur les premiers axes.

3.2.1. *La pondération des coordonnées*

Pour tenir compte de la proportion d'information fournie par les divers axes, nous adoptons une pondération des coordonnées: le pourcent d'information que chaque axe factoriel exprime dans l'analyse est indiqué dans les statistiques de l'AFC («pourcentage d'inertie»; JAMBU 1978, p. 264); les coordonnées sur chaque axe sont multipliées par le rapport entre le pourcent d'inertie de cet axe et celui du premier axe. Cette technique a également été utilisée par BLOOM (1980).

Exemple AFC des relevés de Jorette (fig. 14):

Axe factoriel	Pourcent d'inertie %	Cumul %
1	18,39	18,39
2	9,56	27,95
3	9,00	36,95
4	5,47	42,42

Dans ce cas, les coordonnées factorielles sur l'axe 2 seront toutes multipliées par 9.56/18.39, les coordonnées sur l'axe 3 par 9.00/18.39, etc.

3.2.2. *Test statistique de fiabilité par le coefficient cophénétique*

SNEATH et SOKAL (1973, p. 278-279) proposent un coefficient cophénétique comme indice de la fiabilité d'une technique de taxonomie numérique. Il s'agit d'un coefficient de corrélation entre deux matrices de distances séparant les objets à classer: celle des distances brutes et celle des distances produites par la technique de taxonomie considérée. Plus le coefficient est proche de 1, plus la technique taxonomique est fidèle aux degrés de ressemblance observables.

En général, les deux matrices ne présentent pas une distribution normale, nous devons donc utiliser le coefficient de rang de Spearman (DIEM et LENTNER 1972, p. 184) comme coefficient cophénétique; il n'existe malheureusement pas de test de signification pour la différence entre deux coefficients de Spearman. Dans le cas présent, ce sont les 31 relevés (465 distances inter-relevés) du transect Jorette qui ont servi au test (tabl. 2).

3.2.3. *Conclusions et discussion*

Ces coefficients cophénétiques (tabl. 2) sont très élevés. Ils sont supérieurs à ceux de toutes les techniques de clustering présentées ultérieurement (comparer tabl. 2, 3 et 4). L'AFC produit donc une image taxonomique très fidèle à la réalité, même en ne considérant que ses trois premiers axes de

Axes AFC considérés	Pondération des coordonnées	Coefficient cophénétique
1 à 3	non	0.8419
1 à 7	oui	0.9036
1 à 30	oui	0.9047

Tableau 2. Coefficients cophénétiques des premiers axes de l'AFC
Matériel: 31 relevés du transect Jorette (chap. 7), donc 465 distances inter-relevés.
AFC par le programme CORRES. Calcul du coefficient cophénétique selon chapitre 3.2.2.

projection, comme on le fait couramment en phytosociologie.

Cette conclusion semble devoir être nuancée suivant le volume de données traitées, bien que nous ne l'ayons pas testé par le coefficient cophénétique. Lorsque l'on augmente le nombre de relevés soumis à l'analyse, la quantité d'information perçue par les premiers axes diminue. Alors que pour une trentaine de relevés les premiers axes reflètent une forte proportion de l'inertie (42% pour les 4 premiers axes de l'AFC Jorette, voir exemple sous 3.2.1), pour plus de cent relevés, cette proportion devient très réduite (par exemple 12,5 % de l'inertie pour les trois premiers axes de l'AFC, fig. 18 avec 131 unités).

Sa grande fidélité aux ressemblances floristiques, et le fait qu'elle ne propose pas de classification, font de l'AFC l'outil numérique primordial d'une syntaxonomie objective, devant les techniques de clustering.

4. LA CLASSIFICATION HIÉRARCHIQUE AUTOMATIQUE (CLUSTERING)

4.1. Introduction: les niveaux de choix

Le détail des techniques est exposé par SNEATH et SOKAL (1973), HARTIGAN (1975), LEBART *et al.* (1982), JAMBU (1978), BENZÉCRI *et al.* (1980). Pratiquement, ce sont les programmes CLUSTAN (WISHART 1975) et CLTR (WILDI et ORLOCI 1983) qui ont été utilisés.

Remarques préliminaires:

—Un dendrogramme peut toujours être calculé, quelle que soit la structure taxonomique des données fournies: des classes sont mises en évidence de toute façon (GROENEWOUD 1983), même si par exemple une ordination selon un gradient était un bien meilleur reflet de la réalité.

—L'ordre des individus montré par un dendrogramme n'a aucun sens, car une rotation est possible autour de chaque liaison verticale (JAMBU 1978, p. 71).

Plus que l'AFC, le clustering implique de nombreux choix à trois niveaux:

—préparation des données: normées ou non, soumises ou non au prétraitement par AFC (4.2);

—choix d'une mesure de ressemblance entre relevés (4.3);

—choix d'un algorithme de classification (4.4).

4.2. Préparation des données

L'idéal est de prendre les données brutes (matrice des relevés floristiques) comme base de la classification automatique; cependant, le grand nombre de variables dépasse souvent la capacité des ordinateurs disponibles: c'est le cas ici avec 600 espèces environ pour 273 relevés (tabl. 11), le double pour 131 groupements publiés (fig. 18). Par conséquent, la réduction des données s'impose. Deux possibilités existent:

- la troncature des listes d'espèces;

- la réduction par une AFC préliminaire: le relevé est repéré non plus par ses coordonnées sur tous les axes-espèces, mais par ses coordonnées sur les premiers axes factoriels (LACOSTE 1972, JAMBU 1978, p. 103, 122-3).

Nous avons adopté la seconde solution pour conserver les listes floristiques complètes, espèces accidentelles comprises. Nous n'avons pas testé la première possibilité, mais ce serait utile.

4.2.1. Une technique de réduction des données par AFC

4.2.1.1. Choix du nombre d'axes factoriels

De nombreux essais sur divers matériels (35 dendrogrammes non publiés, voir néanmoins tabl. 3) nous permettent de livrer les appréciations préliminaires suivantes (un test statistique suit sous 4.2.2.1):

- dans les essais effectués avec 2, 3 ou 4 axes factoriels, les groupements obtenus par clustering correspondent très bien aux images AFC sur ces premiers axes, mais la perte d'informations, donc la schématisation du résultat, est très grande;

- dans les essais effectués avec de nombreux axes (30 à 50), les groupes perdent toute cohérence avec les premières images factorielles et deviennent difficiles à comprendre. Nous expliquons et condamnons ce résultat ainsi: il n'est pas légitime de donner autant d'importance au 40ème axe factoriel (qui dans le contexte de l'analyse représente très peu d'informations) qu'au premier;

- dans les essais effectués avec les 5 à 7 premiers axes, la taxonomie intuitive des relevés originaux se trouve confirmée, de même que la synsystème actuelle des relevés publiés; et en même temps la perte d'information est assez faible.

4.2.1.2. Pondération des coordonnées

L'utilisation des coordonnées sur un nombre restreint d'axes factoriels peut être soumise à la pondération des coordonnées proposée plus haut (3.2.1). Le nombre d'axes utilisés dans cette procédure variera suivant l'analyse, de manière à percevoir au moins la moitié (jusqu'à 75%) de l'inertie totale de l'AFC.

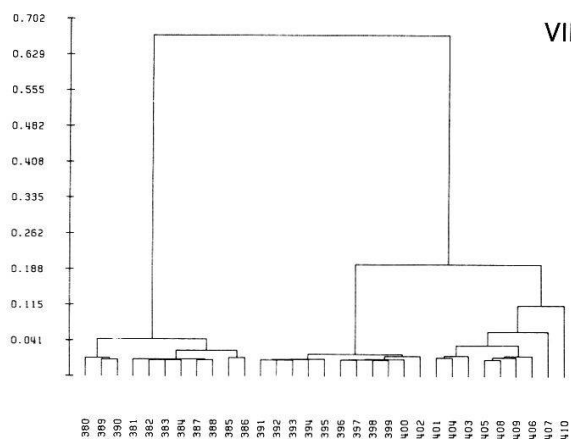
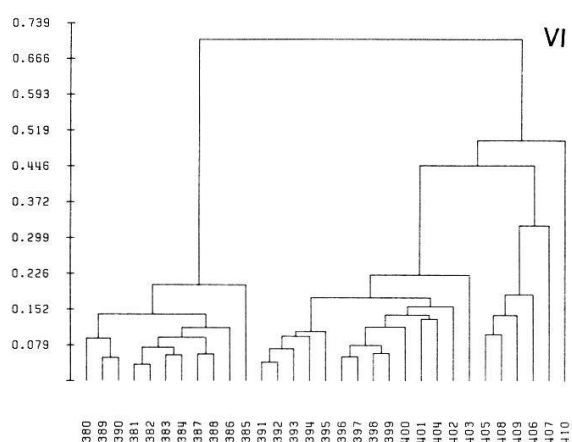
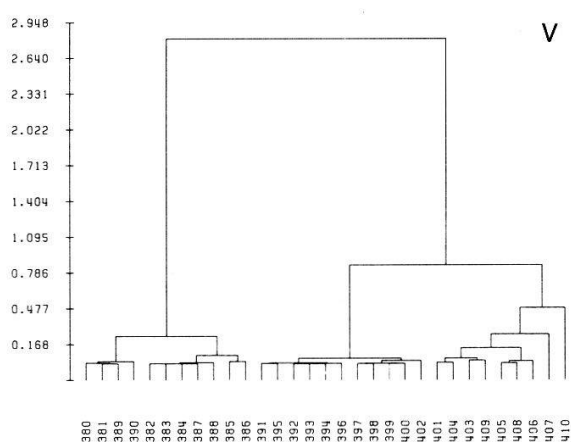
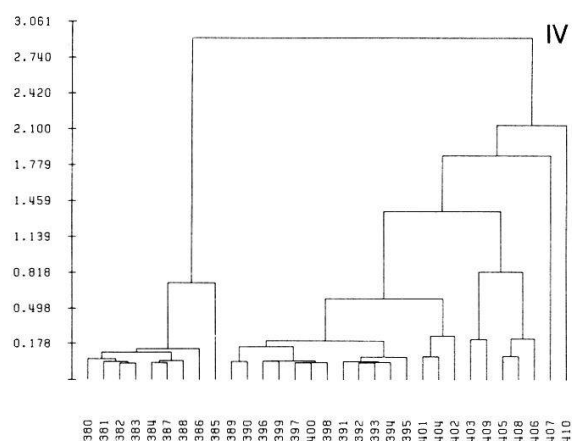
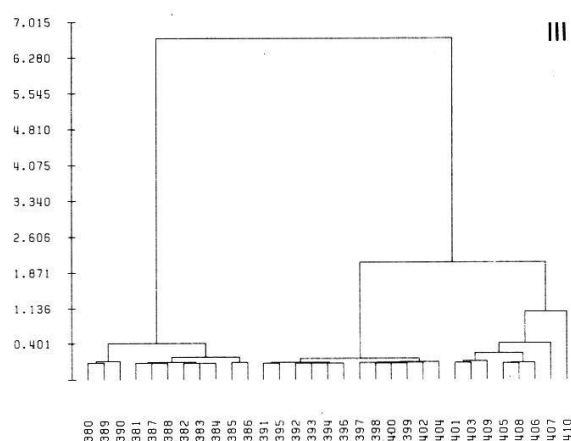
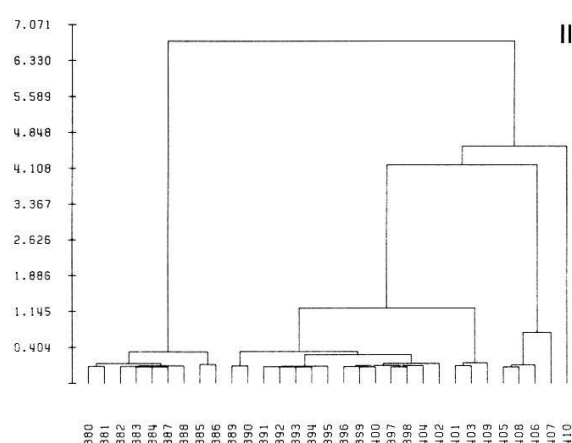
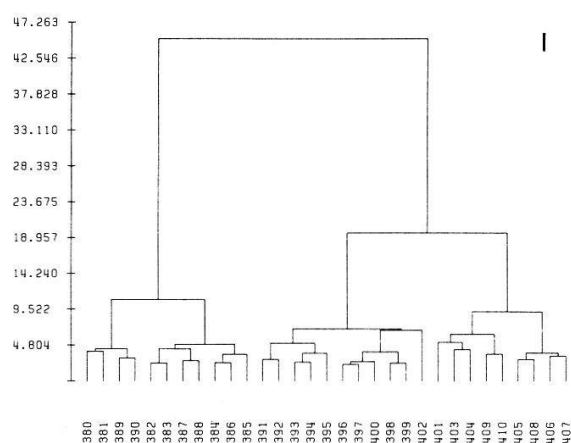


Figure 1. Effet sur le clustering de la réduction préalable des données par AFC

Matériel : 31 relevés du transect de Jorette (chap. 7), donc 465 distances inter-relevés.

Réduction préalable des données par AFC (programme CORRES), selon chapitre 4.2.1.

I à VII : divers degrés de réduction définis par le tableau 3.

Clustering par le programme CLUSTAN, avec distance euclidienne et algorithme de Ward dans tous les cas.

4.2.2. *Evaluation de la technique de réduction des données*

4.2.2.1. *Test statistique*

Ici encore nous utilisons le transect de Jorette pour comparer les résultats obtenus avec 3,7 et 30 axes, pondérés ou non. Ce matériel est présenté au chapitre 7 et les dendrogrammes à la figure 1. Le test utilise le coefficient cophénétique (voir 3.2.2) appliqué à la matrice des distances euclidiennes inter-relevés, et à la matrice des distances inter-relevés lues sur le dendrogramme (tabl. 3).

On s'attendrait à ce que le dendrogramme I, calculé à partir des relevés bruts, soit le plus fidèle aux ressemblances observables; or, ce n'est pas le cas dans ce test: plusieurs dendrogrammes établis sur des données réduites par une AFC préliminaire ont un coefficient cophénétique même supérieur (II, IV, V, VII)! De plus, la variation anarchique du coefficient cophénétique par rapport au nombre d'axes de l'AFC préliminaire et à l'option de pondération des coordonnées soulève la question de la validité de ces résultats: des dendrogrammes de 31 éléments comptent peut-être trop peu de noeuds, donc trop peu d'indices de noeuds, pour permettre une variation nuancée du coefficient cophénétique. Ce test apparaît dans notre cas comme un échec. Pour des raisons matérielles, il n'a pas pu être répété sur un plus grand échantillon. Nous en sommes donc réduits à une évaluation qualitative de ces dendrogrammes.

4.2.2.2. *Evaluation qualitative*

Dendrogramme I. Cette classification est théoriquement la meilleure puisqu'elle évite la perte d'information provoquée par l'AFC préliminaire. Elle servira de base pour la comparaison. Ce sont les groupes de relevés qu'elle propose qui sont le plus clairement séparés par des espèces différentielles. Une structure en trois groupes apparaît:

- A (380-390) les pâturages à sol profond les moins escarpés
- B (391-400) les pâturages plus rocailleux et plus raides
- C (401-410) les pelouses proches de la crête, moins pâturées

Dendrogramme II. 3 axes AFC non pondérés donnent une classification encore proche de l'image factorielle (1,2): les groupes A, B et C de la classification de référence (I) sont imparfaitement retrouvés (différences d'effectifs et de structure), et l'excentricité artificielle du relevé 410 (voir 5.1.1.) est très fortement marquée (isolé dès la 2ème ramification de l'arbre).

Dendrogramme III. L'effet de la pondération se fait fortement sentir sur les 3 premiers axes factoriels: le premier groupe (A) est retrouvé identique, les deux autres (B, C) sont semblables. Quant au relevé 410, quoique trop tôt isolé, il est classé dans le bon groupe (C). Remarquons qu'en raison du faible effectif de l'analyse (31 objets à classer), les trois premiers axes reflètent déjà 37% de l'inertie.

Dendrogramme IV. Avec 7 axes non pondérés, la classification est voisine de celle du dendrogramme II: structuration faible, regroupement différent de celui du dendrogramme de référence (I), effet d'enchaînement (chaining selon SNEATH et SOKAL 1973, p. 223) des relevés 410 et 407 dès les premières

Dendrogramme	Données	Nombre d'axes de l'AFC préalable	Pondération des coordonnées	Coefficient cophénétique
I	brutes	-	-	.7786
II	réduites	3	-	.7968
III	réduites	3	+	.7024
IV	réduites	7	-	.8017
V	réduites	7	+	.7803
VI	réduites	30	-	.7782
VII	réduites	30	+	.7807

Tableau 3. Coefficients cophénétiques de dendrogrammes obtenus après divers degrés de réduction des données

Matériel et dendrogrammes de la figure 1.

Calcul du coefficient cophénétique selon chapitre 3.2.2.

ramifications de l'arbre.

Dendrogramme V. La pondération sur 7 axes produit un arbre semblable au III (3 axes pondérés), mais meilleur car cette fois les 3 groupes (A, B, C) sont retrouvés identiques à ceux de l'arbre de référence (I). Le relevé 410 reste cependant un peu trop isolé.

Dendrogramme VI. Avec 30 axes, on a théoriquement toute l'information extraite de l'AFC. Sans pondération, l'effet d'enchaînement se fait sentir et, bien que le premier groupe (A) soit conforme à la référence (I), les deux derniers groupes (B, C) sont non conformes et peu structurés.

Dendrogramme VII. La classification partant de 30 axes pondérés est identique à la cinquième (V): on n'a rien gagné en passant de 56% à 100% d'inertie extraite. L'effet d'enchaînement qui induit l'isolement trop précoce du no 410 se manifeste comme dans le dendrogramme V.

4.2.2.3. Conclusion

Cette comparaison qualitative (4.2.2.2) autorise les conclusions suivantes:

—il est plus avantageux de prendre en compte un nombre d'axes factoriels moyen (par exemple 7), que de se limiter aux 3 premiers habituels;

—au-delà d'un certain nombre d'axes, la classification obtenue n'est plus améliorée. Dans le cas envisagé, l'optimum est réalisé avec 7 axes, qui portent 56% de l'information (dendrogramme V). Peut-être est-ce la proportion d'information portée par les axes qui est décisive, et non le nombre d'axes pris en considération;

—la pondération des coordonnées (4.2.1.2) améliore nettement le dendrogramme obtenu (par exemple dendrogramme III par rapport au dendrogramme II).

D'une manière générale, la réduction des données par l'AFC préliminaire avec pondération des données déforme le dendrogramme, même avec une technique optimale; mais la différence avec le dendrogramme établi sur les données brutes est faible. Cette méthode peut donc être recommandée pour traiter de grandes quantités de relevés.

4.3. *Choix d'un indice de similarité*

4.3.1. *Un exemple concret (figure 2)*

Un test utilisant 126 tableaux de relevés publiés, concernant des pelouses sèches montagnardes, a permis de comparer trois fonctions de ressemblance classiques:

- la distance euclidienne (SNEATH et SOKAL 1973, p. 124)
- le coefficient de VAN DER MAAREL (1969, p. 25)
- le coefficient de corrélation (WILDI et ORLOCI 1983, p. 31, opt. 3)

Pour ce test, les tableaux sont résumés par les constances de leurs espèces, codées selon 2.4.

A partir de ces trois indices de similarité, le même algorithme fournit trois dendrogrammes différents. Il n'existe pas de test permettant d'affirmer statistiquement quel est le meilleur de ces trois dendrogrammes. Nous sommes donc réduits à les comparer intuitivement. Pour ce faire, nous les simplifions au maximum en condensant en noeuds les groupes d'unités qui se retrouvent dans chacun des trois. La figure 2 présente les dendrogrammes condensés.

Une première constatation s'impose: la majorité des noeuds (A à U) se retrouvent dans les trois dendrogrammes. Si nous prenons pour référence les noeuds obtenus par le coefficient de VAN DER MAAREL, nous constatons qu'ils ne subissent que peu d'éclatements dans les deux autres dendrogrammes: éclatements minimes dans le cas de la distance euclidienne (noeuds N, P, Q), un peu plus importants avec le coefficient de corrélation (noeuds F, J, N, O, P, R, T). Cependant, dans ce dernier cas, plusieurs noeuds sont décomposés en parties (n él.) encore proches (noeuds F, J, O, T). En définitive, seuls les noeuds N et P (comprenant 10 unités sur les 126 au total) sont gravement inconstants et dépendent étroitement du choix de l'indice de similarité.

Une seconde constatation est que les divergences entre les classifications augmentent dans les niveaux supérieurs. Seul un groupe de trois noeuds (G, H, I) se retrouve dans les trois dendrogrammes; les 6 autres groupes (cadres traitillés) de 2 à 4 petits noeuds sont communs à deux dendrogrammes seulement. Le choix d'un indice de similarité a donc peu d'incidence aux niveaux taxonomiques inférieurs, mais il influence passablement les niveaux supérieurs de la classification.

4.3.2. *Discussion*

Un argument épistémologique nous fait abandonner le coefficient de corrélation: un coefficient de corrélation mesure l'interdépendance de deux variables, deux colonnes d'une matrice; dans cette matrice, chaque ligne est une paire de mesures des deux mêmes variables. Or, un tableau de deux relevés n'a rien à voir avec cette situation: les lignes ne sont pas des observations répétées de la même paire de variables, mais représentent des espèces indépendantes! Le coefficient de corrélation est donc a priori inadéquat pour comparer deux relevés. (Par contre, il prend tout son sens pour comparer la distribution de deux espèces dans un grand nombre de relevés).

Trois arguments pratiques nous font adopter la distance euclidienne: c'est l'indice le plus compréhensible intuitivement, l'un des plus utilisés, et le seul compatible avec tous les algorithmes de clustering (WISHART 1975, p. 106). Mais cet indice suggestif a le défaut de dépendre du nombre d'espèces présentes dans les relevés, et de l'échelle de codification de l'abondance. Pour pallier à cet inconvénient, GOODALL (in WHITTAKER 1973, chap. 6.3.3.3), ORLOCI (ibidem, chap. 10.7.1.2) et WHITTAKER et GAUCH (ibidem, chap. 11.4.4) proposent de le diviser par la longueur du vecteur-relevé pour obtenir une "distance relative".

En conclusion, la profusion des indices de similarité disponibles (SNEATH et SOKAL 1973, chap. 4; HARTIGAN 1975, chap. 2; WISHART 1975, chap. 25; JAMBU 1978, chap. IV; WILDI et ORLOCI 1983, chap. 4.2) crée l'embarras du choix. Quelques discussions approfondies de leurs valeurs respectives

Figure 2. Condensé des dendrogrammes produits par 3 indices de similarité

Matériel : les 126 éléments sont des groupements végétaux résumés par leur colonne de constances, numérotés entre 801 et 950, selon la figure 18.

Programme CLTR: algorithme minimum variance (WILDI et ORLOCI 1983, p. 36, opt. 3)

Trois indices de similarité, selon WILDI et ORLOCI (1983, programme RESE, p. 31):

- a) Distance euclidienne (option 4)
- b) Coefficient de VAN DER MAAREL (option 7)
- c) Coefficient de corrélation (option 3)

P : noeud d'éléments (JAMBU 1978, p. 145) complet, se retrouvant dans au moins deux des dendrogrammes.

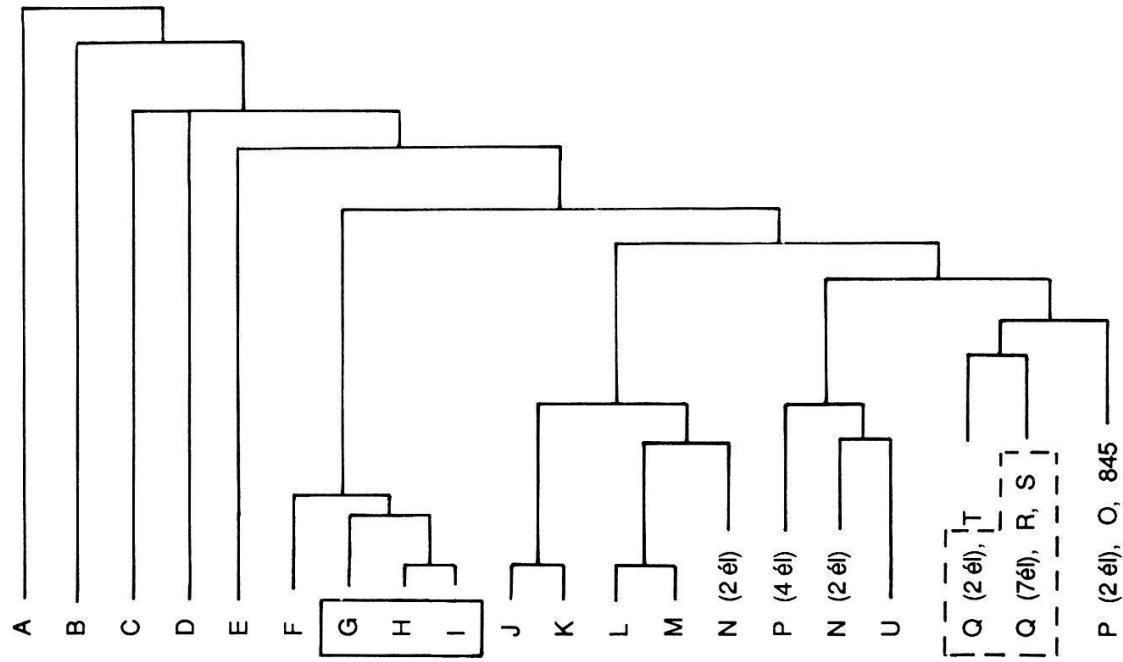
P (2 él) : une partie des éléments du noeud P (2 éléments)

Cadre plein: un groupe de noeuds qui se retrouve dans les 3 dendrogrammes

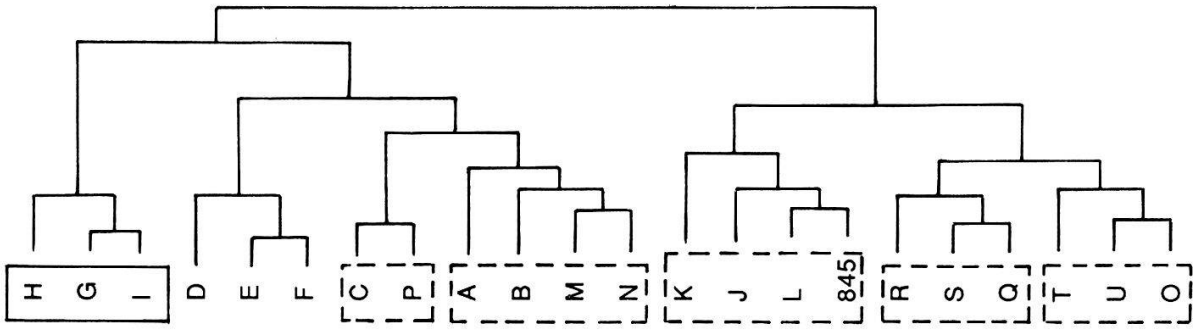
Cadre traitillé: un groupe de noeuds qui se retrouve dans 2 des 3 dendrogrammes

Noeuds : éléments : numéros :
nombre :

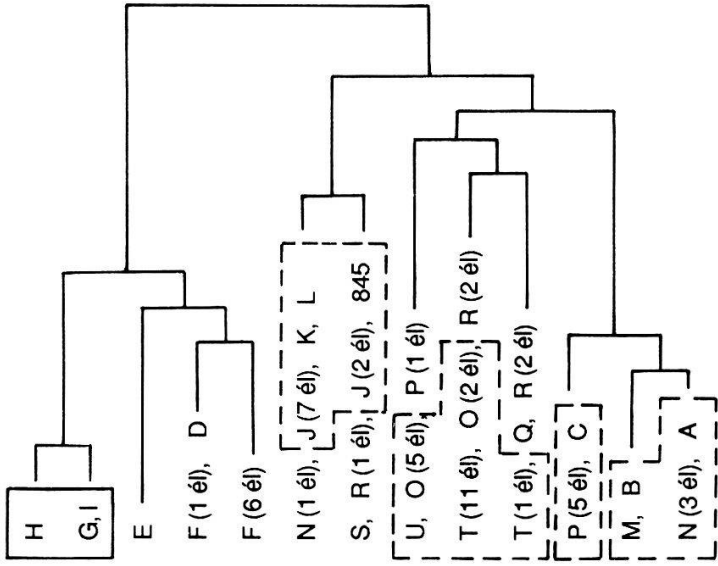
A	4	802-805
B	4	806-809
C	3	880-882
D	7	815-819, 821, 837
E	3	822-824
F	7	820, 832-836, 917
G	7	815-868, 870-872
H	7	825-831
I	5	814, 840, 869, 873, 916
J	9	839, 902, 905, 907-908, 920, 924, 927-928
K	12	838, 849, 901, 906, 909-910, 912-914, 918, 929, 932
L	3	842, 847-848
M	3	810-811, 933
N	4	801, 812-813, 841
O	7	851, 859-860, 864, 891-892, 939
P	6	846, 877-879, 883, 890
Q	9	850, 852, 862, 921-922, 925-926, 930, 936
R	5	843-844, 855, 903, 923
S	4	904, 911, 935, 937
T	12	853-854, 856-858, 861, 893, 915, 919, 931, 934, 938
U	4	863, 874-876
(845)	1	845 toujours isolé



a)



b)



c)

(SNEATH et SOKAL 1973, chap. 4; LERMAN 1981, chap. 2) concluent qu'aucun indice ne s'impose de façon péremptoire et que le choix dépend du sens que l'on donne à la ressemblance dans le domaine étudié: «*even more important than recommendations on specific coefficients is the general recommendation that numerical taxonomists should consider carefully what it is they wish to measure*» (SNEATH et SOKAL 1973, p. 178).

4.4. Choix d'un algorithme

Il existe plusieurs algorithmes de clustering, qui produisent des classifications différentes. A notre connaissance, aucune étude méthodologique n'a tenté de justifier le choix de l'un d'entre eux.

Nous allons évaluer les cinq algorithmes suivants:

–*average linkage clustering* (SNEATH et SOKAL 1973, p. 228; WISHART 1975, chap. 10, option 3) = agrégation suivant la distance moyenne (BENZÉCRI et al. 1980, p. 180);

–*complete linkage clustering* (SNEATH et SOKAL 1973, p. 222; WISHART 1975, chap. 10, option 2) = agrégation suivant le saut maximum (BENZÉCRI et al. 1980, p. 191);

–*Ward's hierarchical grouping method* (SNEATH et SOKAL 1973, p. 241 et 283; WISHART 1975, chap. 10, option 6);

–*centroïd sorting* (WISHART 1975, chap. 10, option 4) = *unweighted pair-group centroid method* (SNEATH et SOKAL 1973, p. 234-235);

–*median* (Gowen's method) selon WISHART (1975, chap. 10, option 5) = *weighted pair-group centroid method* (SNEATH et SOKAL 1973, p. 235).

Nous utiliserons deux méthodes d'évaluation:

–un test statistique par le coefficient cophénétique sur deux échantillons de structure taxonomique différente (4.4.1. et 4.4.2);

–un test empirique fondé sur les décomptes d'espèces différentielles (4.4.3).

4.4.1. Test statistique sur un domaine phytosociologique relativement homogène

Le domaine phytosociologique choisi pour représenter une faible gradation floristique est l'ensemble des 31 relevés du transect de Jorette (voir chapitre 7). Cela correspond à 465 distances inter-relevés. Quatre des dendrogrammes sont présentés à la figure 3, un à la figure 1.

Le test du coefficient cophénétique (3.2.2) est appliqué (tabl. 4).

Dans cet essai, tous les algorithmes de clustering donnent des résultats fortement corrélés avec la matrice des distances brutes, à part l'algorithme «median». Les algorithmes «complete linkage» et «average linkage» donnent les meilleurs résultats.

4.4.2. Test statistique sur un domaine phytosociologique relativement hétérogène

Ce domaine phytosociologique hétérogène est constitué de 31 relevés de groupements végétaux publiés appartenant au *Caricion ferrugineae* ; relevés 1

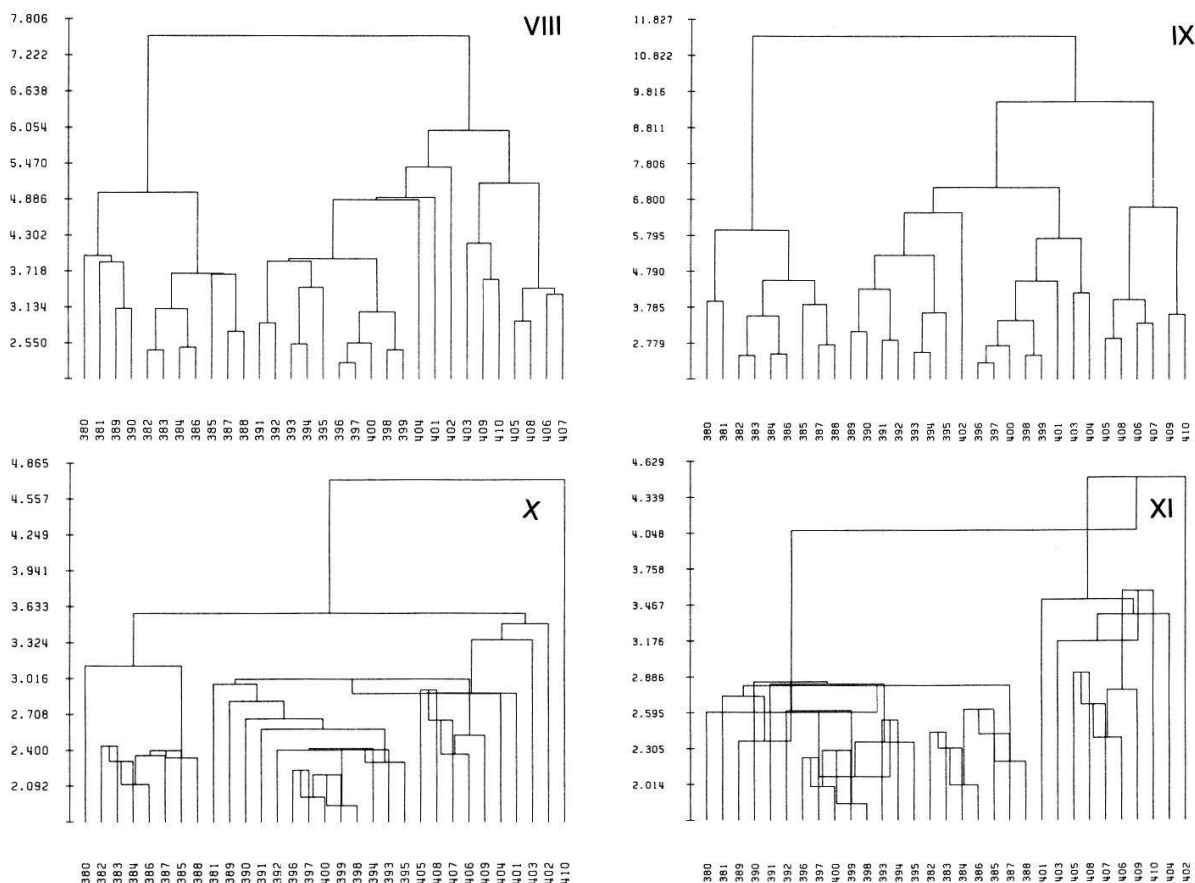


Figure 3. Effet du choix de l'algorithme de clustering
Matériel : 31 relevés du transect de Jorette (chap. 7).
Programme CLUSTAN, appliqué aux données brutes. Distance euclidienne.
VIII à XI : Algorithmes selon tableau 5 (voir WISHART 1975, chap. 10).

Dendrogramme	Algorithme	Option CLUSTAN	Coefficient cophénétique
IX	complete	2	.7972
VIII	average	3	.7943
I	Ward's	6	.7786
X	centroïd	4	.7200
XI	median	5	.5604

Tableau 4. Coefficients cophénétiques de divers algorithmes de clustering
Matériel et dendrogrammes de la figure 3, sauf I (*Ward's*): voir figure 1.
Calcul du coefficient cophénétique selon chapitre 3.2.2.

Dendrogramme	Algorithme	Coefficient cophénétique
XII	average	0.8405
XIV	complete	0.8389
XIII	Ward's	0.8374

Tableau 5. Coefficients cophénétiques de divers algorithmes de clustering
Matériel : 31 relevés pris dans des tableaux de différentes associations publiées, selon chapitre 4.4.2.
Clustering par le programme CLUSTAN (les dendrogrammes XII à XIV ne sont pas publiés), appliqué aux données brutes, avec la distance euclidienne.
Calcul du coefficient cophénétique selon chapitre 3.2.2.

à 10: *Serratulo-Semperviretum* (BERSET 1969), 11 à 26: *Pulsatillo-Anemonetum* (BÉGUIN 1972), 27 à 30 *Senecio-Semperviretum* (RICHARD 1977), 31 *Peucedano-Laserpitietum* (RICHARD 1977).

Les coefficients cophénétiques sont calculés pour 3 algorithmes (tabl. 5).

Le classement de performance des algorithmes est voisin de celui obtenu avec les 31 relevés du transect Jorette (voir tabl. 5). En outre, le nombre identique de relevés utilisés dans ces deux tests légitime la comparaison de ces coefficients. Les valeurs sont systématiquement supérieures avec le matériel des 31 relevés publiés; il est vraisemblable que des données plus différenciées induisent une moindre déformation de la réalité par le dendrogramme.

4.4.3. Test empirique par les espèces différentielles

C'est l'ensemble des 273 relevés originaux (chapitre 6.2) qui a servi à ce test. Trois algorithmes performants, *average linkage*, *complete linkage* et *Ward's y* sont appliqués, après une réduction des données par une AFC préliminaire (77 axes avec pondération des coordonnées). Les trois dendrogrammes produits sont condensés dans la figure 9. Pour notre test, nous ne considérons que les principaux noeuds de relevés, qui sont représentatifs de la variation de l'ensemble des pelouses à *Laserpitium siler* de la dition: les noeuds 1 à 5, qui sont les plus grands noeuds communs aux 3 dendrogrammes, et le groupe 6-7, qui est petit mais représente un extrême écologique. Selon l'algorithme utilisé, ces noeuds principaux sont regroupés en deux structures générales différentes, schématisées par les figures 4A et 4B respectivement.

Dans les tableaux de végétation ordonnés d'après cette disposition des noeuds (a ou b), on dénombre les espèces différentielles que chaque coupure met en évidence. Cette opération conduit au bilan suivant (tabl. 6): *average* (a) met en évidence plus d'espèces différentielles que les deux autres (503 contre 455). Cet algorithme a donc le meilleur pouvoir discriminant. Ce résultat corrobore ceux des tests par le coefficient cophénétique (tabl. 4 et 5).

	a)			b)		
	g	d	total	g	d	total
1ère coupure	42	97	138	46	58	104
2e coupure	36	41	77	34	69	103
3e coupure	60	44	104	41	47	88
4e coupure	30	74	104	37	41	78
5e coupure	34	46	80	63	19	82
			----			----
Total :			503			455
			espèces			espèces

Tableau 6. Nombre d'espèces différentielles correspondant aux dendrogrammes produits par différents algorithmes

Matériel et dendrogrammes de la figure 4.

g, d : espèces différentielles à gauche, respectivement à droite de la coupure

Pour faciliter le traitement numérique d'un grand nombre de données, l'espèce est prise en compte comme différentielle lorsqu'elle a plus de 10% de constance d'un côté de la coupure et moins de 10% de l'autre.

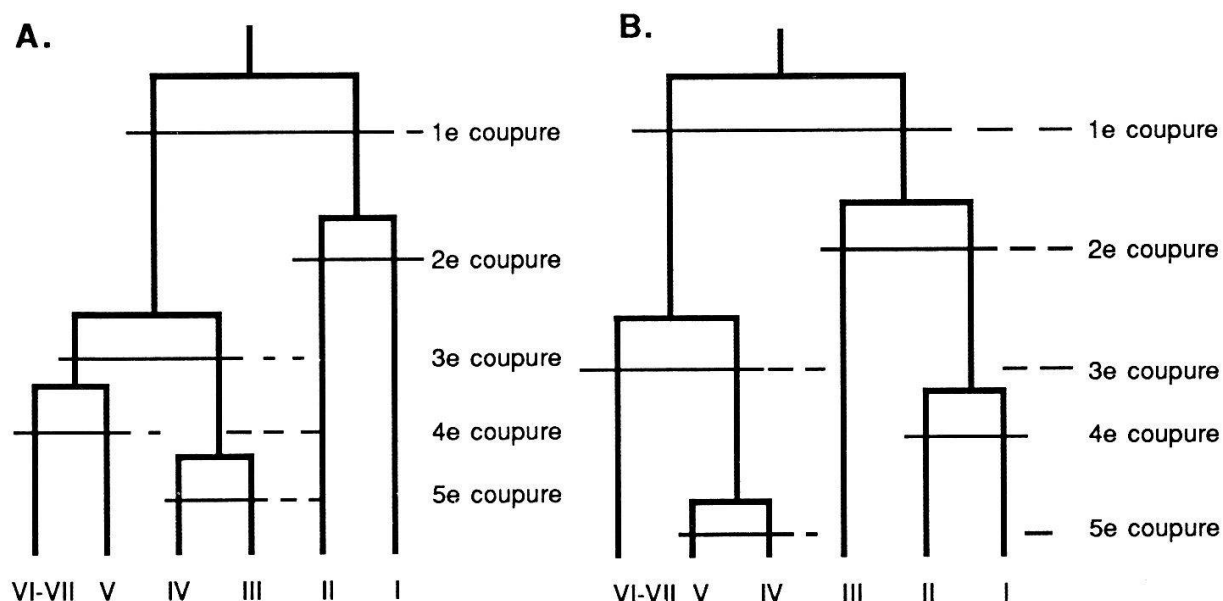


Figure 4. Structure générale des dendrogrammes produits par trois algorithmes
Matériel et dendrogrammes de la figure 9 (chap. 6.4.1.)

A: les liaisons entre les noeuds 1 à 7 de la figure 9 (chap. 6.4.1.) dans le dendrogramme «*average linkage*» figure 9c.

B: liaisons entre les noeuds 1 à 7 dans les dendrogrammes «*Ward's*» et «*complete linkage*» (fig. 9a et 9b), qui ne diffèrent que dans le détail.

1 à 7: principaux noeuds de relevés communs aux trois dendrogrammes, identiques dans les deux cas.

Les coupures ne sont pas homologues pour A et B.

4.4.4. Conclusions et commentaires sur les algorithmes

Sur la base de ces essais, nous admettons que l'algorithme *average* est le plus fidèle aux ressemblances observables entre les relevés. BENZÉCRI *et al.* (1980, p. 193) le considèrent comme l'un des meilleurs; ces auteurs semblent toutefois lui préférer la «maximisation de la variance interclasse» (p. 193), qui n'a pas été testée ici.

En outre, la pratique du clustering nous inspire les commentaires suivants:

—Si l'algorithme *Ward's* est légèrement moins fidèle aux ressemblances observées que *average*, il produit par contre des dendrogrammes plus structurés en groupes clairs, donc plus lisibles et plus faciles à condenser que *average*; il induit très peu d'enchaînement entre les unités classées.

—L'algorithme *complete linkage* présente souvent les mêmes avantages que *Ward's*.

—Par conséquent, nous disposons de 3 algorithmes au moins entre lesquels il n'est pas évident de choisir: *average*, *Ward's* et *complete linkage*.

—Les deux autres algorithmes testés, *centroïd* et *median*, sont moins

satisfaisants. Ils produisent des inversions de noeuds qui rendent difficile la lecture des dendrogrammes: un noeud est relié à un autre par une distance inférieure à celle qui a formé le premier noeud (voir fig. 3 X et XI). En outre, ils ont donné les moins bonnes réponses aux tests statistiques.

4.5. Technique d'extraction de «noyaux stables»

Les différences de qualité des divers dendrogrammes n'imposent pas clairement le choix d'une technique, et ceci à aucun des trois niveaux de choix (4.1). La meilleure manière d'obtenir une classification fiable est de confronter les résultats des meilleures techniques.

Nous proposons la procédure suivante, illustrée par la figure 5:

1) appliquer les meilleurs algorithmes de clustering (en particulier *average linkage*, *Ward's* et *complete linkage*) au même matériel;

2) chercher les noeuds homologues, c'est-à-dire les noeuds qui ont en commun une majorité d'éléments dans tous les dendrogrammes obtenus (fig. 5/1);

3) l'intersection de ces noeuds homologues constitue un noyau stable, un groupe d'unités reconnu par les diverses techniques de clustering utilisées (fig. 5/2).

Pour un exemple concret: les dendrogrammes bruts des figures 1 et 3 (4.2.2.1., 4.4.1) ont donné les dendrogrammes condensés de la figure 13 (7.3).

Cette procédure pourrait être automatisée. Elle résoud d'autre part deux problèmes méthodologiques:

–l'exigence d'un consensus entre diverses techniques élimine la question du choix de la «meilleure technique», toujours discutable;

–la confrontation de divers dendrogrammes impose une limite supérieure à l'envergure des noyaux stables, et partant, fournit une partie de la «stopping rule» nécessaire pour découper un dendrogramme en classes (GOODALL, in WHITTAKER 1973, chap. 19.5): dans l'exemple de la figure 9 (chap. 6.4.1), les noyaux stables 1 à 5 sont les plus grands que l'on puisse trouver: ils ne se réunissent pas en noeuds plus grands que l'on puisse retrouver dans les 3 dendrogrammes.

Par contre, la confrontation de divers dendrogrammes ne semble pas imposer de limite inférieure à la taille des noyaux stables: en analysant le noyau stable 5 (fig. 9) dans les dendrogrammes originaux, on constatera qu'il comporte 4 noyaux stables plus petits (fig. 6).

Figure 5. Extraction des noyaux stables et condensations des dendrogrammes

5/1 deux dendrogrammes (a et b) imaginaires indicés, portant sur 8 éléments (1 à 8). A à D: noeuds homologues dans les deux dendrogrammes.

5/2 Exemple d'intersection de deux noeuds homologues: Ca et Cb pour dégager le noyau stable 3.

5/3 1 à 4 : noyaux stables des noeuds homologues A à D.

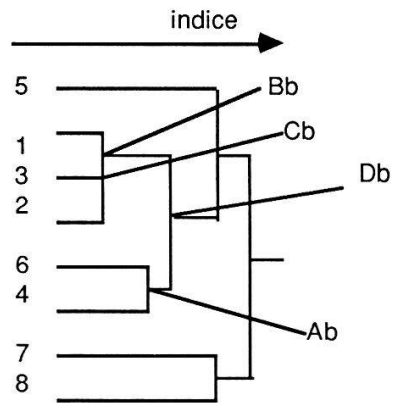
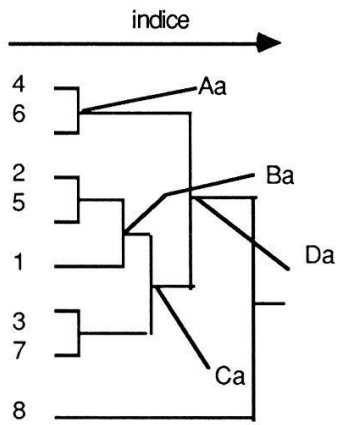
5/4 Condensation minimale des deux dendrogramme.

2 } signifie que les éléments du noyau 2 et l'élément 5 sont mélangés,

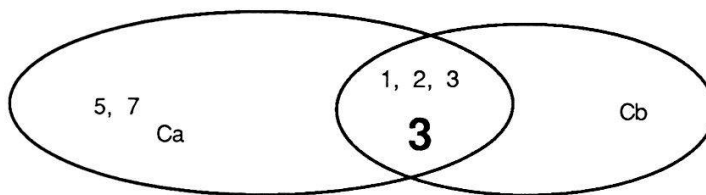
5 } c'est-à-dire que le noyau stable 2 ne forme pas un noeud à lui seul.

5/5 Condensation maximale des deux dendrogrammes. Dans les dendrogrammes condensés, les indices de similarité des noeuds sont négligés.

5/1



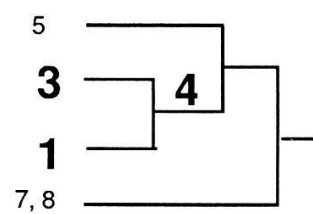
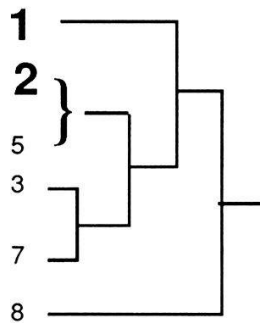
5/2



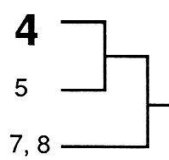
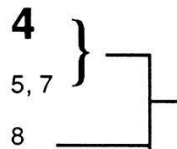
5/3

1 = 4 6
2 = 1 2
3 = 1 2 3 (= **2** et 3)
4 = 1 2 3 4 6 (= **1** et **3**)

5/4



5/5



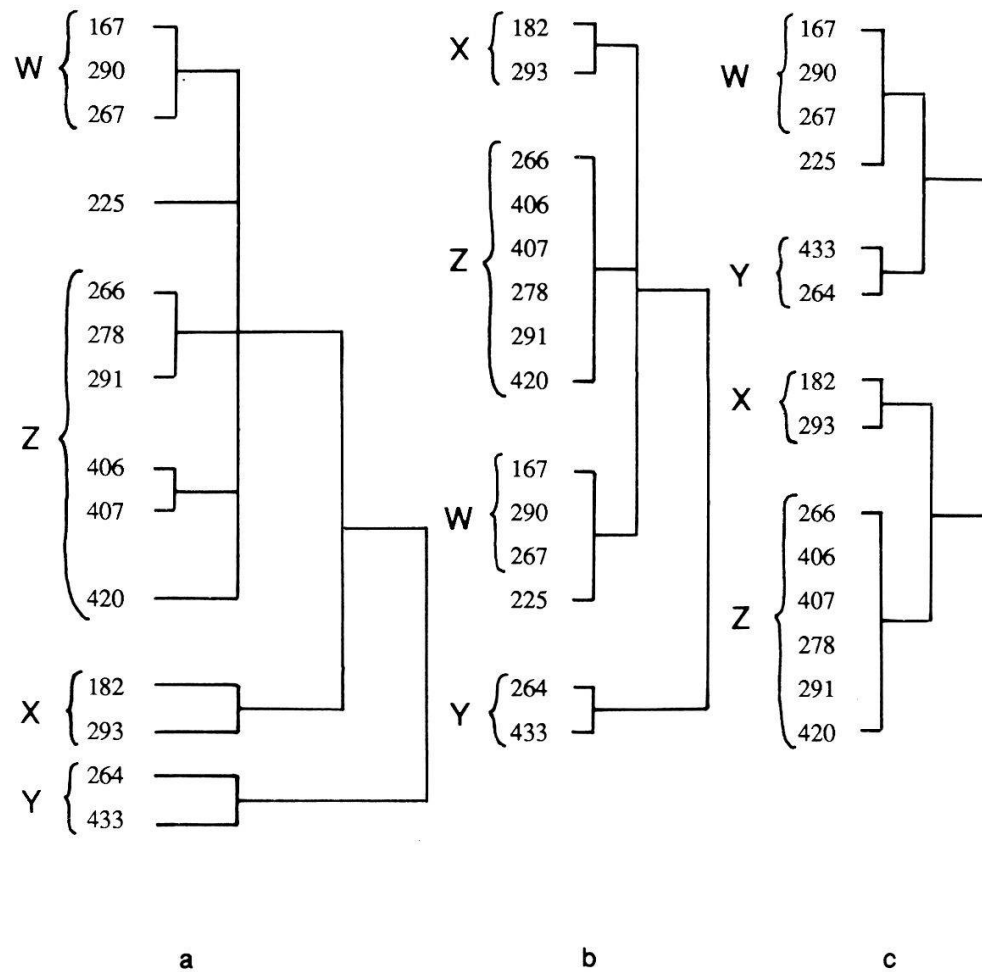


Figure 6. Petits noyaux dans un grand
 Détail du noyau stable 5 dans les dendrogrammes de la figure 9 (chap. 6.4.1.):
 a: *Average linkage*
 b: *Ward's*
 c: *Complete linkage*
 Petits noyaux stables: abcd

4.6. Bilan de la classification automatique (*clustering*)

Dans le foisonnement des techniques proposées, nous avons tenté d'approcher un choix objectif, en particulier en recourant au critère du coefficient cophénétique. Nous sommes ainsi en mesure de recommander en phytosociologie la technique de réduction préalable des données par AFC, avec pondération des coordonnées (4.2), lorsque le nombre de variables dépasse la capacité de l'ordinateur disponible. Par contre, nous avons vu que le choix ne s'impose pas avec évidence entre les diverses techniques de clustering testées ici. Nous avons rejoint l'idée exprimée par Jambu (1978, p. 213) de confronter plusieurs dendrogrammes pour en extraire l'information commune, et l'avons concrétisée dans la technique d'extraction des «noyaux stables» (4.5).

5. POUR UN USAGE SYNTHÉTIQUE DES TECHNIQUES NUMÉRIQUES

5.1. Complémentarité de l'AFC et de la classification automatique

A première vue, les nuages en gradients de l'AFC semblent favoriser la thèse d'un «continuum taxonomique», tandis que les groupes nets proposés par le clustering conviennent plutôt aux esprits classificateurs. Il n'en n'est rien. Préoccupés par le «problème du continuum» en syntaxonomie, nous avons jugé utile de comparer pour le même matériel l'image discontinue du dendrogramme et la représentation graduelle fournie par l'AFC. A l'usage, ces deux approches se sont avérées complémentaires pour l'exploitation de chacune des deux techniques (5.1.1.) et pour l'interprétation synthétique des résultats (5.1.2.).

5.1.1. Au niveau de l'exploitation des techniques

Nous avons vu qu'une réduction des données par une AFC préliminaire était utile et fiable dans l'application du clustering (4.2.1).

Réciproquement, le clustering permet souvent de dépister l'artefact des projections très excentriques en AFC (JAMBU 1978, p. 69; MONOD et ZIEGLER 1983). Par exemple dans le plan de projections AFC (1,2) de Jorette (figure 14), le relevé 410 prend une position très marginale, à cause sans doute de quelques espèces exclusives. Pourtant la composition floristique générale et la situation écologique montrent qu'il n'y a pas lieu de mettre ce relevé à part. Or les dendrogrammes calculés pour les mêmes relevés bruts (fig. 3 et 13, chap. 4.4.1. et 7.3) rapprochent le relevé 410 des relevés voisins sur la ligne du transect (voir fig. 13, noyaux stables G et F).

De plus, le clustering peut révéler l'originalité floristique d'un relevé qui reste «noyé» parmi les autres sur les premiers axes couramment considérés dans l'AFC et qui ne serait isolé que sur un axe bien ultérieur (5, 6 ou au-delà), par exemple le relevé 301 (fig. 8 et 9, chap. 6.3. et 6.4.1).

5.1.2. Au niveau de l'interprétation générale

Les groupes très différenciés sont mis en évidence par l'AFC, et point n'est besoin d'une classification automatique pour les révéler. C'est le cas par exemple des groupes de relevés 381 à 388 (pâturages de Jorette) et 331 à 342 (Binntal) dans l'AFC générale (fig. 8, chapitre 6.3).

Par contre pour l'interprétation de grands groupes peu différenciés ou à variation graduelle, les deux techniques s'avèrent complémentaires. Prenons l'exemple des pelouses à *Laserpitium siler* des Préalpes (chapitre 6):

—dans un premier temps, l'AFC révèle un gradient écologico-floristique, mais elle ne permet pas de l'analyser ou de le décrire concrètement (6.3);

—puis, la classification automatique dégage des groupes de relevés dans ce continuum (6.4., fig. 9). Ces groupes s'avèrent compatibles avec l'image produite par l'analyse factorielle, c'est-à-dire qu'ils forment des nuages de points cohérents dans les premières projections AFC (fig. 8). Mais les divers dendrogrammes se contredisent sur les rapprochements à faire entre ces

groupes (fig. 9);

—ensuite, c'est l'analyse factorielle qui montre les relations entre les groupes proposés par les dendrogrammes: en l'occurrence, leur disposition en un gradient écologique est agréablement lisible dans l'AFC (fig. 8) et tout à fait ignorée par les dendrogrammes;

—enfin, c'est par l'interprétation conjointe de l'AFC et des dendrogrammes que l'on peut poser un diagnostic syntaxonomique des relevés «intermédiaires» entre les noyaux stables.

Cette dialectique qui consiste à confronter l'image analytique du dendrogramme et l'image synthétique de l'AFC nous semble la meilleure démarche pour rendre compte d'un éventuel continuum syntaxonomique sans le dénaturer.

«Ordination and classification are in no wise antagonistic. Many studies in gradient analysis use a classification to present some of their results, and studies based on classification may approach the interrelations of community-types and species through gradient analysis. These two major approaches are thus complementary and can be combined in various ways for the most effective study and interpretation of plant communities and their relations to environment.» (WHITTAKER 1973, p. 5).

5.2. Complémentarité des référentiels d'analyse

C'est en changeant de point de vue (distance et orientation) que l'on obtient une perception visuelle globale d'un objet. Par analogie, pour obtenir à travers les techniques numériques une caractérisation fidèle et complète du domaine phytosociologique étudié, nous devons déplacer notre point de vision syntaxonomique.

Pratiquement, nous le réalisons en modifiant le référentiel d'analyse, c'est-à-dire l'espace synsystématique occupé par l'échantillon de relevés soumis à l'analyse. Nous pouvons notamment élargir le référentiel autour du domaine étudié, ce qui revient à observer ce domaine de plus loin. Des exemples concrets illustreront ce principe.

5.2.1. Influence du changement de référentiel sur les premières projections AFC

Comparons les plans de projection 1/2 de deux AFC de référentiels différents centrées sur le même domaine.

Dans l'AFC consacrée à tous nos relevés et à quelques syntaxons périphériques (fig. 8, en annexe), le relevé 341 est projeté entre le groupe de relevés appelé 4 et les groupes 8, 9 et 10. Le groupe 4 provient des Préalpes, les groupes 8 à 10 du Valais. Le relevé 341 fait partie d'un tableau d'association du Binntal avec les groupes 8 et 9 et le relevé 342. Cette carte factorielle nous suggère l'interprétation suivante: nous avons un groupement du Binntal bien différent du groupe 4 (et de ses voisins d'ailleurs), mais dans ce groupement l'un des relevés (341) ressemble au groupe 4.

Réalisons ensuite une AFC sur un référentiel restreint aux groupes 1 à 7, en éliminant tous les autres syntaxons, mais en gardant le relevé 341 (fig. 10, 6.4.2). Celui-ci se trouve maintenant bien intégré au groupe 4, non seulement

dans le plan 1/2 (fig. 10a) mais encore dans le plan 1/3 (fig. 10b), c'est-à-dire que les 3 premiers axes AFC n'ont pas suffi à révéler l'originalité du relevé 341. Sans doute un axe ultérieur de cette AFC le fait-il, mais quel phytosociologue va utiliser les axes 4, 5 et suivants quand il obtient deux images aussi «propres» que celles de la figure 10? Autant dire que l'originalité du relevé 341 passera inaperçue dans ce référentiel d'analyse. Pourtant cette originalité existe, puisqu'il a suffi d'ajouter des relevés qui ressemblent au 341 pour le faire «sortir des rangs» sur l'axe factoriel 2 déjà, dans l'autre AFC (fig. 8). Et pourtant cette AFC (fig. 8) comporte presque 2 fois plus de relevés (273 contre 140) et embrasse un référentiel plus large de toutes parts; par conséquent, elle comporte plus de risques de noyer les variations taxonomiques.

Les exemples abondent. Nous en discuterons un autre au chapitre 9.2.4.

5.2.2. *Influence du changement de référentiel sur les dendrogrammes*

Reprenons l'échantillon de l'AFC (fig. 8), soumettons-le au clustering par 3 algorithmes (Ward's, average linkage et complete linkage) et extrayons-en les noyaux stables (fig. 9) que nous reportons sur la carte factorielle (fig. 8): le noyau stable 3 se présente comme un nuage assez cohérent projeté par l'AFC entre les noyaux 1-2 et 4.

Réalisons ensuite une analyse sur un échantillon presque équivalent (300 relevés contre 273) embrassant un référentiel de taille syntaxonomique semblable mais qui englobe d'autres syntaxons autour des noyaux 1 à 7 (fig. 16, 9.1): désagréable surprise, les relevés qui étaient regroupés dans un noyau stable 3 dans l'autre référentiel (fig. 8 et 9) sont dispersés dans ce référentiel (fig. 16, noyaux 212, 215 à 217, 223 à 228).

En changeant de référentiel, nous sommes donc amenés à douter de l'existence d'un groupement correspondant au noyau 3 (voir aussi chap. 9.2.5).

5.2.3. *Multiplication et synthèse des référentiels*

En conséquence, une seule analyse numérique consacrée à un domaine syntaxonomique ne suffit pas. Elle peut tromper le chercheur et l'illusion sera d'autant plus solide que la technique numérique est parée des attraits de l'«exactitude scientifique». Le syntaxonomiste doit donc multiplier les référentiels d'analyse autour du même domaine puis chercher les coupures taxonomiques qui sont corroborées par tous ces référentiels. C'est le consensus des images fournies sur divers référentiels qui justifiera la décision taxonomique.

5.3. *Petit guide pour une syntaxonomie numérique synthétique*

L'exigence d'une vision synthétique nous a conduits à la multiplication des algorithmes de clustering avec extraction de noyaux stables (4.5), à l'analyse combinée d'un même référentiel par AFC et clustering (5.1.2), et enfin à la multiplication des référentiels d'analyse pour un même domaine (5.2). Et encore, la démarche syntaxonomique présentée dans cette étude n'est-elle pas assez complète: l'interprétation simultanée de la distribution des espèces, des

paramètres écologiques et des groupements dans l'AFC devrait être intégrée au processus, de même que le recours à l'analyse discriminante (cf. chap. 6.5).

Pour l'instant, nous nous contentons de réunir ici les étapes les plus claires de la procédure. Les chapitres 6 et suivants donneront des exemples de sa mise en oeuvre. Voici la marche à suivre:

1) Réaliser une AFC, essentiellement la projection sur les axes 1 et 2; les axes suivants serviront surtout à confirmer des divisions proposées par le clustering.

2) Appliquer le *clustering* au même échantillon; en utilisant 2 ou 3 des meilleurs algorithmes.

3) Extraire les *noyaux stables* des dendrogrammes obtenus, des plus petits noyaux stables aux plus grands.

4) Entourer ces noyaux stables d'un *cerne* sur le plan de projection AFC (1/2).

5) *Ordonner* les noyaux stables sur ce plan AFC en suivant un gradient naturel (qui n'est pas indiqué par le clustering) (p. ex. fig. 8).

6) Dessiner les dendrogrammes *condensés* (fig. 5).

7) Repérer les *satellites «évidents»*: relevés qui occupent déjà une position excentrique dans le plan de projection AFC (1/2) et dont les dendrogrammes confirment l'isolement taxonomique (la position excentrique dans le plan de projection AFC n'est pas suffisante, voir chap. 5.1.1).

8) Repérer les *satellites «noyés»* (chap. 5.1.1): il s'agit d'éléments intégrés au nuage principal dans les premières projections AFC, mais qui sont isolés par un axe AFC ultérieur. Ces éléments sont isolés dans les dendrogrammes, c'est-à-dire reliés seulement à des grands noeuds de nombreux éléments (voir par exemple le chapitre 6.4.2).

9) Repérer les éléments *intermédiaires*, c'est-à-dire projetés entre des noyaux stables par l'AFC et rattachés tantôt à l'un tantôt à l'autre des noyaux stables voisins par les divers algorithmes de clustering.

10) *Regrouper* les intermédiaires dont le rattachement (dans les dendrogrammes) oscille entre les mêmes noyaux stables.

11) Chaque élément a maintenant l'un des trois *statuts taxonomiques* suivants: membre d'un noyau stable, intermédiaire entre des noyaux stables ou satellite. Inscrire ce statut sur la première projection AFC, qui résume ainsi tous les résultats syntaxonomiques (voir par ex. la fig. 8). C'est cette figure qui déterminera l'ordonnance des relevés dans un tableau de végétation (tabl. 10 par ex).

Il est à noter que tout ce processus ne requiert comme décision intuitive que le choix de la taille utile des noyaux stables. Il est donc reproductible à un niveau analytique donné et on pourrait l'automatiser.

12) Répéter les pas 1 à 11 pour un ou deux *autres référentiels* englobant le même domaine (chap. 5.2).

13) Enfin, prendre des *décisions taxonomiques* qui soient compatibles avec tous les référentiels analysés. C'est seulement ici qu'intervient l'intuition (voir par ex. chap. 9).

DEUXIÈME PARTIE: CONTRIBUTIONS À LA PROBLÉMATIQUE

6. ANALYSE D'UN CONTINUUM SYNTAXONOMIQUE (Fig. 8 et 9 en annexe)

6.1. Objectifs

Le choix de méthodes et techniques élaboré dans la première partie va être appliqué à l'analyse d'un ensemble relativement homogène de relevés phytosociologiques. Ce sera l'occasion d'affronter la problématique du continuum taxonomique: «on peut et on doit donc se demander si une classification des groupements végétaux est possible (c'est-à-dire s'il existe réellement des groupements végétaux ou au moins des unités de végétation définissables) et si elle est utile» (GOUNOT 1969). Ces deux questions sont le fil conducteur de ce chapitre; elles y trouveront des éléments de réponse respectivement sous 6.4.3. et 6.5.3.

6.2. Matériel

Ce sont les groupements herbacés riches en sermontain (*Laserpitium siler* et *L. latifolium*) qui constituent le matériel de cette étude. Le cadre géographique est la zone occupée par la nappe des Préalpes médianes (fig. 7), unité tectonique qu'on peut caractériser à grands traits comme un ensemble de roches sédimentaires essentiellement calcaires, allant du Trias à l'Eocène. Nous considérons cette zone comme un secteur préalpin présentant une bonne constance lithologique et climatique. Ce secteur a été exploré de Bonneville (Haute-Savoie) jusqu'à Interlaken (Oberland bernois). *Laserpitium siler* et *Laserpitium latifolium* sont fréquents dans toute la dition.

Parmi les relevés faits sur l'ensemble du territoire, 250 environ ont été retenus pour l'analyse (tabl. 10). Ils sont représentatifs des pelouses à *Laserpitium siler* et des stations affines, étant donné le modèle de prospection exposé sous 1.2.1. Ils sont apparentés phytosociologiquement et dispersés géographiquement. Quelques relevés faits dans des biotopes analogues du Valais et du Jura central ont été ajoutés pour comparaison.

6.3. Visualisation taxonomique par l'AFC: la notion de continuum (fig. 8 en annexe)

La figure 8 montre un nuage allongé suivant l'axe 1, encadré de quelques groupes satellites:

331 à 342 et 352 à 354; isolés par l'axe 2 et en partie l'axe 3: stations riches en *Laserpitium siler* et *L. latifolium* du Valais. 331 à 342, Binntal (RICHARD 1980, *Astragalo-Laserpitietum*) ; 352 à 354 val d'Hérens;

359 et 360; isolés par la combinaison des axes 1, 2 et 3: pelouses à *Laserpitium halleri* (sans autre *Laserpitium*) de Haute-Savoie (Vallorcine); non publiés.

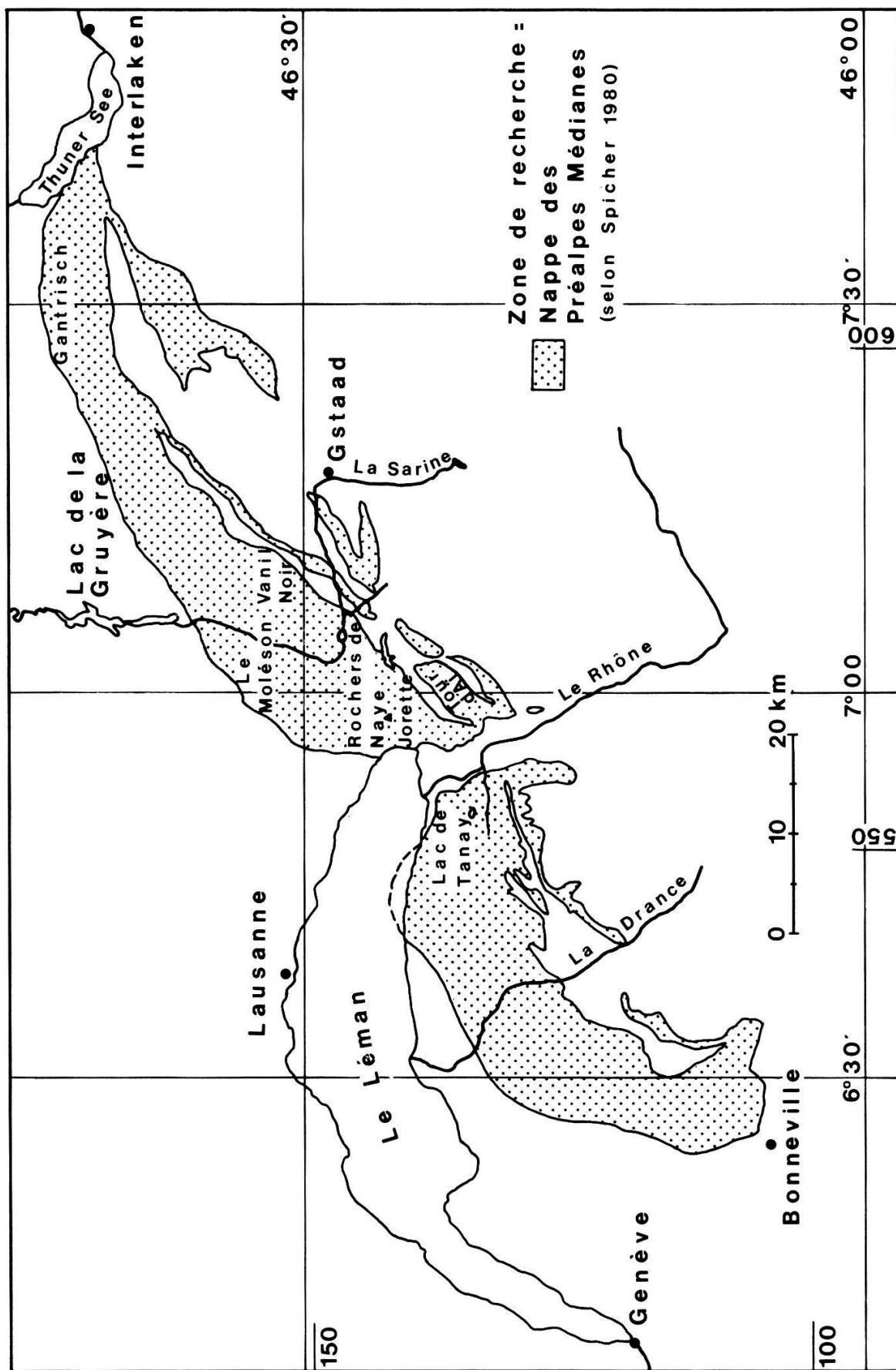


Figure 7. Etendue de la zone de recherche.

444; isolé par les axes 1 et 2: steppe du Valais central (Ardon, relevé DELARZE, non publié).

411; isolé par les axes 1 et 3: pâturage de Verne (Palatieu), sans *Laserpitium*.

381 à 388; isolés par la combinaison des axes 1 et 2 et par l'axe 3: pelouses pâturées du transect Jorette, sans *Laserpitium siler*.

434 à 436; isolés par la combinaison des axes 1, 2 et 3: ubac sans *Laserpitium*, Col de Chaude; non publiés.

316, 324, 328; isolés par l'axe 2: ourlets de chênaie buissonnante, sans *Laserpitium*; non publiés.

371; isolé par la combinaison des axes 1 et 4: pâturage du Vanil des Artses, sans *Laserpitium*; non publié.

Comme on peut le constater, les relevés satellites correspondent soit à des pelouses à *Laserpitium siler* d'une autre région phytogéographique, soit à des types de végétation différents.

Par contre, les relevés des pelouses à *Laserpitium siler* de la dition forment un «nuage» continu allongé approximativement parallèlement à l'axe 1. Son gradient va de stations de basse altitude, sèches et aux sols pauvres en matières nutritives (fig. 8, gauche) à des stations de haute altitude, aux sols plus frais, voire enrichis en matières nutritives (fig. 8, droite). Aucune coupure taxonomique ne s'impose dans ce gradient mis en évidence par l'AFC. Etant donnée la méthode de prospection, nous considérerons l'absence de hiatus dans le «nuage» des pelouses à *Laserpitium siler* de la dition, en projection AFC, comme un caractère objectif du matériel étudié.

Au coeur du nuage, les projections des relevés sont même juxtaposées de façon presque continue, et nous pouvons imaginer que, si les relevés étaient assez nombreux, cette zone dense s'intensifierait et s'élargirait, toujours entourée d'une frange plus diffuse. Or qu'est-ce qu'un «continuum taxonomique» sinon un ensemble infini d'objets dont la projection en AFC forme un nuage ininterrompu ? Nous concluons donc que les pelouses à *Laserpitium siler* forment un continuum syntaxonomique.

6.4. Classification automatique indiquée dans un gradient phytosociologique (fig. 9 en annexe)

L'AFC n'a pas montré de hiatus dans le nuage des relevés; les techniques de classification automatique produiront-elles des coupures dans ce gradient ?

6.4.1. Extraction des noyaux stables

Nous avons appliqué les trois algorithmes éprouvés comme les plus fidèles (4.4.4.) et procédé à l'extraction des noyaux stables selon la méthode exposée au chapitre 4.5, fig. 5. Ces noyaux stables, désignés ici par des chiffres gras (**1** à **32**) sont entourés d'un cerne dans la projection AFC (fig. 8).

Les dendrogrammes obtenus confirment l'isolement des groupes de relevés marginaux mis à part par l'AFC, comme l'on pouvait s'y attendre :

—Binntal (331 à 340 et 342). Le relevé 341, de même provenance, est intégré au noyau stable 4 dont il est, en effet, proche dans la projection AFC (fig. 8, en annexe).

- Val d'Hérens (352 à 354)
- Vallorcine (359, 360)
- steppe Ardon (444)
- pâturage Verne (411)
- pâturage Jorette (381 à 388)
- ubac Col de Chaude (434 à 436)
- pâturage Vanil des Artses (371)
- ourlets de chênaies (316, 324, 328)

Les dendrogrammes mettent à part, en outre, un relevé marginal non isolé par les quatre premiers axes AFC:

- bromaie Orbe (301)

Et surtout, les dendrogrammes dégagent plusieurs noyaux stables dans le continuum des pelouses à *Laserpitium siler* de la dition. Ce sont les noyaux stables **1** à **7** et tous les intermédiaires.

6.4.2. Interprétation synthétique de l'AFC et des dendrogrammes

Une fois écartés les satellites les plus excentriques, il reste à proposer une syntaxonomie du nuage continu des pelouses à *Laserpitium siler* de la dition, nuage qui suit approximativement l'axe AB (fig. 8). Pour ce faire, nous adoptons la démarche proposée au chapitre 5.3, qui combine la lecture de l'AFC (fig. 8) et des dendrogrammes (fig. 9).

En suivant de gauche à droite l'axe AB, nous numérotions d'abord de **1** à **7** les principaux noyaux stables qui jalonnent le nuage. **1** à **5** sont simplement les plus grands noyaux stables alors que **6** et **7** sont réunis en un noeud supérieur dans les 3 dendrogrammes, seuls (fig. 9 a et c) ou avec le noyau **26** (fig. 9b). **6** et **7** ne groupent qu'un petit effectif, mais ils occupent un des pôles de variation des pelouses à *Laserpitium siler*, comme le noyau **5**, si bien qu'il nous semble utile de les mettre en évidence.

Parmi les autres noyaux stables et les relevés résiduels, nous distinguons des «satellites» et des «intermédiaires» (définis au chap. 5.3) :

–les satellites: le relevé 307, par exemple (tout à gauche fig. 8), est rattaché au noyau **1** par l'algorithme de Ward (fig. 9a), mais il n'est rattaché qu'à de grands groupes de noeuds par les deux autres algorithmes: aux noyaux **1**, **2**, **3** et intermédiaires (fig. 9b), ou même à l'ensemble des noyaux **1** à **7** et intermédiaires (fig. 9c) ! Nous disons que 307 est «satellite voisin de **1**» et, sur la projection AFC (fig. 8), nous le notons «s1». De même, le noyau stable **22** (relevés 369 et 271) est «satellite voisin de **5**» puisque en plus de sa situation marginale en AFC (fig. 8, à droite), il est rattaché tantôt au noyau **5** (fig. 9 a et c), tantôt seulement au groupe de noyaux **4** à **7** et intermédiaires (fig. 9b);

–les intermédiaires: les noyaux **13** et **14**, par exemple, sont rattachés tantôt au noyau **1** (fig. 9b), tantôt au **2** (fig. 9a et c); nous les appelons «intermédiaires entre **1** et **2**» («i1-2» sur la fig. 8). Cela correspond bien à la projection de **13** entre **1** et **2**, mais par contre pas à la position de **14** entre **1** et **3**! Ceci nous rappelle que la position sur les premiers axes AFC n'est pas toujours probante et que les dendrogrammes aident l'interprétation des premières projections AFC (voir chapitre 5.1.1). Une surprise semblable nous

attend avec 2 relevés projetés très près l'un de l'autre et près du noyau 4 dans le plan AFC 1/2: 194 est intermédiaire entre 3 et 4, selon les dendrogrammes, tandis que 432 est un satellite voisin de 5.

La projection AFC annotée (fig. 8) porte ainsi toutes les informations syntaxonomiques disponibles. Elle servira dans un prochain temps à ordonner les relevés d'un tableau de végétation (chap. 8, tabl. 10) pour passer à une interprétation floristique.

6.4.3. Première conclusion sur la problématique du continuum.

Ces noyaux stables (1 à 32) sont non seulement communs à trois dendrogrammes différents, mais ils sont confirmés par leur cohérence dans la projection AFC, bien qu'ils n'y soient pas visibles a priori. C'est une réponse à la première question concernant le continuum (6.1): *il est possible d'établir une classification reproductible et fiable dans un continuum phytosociologique*. Reproductible parce qu'elle résulte d'une procédure automatique, et fiable parce que plusieurs algorithmes convergent sur elle. Toutefois, cette classification ne peut englober qu'une partie des relevés, ceux des noyaux stables. Les relevés résiduels du continuum doivent être considérés comme intermédiaires ou intégrés à la syntaxonomie dans un second temps. En l'occurrence, contrairement à notre attente, la majorité des relevés se regroupent en noyaux stables et les intermédiaires sont peu nombreux. Nous sommes donc ramenés à la conception classique de la syntaxonomie : pour être claire, une synsystème doit ignorer d'abord plusieurs facettes du continuum phytosociologique (ici, les «intermédiaires») et se centrer sur des pôles de référence (ici, les noyaux stables). Que la technique taxonomique soit intuitive ou numérique n'y change rien.

Une nouvelle question surgit alors: la possibilité de faire une taxonomie met-elle en cause l'existence du continuum ? Autrement dit, est-ce que le continuum syntaxonomique des pelouses à *Laserpitium siler* illustré par l'AFC (fig. 8) n'est devenu visible que parce que nous avons voulu le voir? Concrètement, si les relevés n'avaient été faits que dans les pôles de variations découverts ci-dessus (les noyaux stables), aurions-nous vu ce continuum ?

Pour trouver un élément de réponse à cette question fondamentale, nous avons appliqué l'analyse factorielle aux seuls relevés des noyaux stables 1 à 7 (fig. 10). Les noyaux restent groupés en un nuage sans rupture, critère sur lequel nous avons basé notre définition du continuum syntaxonomique (du moins en considérant les premiers axes de l'AFC). Par conséquent, au moins dans ce cas, la réalisation d'une classification n'est pas contradictoire avec l'existence d'un continuum phytosociologique.

6.5. Intérêt écologique des noyaux stables

6.5.1. Visualisation du gradient écologico-floristique par l'AFC

Une analyse factorielle des correspondances (fig. 11) a été appliquée à 140 relevés originaux pour lesquels nous disposons d'observations écologiques détaillées. A la liste des espèces, nous avons ajouté celle des paramètres énumérés sous 1.3 et codés en classes selon la technique exposée sous 2.5. Ces paramètres représentent un poids d'information faible comparé au cortège

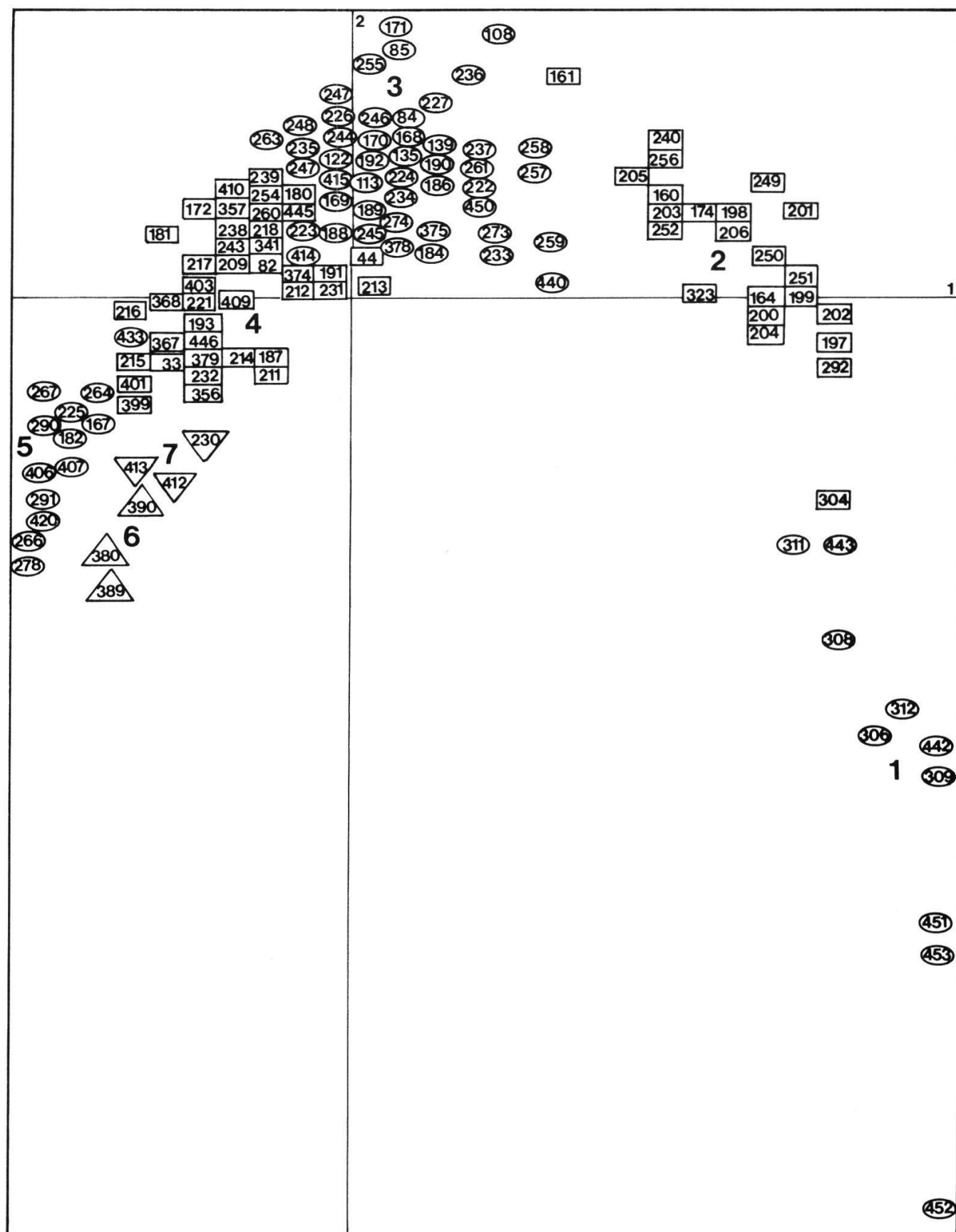


Figure 10. AFC restreinte aux principaux noyaux stables

Matériel : 139 relevés constituant les 7 noyaux stables principaux de la figure 9 (1 à 7).

Programme CORRES.

Les figurés symbolisent l'appartenance à un noyau stable.

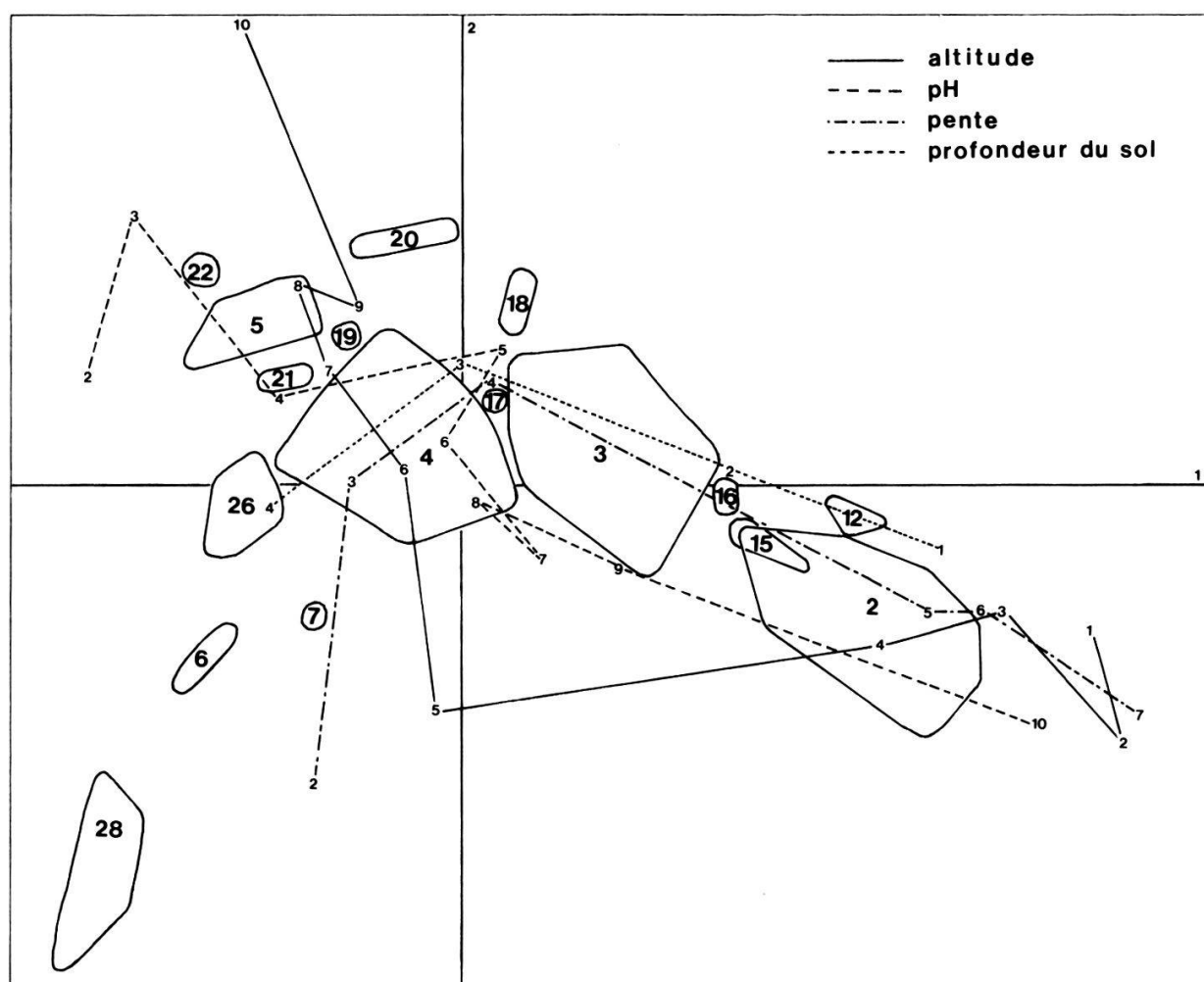


Figure 11. AFC appliquée conjointement au cortège floristique et aux paramètres écologiques

Programme CORRES.

Matériel : les 140 relevés originaux de pelouses à *Laserpitium siler* dans lesquelles ont été mesurés des paramètres écologiques. La plupart de ces relevés appartiennent aux noyaux stables des figures 8, 9 et 10.

3 surface sur laquelle sont projetés les relevés du noyau stable **3** (fig. 8 et 9). Les classes de 4 paramètres prépondérants sont projetées sur les mêmes axes factoriels que les relevés. Pour les valeurs correspondant à ces classes, voir le tableau 1 (chap. 2.4).

floristique (180 classes contre 440 espèces), si bien que la projection des relevés (fig. 11) est peu modifiée par rapport à celle de l'analyse purement floristique (fig. 8).

Nous constatons que 4 paramètres écologiques varient approximativement selon un gradient parallèle à celui de la composition floristique: altitude, pH, profondeur du sol et pente. Le gradient floristique correspond donc bien à un gradient écologique, et l'individualisation des noyaux stables va peut-être permettre d'en analyser mieux le déterminisme. C'est ce que nous tentons ci-dessous.

6.5.2. Adéquation entre classification floristique et écologique: test par l'analyse discriminante

La question soulevée est la suivante: est-ce que les noyaux stables issus du clustering de relevés purement floristiques correspondent à des entités écologiques distinctes ?

C'est l'analyse discriminante qui est susceptible de répondre à cette question. Cette technique numérique a été appliquée aux paramètres écologiques des 140 relevés comparés sous 6.5.1., en ignorant la flore. Nous constatons que 84% des relevés assignés à des groupes stables par le clustering floristique sont classés de façon identique par cette analyse des paramètres écologiques. Les noyaux stables correspondent donc bien à des pôles écologiques distincts.

De plus, l'analyse comporte des tests de F univariés (tabl. 7) qui permettent d'évaluer l'importance relative des divers facteurs écologiques. Sur l'ensemble du gradient écologique, 9 paramètres varient significativement entre les noyaux stables considérés. Les plus significatifs sont ceux que nous avons déjà suivis dans la projection AFC (fig. 11): altitude, profondeur du sol, pente et pH.

Ensuite, des analyses discriminantes fractionnées par paires de noyaux stables (tabl. 8) montrent que tous ces noyaux diffèrent significativement les uns des autres dans certains de leurs paramètres écologiques. Par exemple, le noyau 3 et la paire 6-7 diffèrent significativement surtout par la profondeur du sol ($F=13,0$), mais aussi par la teneur en azote et en argile. Ces résultats contribueront à l'établissement du diagnostic écologique des noyaux stables (chapitre 8).

6.5.3. Seconde conclusion sur la problématique du continuum

Non seulement, il est possible de construire une classification dans un continuum phytosociologique (6.4.3), mais encore cette classification est corroborée par l'écologie des stations. Nous avons là un instrument d'analyse utile pour décrire les axes de variation écologique. Il paraît donc légitime - «utile», pour reprendre le terme de GOUNOT (voir 6.1) - de tenter une telle classification, pour autant qu'elle ne fasse pas ignorer le continuum.

Paramètre	F	Taux de signification (%)	
altitude	79.05	0	
profondeur du sol	21.00	0	
pente	13.50	0	
pH	4.145	0.4	Paramètres à contribution significative
argile	4.069	0.5	
azote (N)	3.651	0.9	
sable	3.423	1.2	
limon	2.787	3.1	
calcaire	2.488	4.9	
<hr/>			
point flétrissement	1.758	14.5	
carbone (C)	1.676	16.3	
sodium (Na)	1.591	18.4	
potassium (K)	1.442	22.7	
C/N	1.138	34.4	
capacité rétention	1.125	35.0	
magnésium (Mg)	0.734	57.2	

Tableau 7. Influence globale des paramètres écologiques

Matériel: les 140 relevés floristiques-écologiques de la figure 11, classés pour la plupart dans les 7 noyaux stables principaux de la figure 9, pour l'analyse discriminante.

Programme SPSS, DISCRIMINANT

F: quotient de Fischer du paramètre considéré (cf. NIE et al. 1975 et DIEM et LENTNER 1972, p. 170). Plus ce coefficient est élevé, plus forte est la contribution du paramètre à la variance écologique au sein de l'échantillon.

Taux de signification = risque d'erreur en % de l'affirmation: "le paramètre contribue significativement à la variance écologique entre les noyaux stables proposés à l'analyse discriminante". Nous retenons comme paramètres à variation significative ceux dont le taux de signification est inférieur à 5%.

7. ANALYSE D'UN CONTINUUM TOPOGRAPHIQUE

7.1. Objectif

Comme l'a montré le chapitre précédent, les relevés de pelouses à *Laserpitium siler* des Préalpes médianes forment un continuum syntaxonomique. Mis en évidence par une analyse mathématique, ce continuum reste une vue de l'esprit; peut-on en observer un échantillon concret sur le terrain ? Il s'agissait de trouver un site qui présente une gradation écologique continue entre divers types de pelouses à *Laserpitium siler*.

Noyaux stables	2	3	4	5
3	alt. 132			
	pente 31.1			
	sable 7.8			
	prof. 5.5			
	limon 4.9			
4	alt. 260	alt. 24.8		
	prof. 60.3	prof. 21.3		
	pente 20.5	N 5.9		
	Na 5.3	limon 5.6		
	calc. 4.5	calc. 5.6		
5	C 4.8			
	alt. 144	prof. 17.3		
	prof. 61.1	alt. 16.2		
	arg. 14.8	N 13.5		
	pH 11.0	arg. 11.3	pH 7.8	
5	pente 10.8	C 9.1	arg. 5.2	
	sable 8.3	pH 8.2	sable 4.2	
	calc. 5.7	pt. fl. 6.5	C/N 4.0	
	N 5.7	calc. 6.5		
	C/N 5.4	limon 5.9		
6 - 7		K 4.2		
	prof. 46.9	prof. 13.0	alt. 10.5	alt. 13.6
	alt. 38.4	N 4.5	pente 6.8	K 8.7
	pente 13.1	arg. 4.2	Na 4.6	pente 5.0
	arg. 5.47			

Tableau 8. Pouvoir discriminant des paramètres écologiques entre paires de noyaux stables

Matériel comme figure 11. Analyse discriminante (programme SPSS, DISCRIMINANT) appliquée aux paires de noyaux stables. Pour chaque paire, le tableau donne les paramètres significativement discriminants (à un taux de signification de 5%) et leur quotient de F (voir légende tableau 7).

7.2. Matériel

Dans le massif de Naye, la pente joignant le pâturage de Jorette à la crête (fig. 12) offre les conditions requises, soit un substrat relativement homogène et une variation graduelle de deux paramètres principaux seulement. Ce matériel est décrit par un transect de 31 relevés floristiques et pédologiques (tabl. 9). Parmi ces relevés, certains appartiennent aux noyaux stables du chapitre précédent, d'autres sont des intermédiaires syntaxonomiques.

Homogénéité du substrat: bien que le sous-sol présente deux structures différentes, sa composition calcaire et sa stabilité engendrent une séquence de sols assez uniforme. Sur les deux-tiers inférieurs, occupés par un éboulis fixé, les sols sont bruns colluviaux calcaires à calciques, tandis que sur la roche de la crête, leur type se rapproche davantage de celui des sols calcaires alpins. Les paramètres du sol ne varient que faiblement et localement en fonction de la microtopographie : colluvionnement, chutes de pierre, solifluxion. Seule la teneur en matière organique montre un gradient : elle augmente faiblement avec l'altitude.

g r o u p e s	NOYAUX STABLES	1 0 1	102	1 0 3	104	105	1 1 0 6	1 0 7
	RELEVES	33 88 01	33333333 88888888 23456789	33 89 12	333333 999999 34567890	333334 999900 678901	444444 000000 1234567890	444444 000000 1234567890
1. RANUNCULUS ACRIS SSP. ACRIS								
CIRSIIUM ERIOPHORUM								
PLANTAGO LANCEOLATA								
MEDICAGO LUPULINA								
CARUM CARVI								
CENTAUREA JACEA								
TRIFOLIUM REPENS								
AGROSTIS STOLONIFERA								
ALCHEMILLA VULGARIS								
ACHILLEA MILLEFOLIUM								
PLANTAGO MEDIA								
CYNOSURUS CRISTATUS								
POA PRATENSIS								
RANUNCULUS BULBOSUS								
PHLEUM ALPINUM SSP. RHAETICUM								
ONONIS REPENS								
PRUNELLA VULGARIS								
PHLEUM PRATENSE SSP. PRATENSE								
RANUNCULUS MONTANUS								
CHAEROPHYLLUM VILLARSII								
PICRIS HIERACIODES								
EQUISETUM ARVENSE								
GALEOPSIS TETRAHIT								
COLCHICUM AUTUMNALE								
RUMEX ARIFOLIUS								
2. TRISETUM FLAVESCENS								
TRIFOLIUM PRATENSE								
CAMPANULA RHOMBOIDALIS								
LEONTODON HISPIDUS								
CLINOPODIUM VULGARE								
PIMPINELLA MAJOR								
BRACHYPODIUM PINNATUM								
RHINANTHUS ALECTOROLOPHUS								
CRUCIATA LAEVIPIES								
STACHYS ALPINA								
LATHYRUS PRATENSIS								
FESTUCA ARUNDINACEA SSP. ARUNDINAC.								
SANGUISORBA MINOR								
FESTUCA PRATENSIS								
VIOLA HIRTA								
CAREX FLACCA								
ORIGANUM VULGARE								
VERONICA CHAMAEDRYD								
VICIA SYLVATICA								
VERONICA AUSTRIACA SSP. TEUCRIUM								
THYMUS PULEGIODES								
GALIUM MOLLUGO								
CHAEROPHYLLUM AUREUM								
TRAGOPOGON PRATENSIS SSP. PRATENSIS								
CEPHALARIA ALPINA								
3. APOSERIS FOETIDA								
FESTUCA RUBRA								
PEDICULARIS FOLIOSA								
PHLEUM HIRSUTUM								
POA NEMORALIS								
AGROSTIS CAPILLARIS								
CAREX MONTANA								
4. CAREX SEMPERVIRENS								
CALAMAGROSTIS VARIA								
ANTHOXANTHUM ODORATUM								
HELIANTHEMUM NUMMULARIUM GRANDIFL.								
HIERACIUM MURORUM								
LASERPITIUM SILER								
PULSATILLA ALPINA SSP. ALPINA								
SERRATULA TINCTORIA SSP. MACROCEPH.								
ARRHENATHERUM ELATIUS								
ANTHYLLIS VULNERARIA SSP. CARPATICA								
CARDUUS DEFLOREATUS								
PEUCEDANUM AUSTRIACUM								
POLYGALA CHAMAEBUXUS								
5. LATHYRUS OCCIDENTALIS								
FESTUCA VIOLACEA								
PARADISEA LILIASTRUM								
CAREX FERRUGINEA SSP. FERRUGINEA								
BUPLEURUM RANUNCULOIDES								
HIERACIUM VILLOSUM								
MERCURIALIS PERENNIS								
LUZULA SYLVATICA								
ANEMONE NARCISSIFLORA								

Tableau 9. Flore différentielle du transect de Jorette

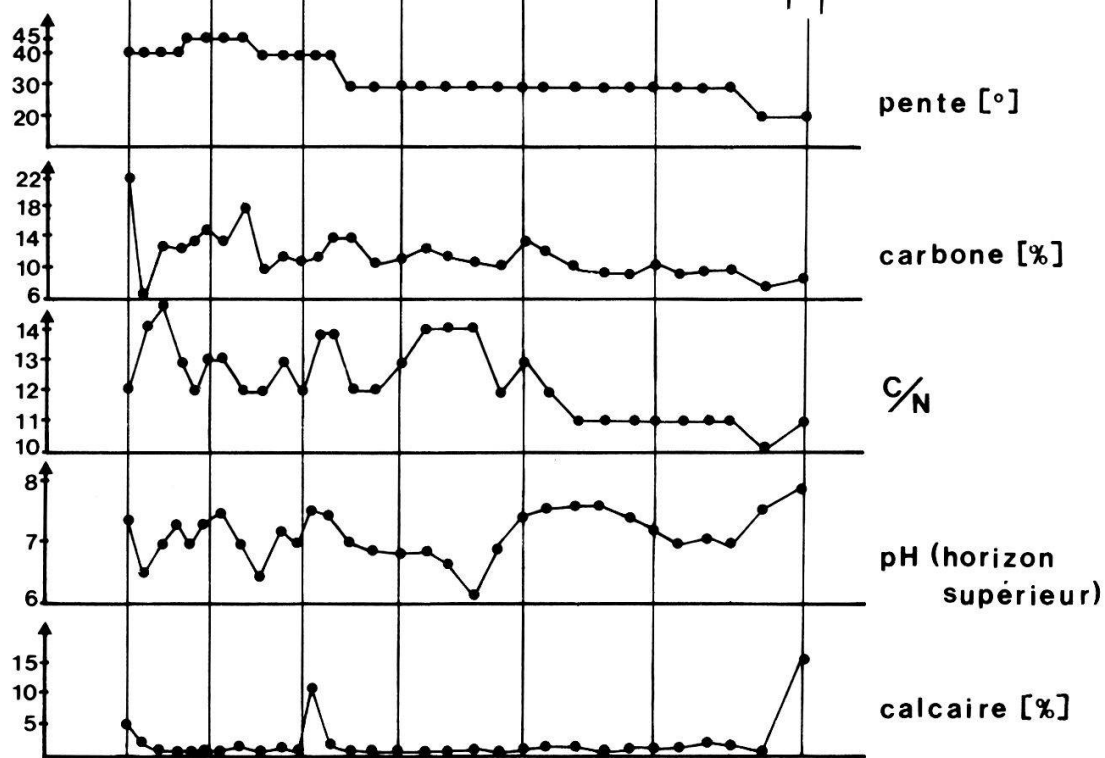
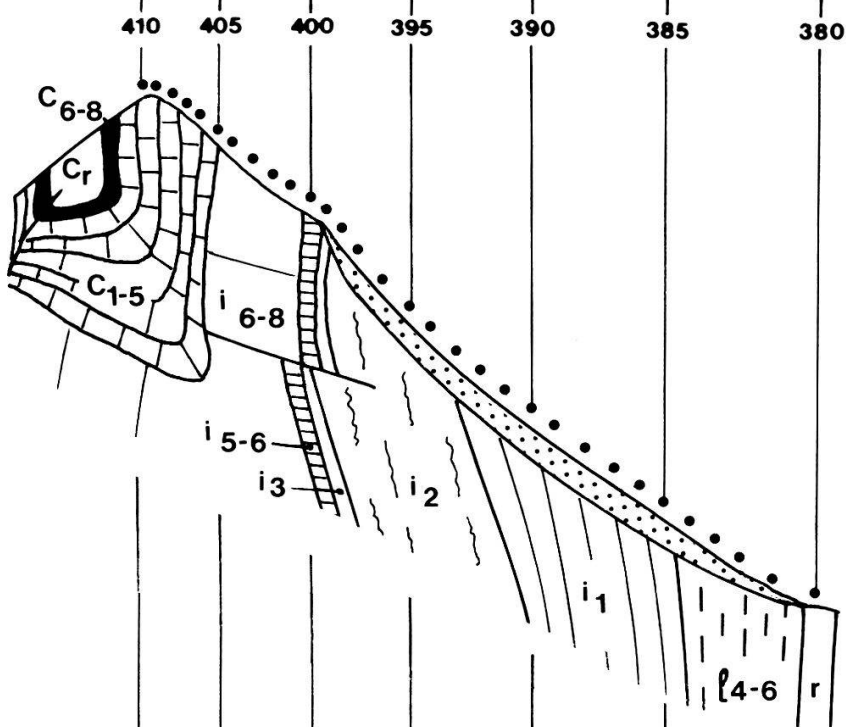
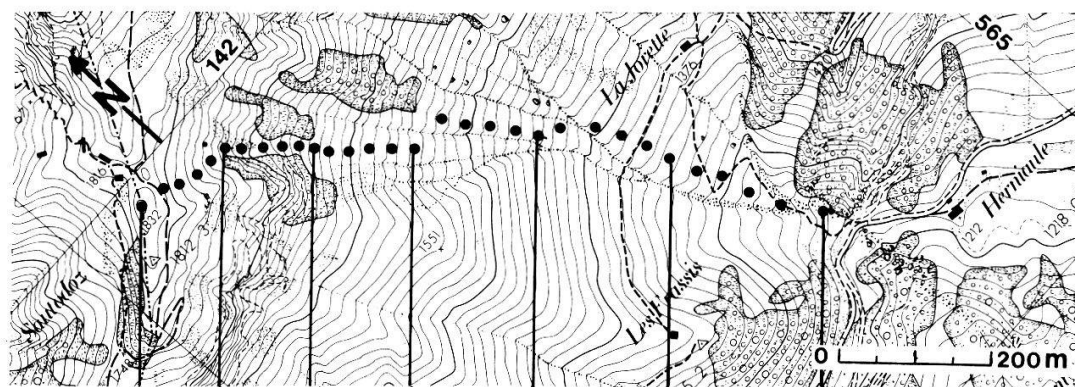


Tableau 10 (Chap. 8.3) - Relevés originaux de pelouses à *Laserpitium siler*

Deux paramètres écologiques principaux varient graduellement dans ce transect :

–l'altitude passe de 1'245 à 1'830 m du premier au dernier relevé;
 –la pente augmente régulièrement de bas en haut et, par conséquent, le parcours du bétail se raréfie.

Ces deux gradients écologiques sont indépendants, mais se trouvent être parallèles.



Figure 12. Situation et écologie du transect de Jorette (arête sud des Rochers de Naye)
 Extrait du plan d'ensemble reproduit avec l'autorisation de la Direction du cadastre du canton de Vaud du 12 janvier 1988.

Coupe géologique NW-SE selon BADOUX (1965):

Quaternaire:

pointillé - éboulis

Crétacé :

cr - Couches rouges: marno-calcaire

c₆₋₈ - Complexe schisteux intermédiaire

c₁₋₅ - Néocomien: calcaire fin

Jurassique:

i₆₋₈ - Malm sup.: calcaire massif

i₅₋₆ - Malm inf.: calcaire grumeleux

i₃ - Callovien: calcaire gréseux

i₂ - Bathonien: calcaire et marne

i₁ - Bajocien: calcaire et marne

l₄₋₆ - Lias moyen et sup.: calcaire spathique

r - Rhétien: marne sombre

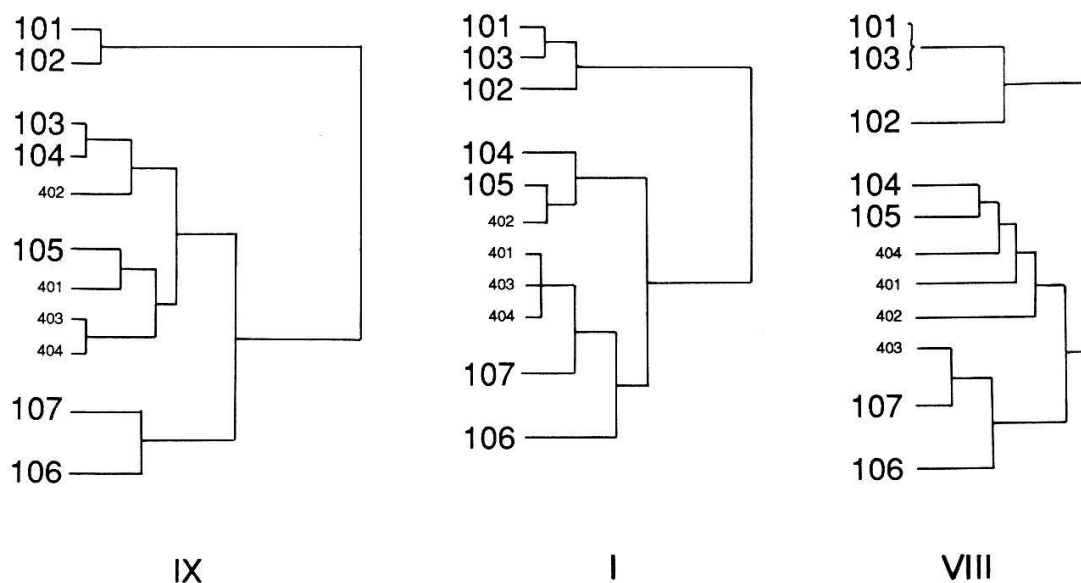


Figure 13. Clustering du transect de Jorette

IX, I, VIII : dendrogrammes condensés (symboles voir fig. 5, chap. 4.5) produits par différents algorithmes, voir les figures 1 et 3 pour les dendrogrammes originaux.

380-410 : relevés

Noyaux stables : **101** : 380-381 **104** : 391-395 **106** : 405-408
 102 : 382-388 **105** : 396-400 **107** : 409-410
 103 : 389-390

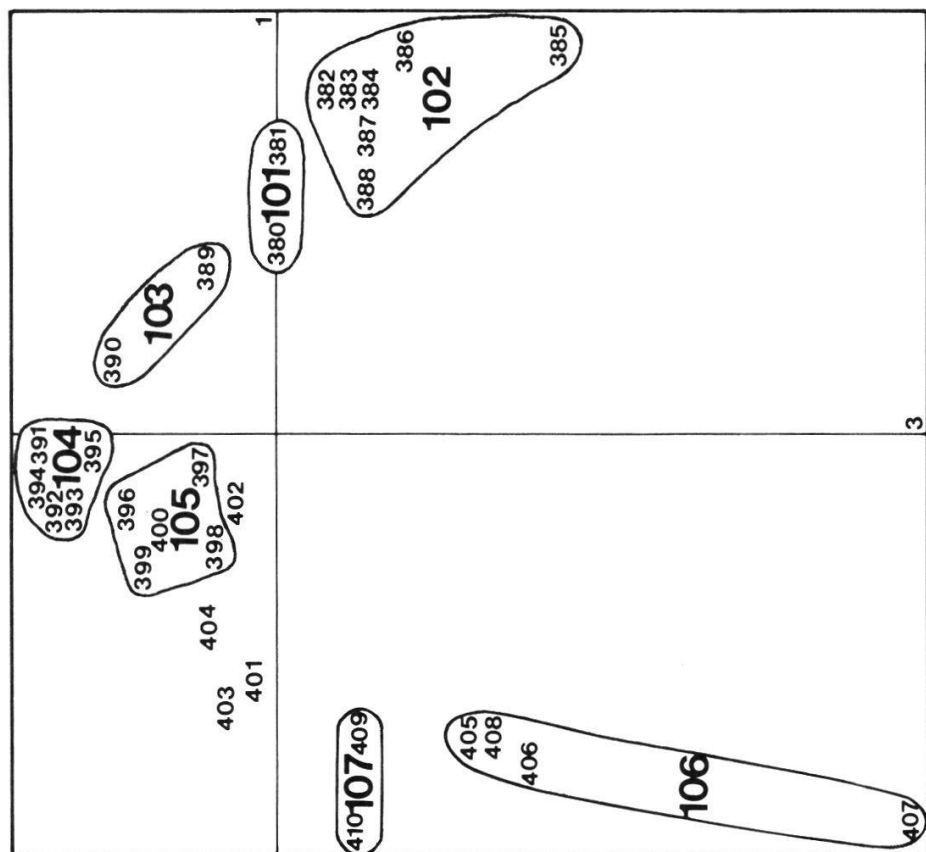
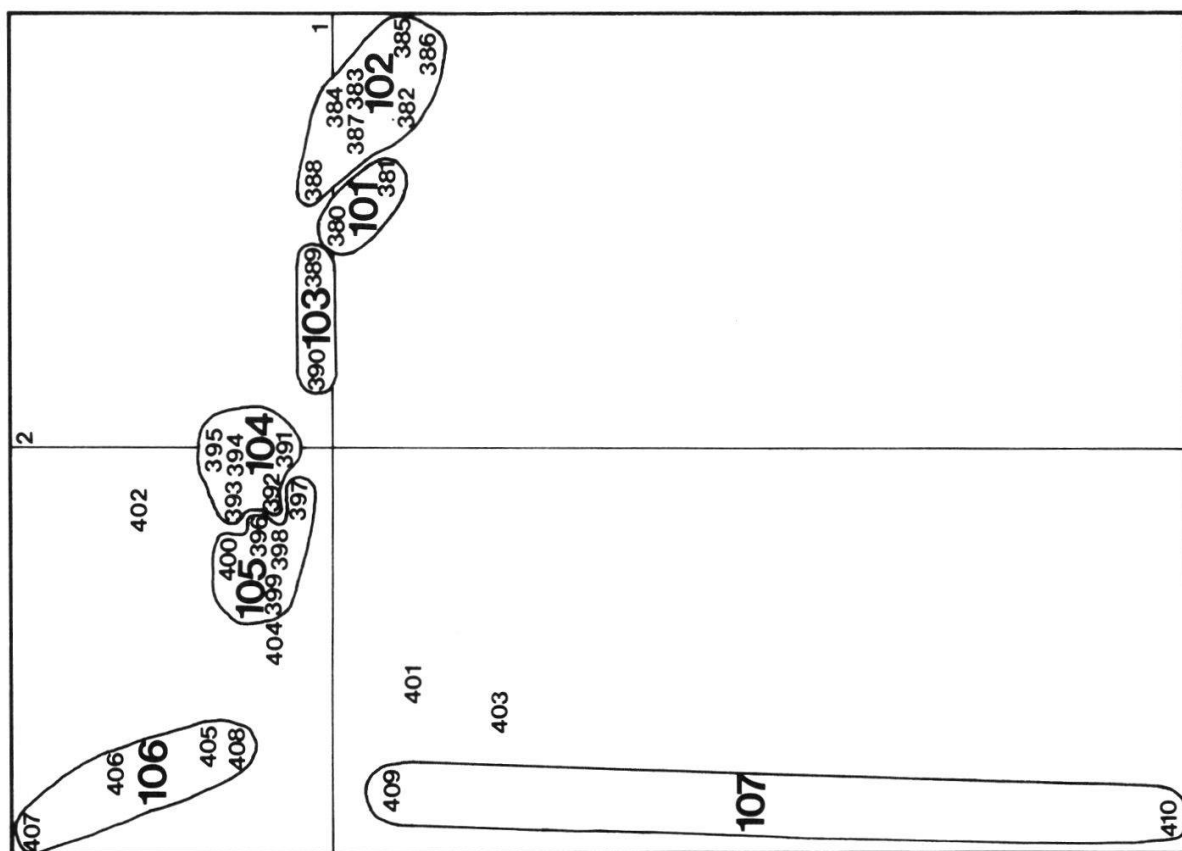


Figure 14. AFC du transect de Jorette
Matériel et noyaux stables de la figure 13.
Programme CORRES.
Plans de projection 1/2 et 1/3.

7.3. Méthode

Ce matériel a été analysé en suivant la méthode générale présentée au chapitre 5.3.

Trois dendrogrammes (fig. 13), utilisant les relevés bruts, la distance euclidienne et trois algorithmes parmi les plus fiables (4.4.4), ont permis de dégager des noyaux stables : ceux-ci sont différenciés par les groupes d'espèces mis en évidence dans le tableau 9.

Les noyaux stables sont reportés sur les projections d'une AFC appliquée au même matériel (fig. 14).

7.4. Résultats

Premièrement, l'AFC projette les relevés en un nuage allongé où ils se succèdent très approximativement dans le même ordre que dans le transect. Ils ne forment pas de groupes immédiatement distincts. On peut donc conclure à une gradation assez continue de la composition floristique suivant la ligne du transect.

Deuxièmement, les dendrogrammes proposent des noyaux stables (ici au nombre de 7) qui regroupent des relevés topographiquement voisins : on peut donc distinguer, du point de vue de la composition floristique, plusieurs types de végétation le long de ce transect.

Troisièmement, certains relevés se comportent comme des intermédiaires floristiques entre des noyaux stables. Il s'agit ici des relevés 401 à 404 :—ils sont projetés par l'AFC entre les noyaux stables 104 et 105 d'une part, 106 et 107 d'autre part (fig. 14);

—ils sont classés tantôt avec l'un de ces noyaux stables tantôt avec l'autre dans les dendrogrammes produits par divers algorithmes (fig. 13);

—ils présentent un mélange des espèces différentielles de ces noyaux stables (tabl. 9).

Or, ces «intermédiaires floristiques» sont également intercalés entre les mêmes noyaux stables sur le terrain: ils sont donc probablement aussi intermédiaires du point de vue écologique.

7.5. Conclusion

Le transect de Jorette illustre concrètement les deux qualités d'un continuum syntaxonomique :

—une variation écologico-floristique graduelle dans laquelle n'apparaît aucune coupure syntaxonomique, topographique ou écologique;

—et simultanément la possibilité de distinguer des types au sein de cette gradation (les noyaux stables).

La transition graduelle entre des groupements végétaux différents dans un transect, qui est un postulat intuitif pour la plupart des phytosociologues, a été ici analysée et mise en évidence par une méthode objective.



Peucedano-Laserpitietum
Laserpitium siler dominant

TROISIÈME PARTIE: APPLICATION AUX PELOUSES À *LASERPITIUM SILER*

8. LES GROUPEMENT ORIGINAUX (Tabl. 10 en annexe)

8.1. Introduction

La syntaxonomie des pelouses à *Laserpitium siler* n'est pas l'objectif central de ce travail. Néanmoins, l'application des méthodes et concepts syntaxonomiques discutés précédemment fournit des matériaux utiles à une telle recherche. Réciproquement, cet exemple concret illustre et étaye la méthodologie proposée dans la première partie.

8.2. Matériel et méthode

Nous proposerons tout d'abord la distinction de 6 types de pelouses à *Laserpitium siler*, tels qu'ils se dégagent de nos relevés originaux sans référence à la littérature synsystématique. Rappelons qu'un souci d'objectivité a guidé la recherche de ces types de végétation, depuis la prise de données jusqu'à l'interprétation des analyses numériques; c'est pourquoi l'intuition écologique, l'expérience phytosociologique et l'avis des auteurs connaissant le même domaine ont été écartés dans ce premier temps.

273 relevés originaux d'une aire assez large ont été soumis à l'AFC et au clustering, donnant les résultats que nous avons déjà discutés au chapitre 6. Le clustering y distingue entre autres 5 noyaux stables principaux **1** à **5**, et une paire de noyaux stables plus restreints et regroupés, **6** et **7** (6.4.2). Ce sont eux qui constituent les types de pelouses à *Laserpitium siler* que nous appellerons dorénavant «groupements originaux», numérotés de I à VI:

Noyau stable 1	:	Groupement original	I
2	:		II
3	:		III
4	:		IV
5	:		V
Paire de noyaux stables 6 et 7 :			VI

8.3. Données synoptiques sur les groupements originaux

La figure 8, qui résume toute l'analyse numérique, a dirigé l'ordonnance des relevés du tableau 10 (en annexe) selon 5.3 (point 11). Ce tableau montre l'effectif et la flore diagnostique de nos groupements originaux.

Les indications écologiques de la flore différentielle des groupements originaux sont résumées dans le tableau 11.

Les *principaux facteurs* écologiques discriminants qui déterminent ces combinaisons floristiques sont mis en évidence dans le chapitre 6.5, à partir

de mesures effectuées dans 140 placettes de relevés (voir en particulier fig. 11 et tabl. 7). Leurs domaines de variation sont présentés dans le tableau 12. La figure 15 présente des profils de sol de stations bien typées, pour chaque groupement original.

	F	R	N	H	D	L	T	K
I	1.4	3.5	2.1	2.8	3.0	3.8	4.2	3.5
II	2.5	3.6	2.6	3.1	3.6	3.3	3.7	3.0
III	2.3	3.4	2.5	3.1	3.4	3.5	2.4	3.6
IV	2.5	3.5	2.8	3.2	3.5	3.2	2.5	3.0
V	3.1	3.2	2.5	3.6	4.1	3.8	2.3	2.7
VI	3.0	3.3	3.3	3.3	4.1	3.4	2.9	3.0

Tableau 11. Valeurs indicatrices écologiques moyennes de la flore des groupements originaux

Valeurs indicatrices de LANDOLT (1977)

Chaque nombre est la moyenne des valeurs indicatrices des espèces différentielles d'un groupement original.

Groupement original	Altitude (m)	Profondeur du sol (codée)	Pente (°) du sol	pH en surface du sol	Principaux types de sols
I (8 rel.)	681 (495-950)	1*	38 (22-55)	-	lithocalcique
II (19 rel.)	868 (580-1210)	1.6 (1-4)	53 (25-70)	7.4 (6.3-8.0)	rendzine humo-calcaire
III (32 rel.)	1'367 (1'020-1'700)	2.3 (1-4)	37 (20-50)	7.2 (6.2-8.0)	rendzine humo-calcaire
IV (25 rel.)	1'668 (1'410-1'880)	3.4 (2-4)	39 (30-60)	7.2 (6.5-8.0)	rendzine brunifiée brun calcaire
V (9 rel.)	1'700 (1'500-1'780)	3.8 (3-4)	37 (30-45)	6.7 (5.6-7.7)	brun calcaire brun calcique
VI (4 rel.)	1'392 (1'250-1'460)	4 (4)	27 (20-30)	7.6 (7.4-7.9)	rendzine rendzine brunifiée

Tableau 12. Domaine de variation des principaux facteurs discriminants des groupements originaux

Pour chaque paramètre sont données la moyenne et entre parenthèses les limites du domaine de variation. Code de profondeur du sol: voir tableau 1. *Valeur évaluée d'après les notes de terrain.

8.4. Esquisse des groupements originaux à *Laserpitium siler* Caractéristiques des tableaux 10, 11, 12, 13 et de la figure 15.

Le **groupement I** est le pôle xérothermophile des pelouses à *Laserpitium siler*. Ses différentielles sont toutes des espèces des séries subméditerranéennes de l'étage collinéen, trouvant leur optimum dans les *Sedo-Scleranthetea* et *Xerobrometea* (groupe a; notamment *Trinia glauca*, *Artemisia campestris* et *Stipa pennata*) ou dans les ourlets des *Quercetea pubescentis* (groupe b; par exemple *Melampyrum cristatum* et *Asplenium fontanum*). La liste des accidentelles du tableau 10 comprend de nombreuses autres différentielles peu fréquentes qui renforcent cette tendance, comme par exemple: *Linum gallicum*, *Peucedanum oreoselinum*, *Medicago minima*, *Limodorum abortivum* et *Ceterach officinarum*. Quelques espèces préférentielles confirment encore le caractère xérothermophile du groupement, comme *Melica ciliata* (groupe k) et *Carex humilis* (groupe l).

Les indications écologiques moyennes de la flore différentielle prennent des valeurs extrêmes pour plusieurs facteurs, en particulier l'humidité (F) et la température (T, tabl. 11).

On serait tenté de parler de «steppes à *Laserpitium siler*». Ce groupement n'existe, en effet, qu'aux altitudes inférieures (tabl. 12) et son sol lithocalcique humifère est réduit à des lentilles qui occupent les poches d'escarpements rocheux calcaires (fig. 15).

Le **groupement II** partage avec le précédent un groupe de différentielles collinéennes thermophiles (groupe k; notamment *Lactuca perennis* et *Melica ciliata*), et il occupe aussi des pentes raides et bien exposées aux altitudes inférieures (tabl. 12).

Il s'en distingue par 3 tendances principales:

1) Une plus grande intrusion de plantes d'ourlets, manteaux et forêts (groupes c, d, e, et en partie, n, q, s; avec *Ligustrum*, *Quercus*, *Coronilla emerus* et *Arabis turrata* par exemple).

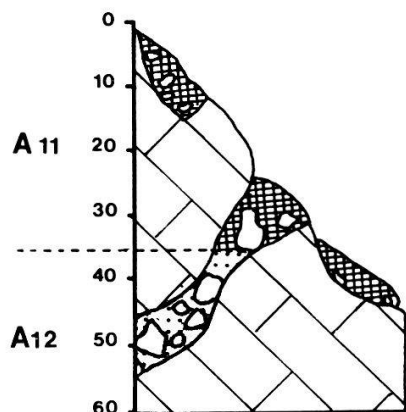
2) Une flore en moyenne plus mésophile et eutrophe (tabl. 11).

3) Quelques espèces montagnardes à subalpines partagées avec les groupements suivants (dans les groupes n, q, s; notamment *Veronica fruticans*, *Rhamnus alpina* et *Carduus defloratus*), et qui peuvent être mises en rapport avec l'altitude moyenne légèrement supérieure des stations.

Ces différences, principalement les deux premières, s'expliquent vraisemblablement par un sol en moyenne plus développé, un peu plus riche en terre fine, de type rendzine ou humo-calcaire, sur substrat souvent fractionné (éboulis - fig. 15). Nous considérons néanmoins ce groupement comme une pelouse primaire, et non comme un groupement de substitution à une forêt xérophile: en effet, il occupe des clairières dont le sol est encore plus superficiel que celui des forêts environnantes.

Avec le **groupement III**, nous passons dans les étages montagnards et subalpins. Ce groupement partage avec les 3 suivants une flore franchement plus orophile que celle des groupements I et II. Cette coupure thermique se lit bien dans les indices T du tableau 11, et dans la répartition altitudinale des stations (tabl. 12). Ce groupement III est l'aile xérophile des groupements montagnards-subalpins, comme le montrent la valeur indicatrice moyenne d'humidité (tabl. 11, F), le développement du groupe f (tabl. 10; avec *Veronica spicata* et *Buphtalmum salicifolium*), la présence du groupe

Figure 15. Profils de sol typiques dans les pelouses à *Laserpitium siler* des Préalpes.
*: prélèvements pour analyses. Nomenclature d'après DUCHAUFOR (1983),
couleurs d'après Munsell.



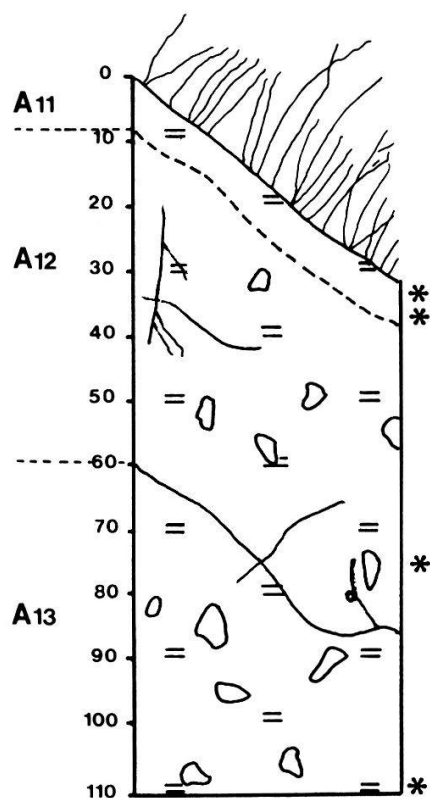
Groupement I

Profil schématique

Pas d'analyses. Sur calcaires durs. Type: lithocalcique humifère.

A11: noir, microagrégats, squelette assez abondant.

A12: moins organique, plus squelettique.



Groupement II

Relevé 201

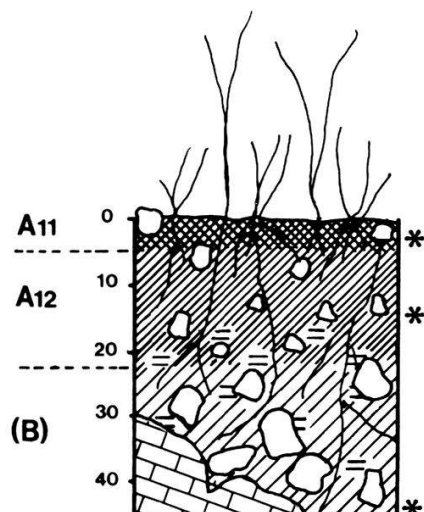
Alt. 650 m, exp. WSW, pente 25°, sous paroi de Malm. Type: rendzine colluviale.

A11: 5 YR 3/2, noir; microagrégats, grumeleux; enracinement dense; horizon homogène; squelette 60%.

A12: 5 YR 3/2, noir; microagrégats, grumeleux; racines.

A13: 7,5 YR 4/0, gris bleuté par concrétions (reprécipitations) calcaires, surtout face inférieure des cailloux; continue jusqu'à plus de 2 m.

Relevé : 201		Analyses chimiques					Cations még/100 g. au pH du sol							Granulométrie %			Eau du sol %	
Horizon	% sq.	CaCo3	C %	N %	C/N	pH eau	Ca++	Mg++	K+	Na+	H+	T	S/T	Arg. < 2μ	Lim. 2-50μ	Sable > 50μ	Cap. rét.	Pt flétri.
A 11	58	43	6,2	0,55	11	7,4	22,5	1,6	0,4	0,2	0,03	24,7	100	2	32	66	24	16
A 11	55	31	6,6	0,58	11	7,6	21,5	1,4	0,2	0,8	0,03	23,9	100	2,2	37	61	23,5	15
A 12	48	47	3,0	0,26	11	8	17,3	0,8	0,1	0,2	0,02	18,4	100	2,3	38	60	17,5	9
A 13	78	78	1,1	0,09	12	8,4	8,5	0,4	0,01	0,2	0,01	9,1	100	1,3	28	71	15	4,5



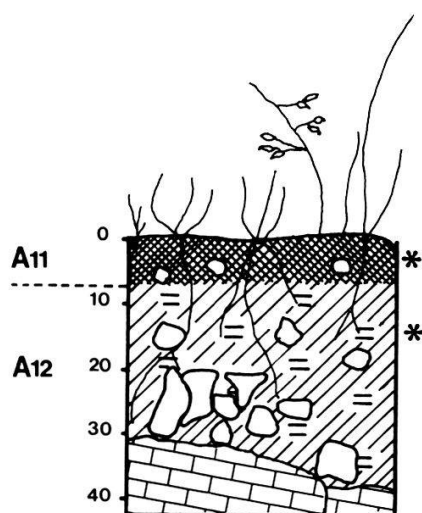
Groupement III (1)

Relevé 263

Alt. 1700, exp. SSE, pente 37°, sur Lias inférieur.
Type: brun calcaire humifère.

- A₁₁: 10 YR 3/1, brun foncé, grumeaux fins,
10% de squelette; décarbonaté.
A₁₂: 10 YR 3/2, brun foncé, grumeaux moyens,
contient le front de décarbonatation.
(B): 10 YR, 3/3, polyédrique.

Relevé : 263		Analyses chimiques					Cations még/100 g. au pH du sol							Granulométrie %			Eau du sol %	
Horizon	% sq.	CaCo ₃ %	C %	N %	C/N	pH eau	Ca++	Mg++	K+	Na+	H+	T	S/T	Arg. < 2μ	Lim. 2-50μ	Sable > 50μ	Cap. rét	Pt flétri.
A 11	10	traces	25	1,7	15	7,15	53,5	3,3	1,5	0,3	0,07	58,7	100	24,8	64,8	10,4	86	67
A 12	40	1,4	16	1,2	13,3	7,55	53	1,5	0,4	0,3	0,05	55,2	100	0,6	85,5	13,9	63	47
(B)	60	6,7	8,5	0,7	12	7,65	44	1,2	0,3	0,3	0,03	45,8	100	2,2	80,7	17,1	48	30



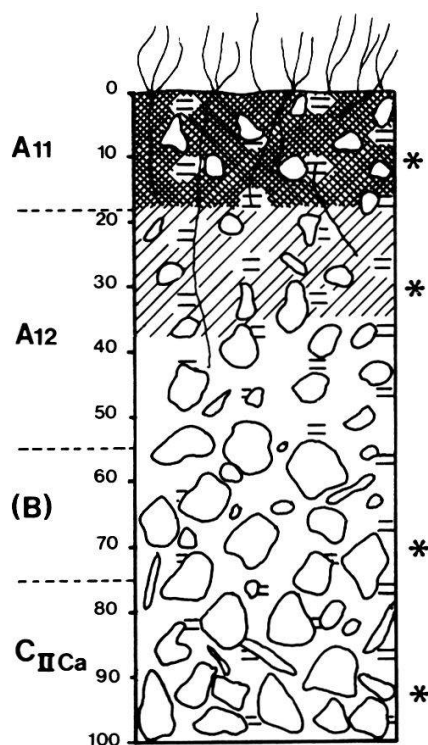
Groupement III (2)

Relevé 210

Alt. 1220 m., exp. SE, pente 40°, sur Malm. Type:
humu-calcaire.

- A₁₁: 5 YR 3/1: noir humique, microagrégats
légers, tendance à la "fluffy structure";
décarbonaté.
A₁₂: 5 YR 3/2: plus clair, microagrégats autour
des racines; carbonaté.

Relevé : 210		Analyses chimiques					Cations még/100 g. au pH du sol							Granulométrie %			Eau du sol %	
Horizon	% sq.	CaCo ₃ %	C %	N %	C/N	pH eau	Ca++	Mg++	K+	Na+	H+	T	S/T	Arg. < 2μ	Lim. 2-50μ	Sable > 50μ	Cap. rét	Pt flétri.
A 11	20	0	26,2	2,2	12	7,15	54	3,2	0,6	0,3	0,06	58,2	100	30,5	56,6	12,9	81	67
A 12	60	28,5	11	1,1	10	7,5	36,5	0,9	0,2	0,4	0,03	38,3	100	3,2	66,5	30,3	51	34



Groupement IV (1)

Relevé 212

Alt. 1600, exp. S, pente 40°, sur éboulis de Malm.

Type: brun calcaire humifère.

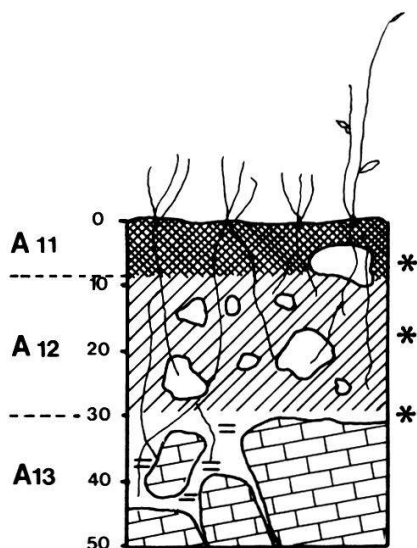
A11: 5 YR 3/2; grumeleux, ø 1-2 mm, enracinement dense, carbonaté.

A12: 7,5 YR 3/2, grumeleux, polyédrique (ø 5 mm), carbonaté.

(B): 7,5 YR 4/4, polyédrique (ø 1-2 mm); nettement moins organique; carbonaté.

C_{II}Ca: 7,5 YR 5/6; non structuré; concrétions autour des cailloux.

Relevé : 212		Analyses chimiques					Cations még/100 g. au pH du sol							Granulométrie %			Eau du sol %	
Horizon	% sq.	CaCo3%	C %	N %	C/N	pH eau	Ca++	Mg++	K+	Na+	H+	T	S/T	Arg. < 2μ	Lim. 2-50μ	Sable > 50μ	Cap. rét.	Pt flétri.
A 11	20	1,7	14,8	1,1	13	7,7	50	3,7	0,5	0,2	0,04	54,4	100	26,0	59	15	50	38
A 12	60	7,7	8,1	0,64	13	8,1	40	1,7	0,2	0,2	0,03	42,1	100	4,5	77	18,5	43	26
(B)	50	55	2,1	0,2	11	8,3	15,7	0,7	0,1	0,2	0,02	16,7	100	3,2	42	55	22	12
CII Ca	60	59	2,1	0,08	26	8,6	8,3	0,5	0,05	0,3	0,01	54,4	100	5,2	34,3	60,5	24	10



Groupement IV (2)

Relevé 277

Alt. 1780, exp. S, pente 32°, sur Néocomien. Type:

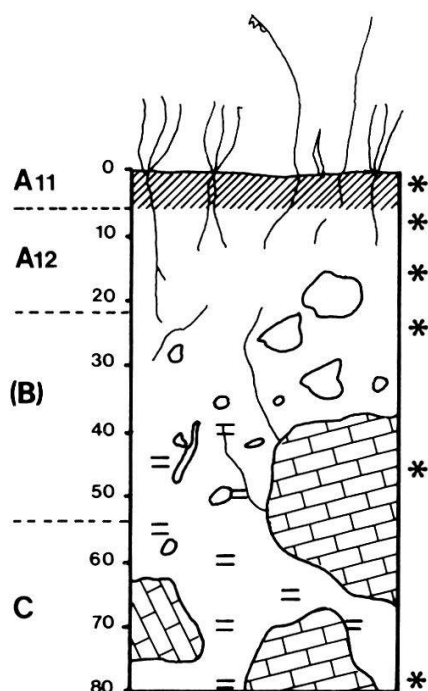
humocalcique.

A11: 10 YR 3/1 grumeaux 0,5 mm, polyédriques, décarbonaté.

A12: 10 YR 4/2 grumeaux ~ 3 mm, polyédriques, décarbonaté.

A13: 10 YR 4/2, grumeaux polyédriques, carbonaté.

Relevé : 277		Analyses chimiques					Cations még/100 g. au pH du sol							Granulométrie %			Eau du sol %	
Horizon	% sq.	CaCo3%	C %	N %	C/N	pH eau	Ca++	Mg++	K+	Na+	H+	T	S/T	Arg. < 2μ	Limon 2-50μ	Sable > 50μ	Cap. rét.	Pt flétri.
A 11	20	0	13,5	0,86	16	6,8	43,8	2	0,72	0,3	0,06	46,9	100	46,6	40,8	12,5	59	41
A 12	30	0,7	10	0,74	13	7,25	47	0,9	0,3	0,3	0,05	48,5	100	1,8	87,7	10,5	54	33
A 13	60	3,5	7,2	0,6	12	7,85	46	0,6	0,2	0,3	0,04	47,1	100	13,7	31,9	54,4	49	27



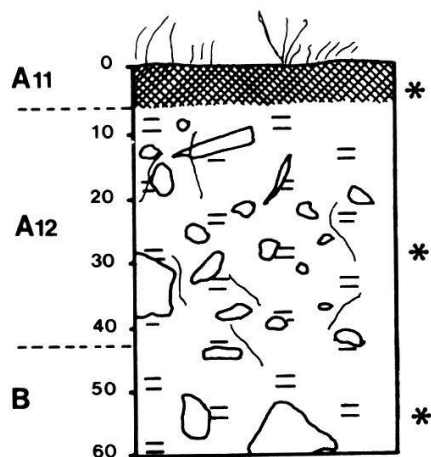
Groupement V

Relevé 278

Alt. 1780, exp. SSW, pente 32°, sur Néocomien.
Type: brun calcique.

- A₁₁: 10 YR 4/3, grumeaux fins (ø 0,5 cm),
décarbonaté, limoneux.
- A₁₂: 10 YR 4/4, grumeaux (ø 1 cm),
décarbonaté, limoneux.
- (B): 10 YR 5/4, structure polyédrique massive,
décarbonaté jusqu'à 40 cm;
- C: 2,5 YR 6/4, gris sans structure.

Relevé : 278		Analyses chimiques					Cations még/100 g. au pH du sol							Granulométrie			Eau du sol %	
Horizon	% sq	CaCo ₃ %	C %	N %	C/N	pH eau	Ca++	Mg++	K+	Na+	H+	T	S/T %	Arg. < 2μ	Lim. 2-50μ	Sable > 50 μ	Cap. rét.	Pt flétri.
A 11	-	-	9,3	0,68	14	5,65	25	2,7	0,6	0,2	0,23	28,7	99	47,2	43	9,7	53	33
A 12	-	-	5,3	0,50	11	5,80	25	1,5	0,3	0,3	0,24	27,3	99	52,5	36,9	10,6	46	28
A 12	-	-	4,2	0,44	10	5,7	18	1,2	0,2	0,3	1,1	20,8	94	69,8	19	11,2	42	27
(B)	10	-	3,0	0,34	9	5,6	16	0,9	0,2	0,3	1,2	18,6	93	54,7	31,6	13,8	41	20
(B)	20	1,5	2,4	0,28	9	7,3	20	0,5	0,2	0,3	0,05	21	96	3,6	82	14,5	43	22
C	50	54	1	0,12	8	8,3	25	0,3	0,1	0,2	0,03	25,6	99	15,7	45,1	39,1	29	15



Groupement VI

Relevé 400

Alt. 1635 m., exp. E, pente 40°, sur éboulis. Type:
brun calcaire.

- A₁₁: 10 YR 4/2, polyédrique, ø 3-10 mm,
squelette peu abondant, un peu soliflué.
- A₁₂: 10 YR 4/2, grenu-polyédrique, 2-5 mm,
terre fine, argileuse, "nougat"; carbonaté.
- B: 10 YR 4/3; "nougat", plus argileux que
A₁₂.

Relevé : 400		Analyses chimiques					Cations még/100 g. au pH du sol							Granulométrie %			Eau du sol %	
Horizon	% sq.	CaCo ₃ %	C %	N %	C/N	pH eau	Ca++	Mg++	K+	Na+	H+	T	S/T	Arg. < 2μ	Lim. 2-50μ	Sable >50μ	Cap. rét.	Pt flétri.
A 11	10	traces	11,9	1,01	12	7,1	48,8	1,3	0,7	0,2	0,07	51	100	54	36	10	68	37
A 12	50	40	2,7	0,30	9	8,25	30,8	0,4	0,2	0,2	0,04	32	100	3,5	56	40,5	33	16
B	60	52	0,8	0,23	3,5	8,4	26,2	0,3	0,2	0,2	0,04	26,9	100	14	41	45	29	14

franchement xérophile I, comprenant notamment *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum* et *Allium sphaerocephalon*, et l'absence des groupes méso-hygrophiles x, y et z.

Le **groupement IV** est pauvre en espèces originales (groupe g avec *Scabiosa lucida* et *Listera ovata*) et n'a pas de préférences écologiques extrêmes (tabl. 11, fig. 11, noyau 4). *Laserpitium siler* et *L. latifolium* y sont bien représentés. Il nous apparaît comme le cœur syntaxonomique-écologique des groupements à *Laserpitium siler* dans la région étudiée.

Le **groupement V** est le pôle hygrophile des pelouses à *Laserpitium siler* (tabl. 11): il possède des différentielles hygrophiles (groupe h; notamment *Dactylorhiza maculata*, *Parnassia palustris* et *Veratrum lobelianum*) et des préférentielles hygrophiles du *Caricion ferrugineae* (quelques espèces du groupe x, dont *Lathyrus laevigatus* et *Festuca violacea*), et parallèlement il lui manque des espèces xérophiles qui sont abondantes dans les autres pelouses à *Laserpitium siler* (groupes m, p, q, t). Cette tendance hygrophile est confirmée par le biotope: le groupe V occupe les sols les plus épais et les plus brunifiés (types brun calcaire à brun calcique, fig. 15). En outre, ses stations sont les plus élevées en altitude (tabl. 12), ce qui se traduit dans le cortège floristique: c'est le moins thermophile des pelouses à *Laserpitium siler* (tabl. 11, facteur T).

Le **groupement VI** est une aile eutrophe qui montre une parenté avec les pâturages parmi les pelouses à *Laserpitium siler* montagnardes et subalpines. La valeur indicatrice d'azote de la flore différentielle (groupe j, comprenant *Carum carvi*, *Ranunculus acris* s. str., *Cirsium eriophorum*, etc.) le montre bien (tabl. 11, facteur N). Les sols ne sont toutefois pas les plus brunifiés (fig. 15); le principal facteur déterminant semble être la pente réduite (tabl. 12).

9. MATÉRIAUX POUR UN PANORAMA SYNSYSTÉMATIQUE DES PELOUSES À *LASERPITIUM SILER* (Fig. 8, 9 et 16 à 19 en annexe)

9.1. Matériel et méthode

Nous utilisons nos quelque 250 relevés originaux, 150 relevés publiés de groupements apparentés, et 131 syntaxons voisins. Ce matériel déborde largement le domaine des seuls syntaxons riches en *Laserpitium siler*. Il est soumis à la stratégie générale proposée à la fin de nos essais méthodologiques (5.3). C'est-à-dire que nous réalisons trois AFC conjuguées à des clusterings sur des référentiels de taille différente :

1) Une «analyse originale», dont le référentiel correspond à peu près à l'ensemble de nos relevés originaux (AFC fig. 8 et clustering fig. 9, chap. 6).

2) Une «analyse restreinte», dont le référentiel est un choix de 300 relevés pris pour moitié dans nos relevés et pour moitié dans les syntaxons publiés les plus voisins (AFC fig. 16 et clustering fig. 17).

3) Une «analyse générale» portant sur 131 syntaxons considérés comme des unités résumées par la constance de leurs espèces (AFC fig. 18 et clustering fig. 19).

Ces trois niveaux d'analyse sont confrontés au cours de toute l'interprétation syntaxonomique. Ils se corroborent et se nuancent mutuellement,

parfois aussi se contredisent. Il nous est apparu qu'il était plus fructueux de les interpréter les trois simultanément, problème après problème, que successivement.

9.2 Résultats, discussions et conclusions

Rappel : 1 à 28	noyaux stables des figures 8 et 9
201 à 257	noyaux stables des figures 16 et 17
301 à 337	noyaux stables des figures 18 et 19
1 à 451	relevés originaux (tabl. 10, fig. 8, 9, 16, 17)
521 à 783	relevés publiés des figures 16 et 17
801 à 963	groupements végétaux des figures 18 et 19

9.2.1. *Astragalo-Laserpitietum* RICHARD 1984 (940)

Ce groupement décrit en Valais se distingue nettement de l'essaim des pelouses à *Laserpitium siler* de la dition, dès les premiers axes AFC (fig. 8) et dans des noyaux stables indépendants (8 et 9). Un seul relevé (fig. 8, 341) est en contact syntaxonomique avec cet essaim.

Le syntaxon occupe aussi une situation périphérique dans l'analyse générale; entre les groupements rattachés au *Seslerion* et ceux du *Xerobromion*, en marge des groupements riches en *Laserpitium siler* (fig. 18) relié par le clustering tantôt au *Seslerio-Laserpitietum* (**317** et **318**; fig. 19 a, c), tantôt au *Xerobromion* (**324**; fig. 19b). Sur le plan de la composition floristique, c'est donc un groupement bien typé.

9.2.2. *Association à Centranthus angustifolius* LIPPMAA1933 (933)

Ce groupement des éboulis secs subalpins du Briançonnais s'isole fortement par une composition floristique originale, surtout dans les dendrogrammes (fig. 19) où il n'est relié qu'à de très grands noeuds. Il est déjà partiellement mis en évidence par l'axe 3 de l'AFC générale de la figure 18.

9.2.3. *Seslerio-Laserpitietum* MOOR 57

Dans l'ensemble des autres pelouses à *Laserpitium siler*, une coupure syntaxonomique est évidente dans toutes les analyses réalisées: l'individualisation d'une aile xérothermophile qui réunit les groupements décrits comme *Seslerio-Laserpitietum* dans le Jura (846 et 916) et comme *Laserpitio-Seslerietum* dans le Jura de Souabe (840, forme pauvre sans *Laserpitium siler*), et nos groupements originaux I et II.

Dans l'analyse restreinte (fig. 16), les axes AFC 1 et 2 combinés séparent bien cette aile (**208, 209, 211, 214, 218** et **219**) d'une aile mésophile (**234, 246** et **249**) qui réunit nos groupements originaux IV, V et VI, et les groupements publiés analogues. Le cas du groupement original III sera discuté plus loin (9.2.4.2 et 9.2.5).

Dans l'AFC générale (fig. 18), l'aile xérothermophile (unités 890, 916, 846 et 840) est séparée de l'aile mésophile (unités à *Laserpitium siler* situées à

droite de l'origine sur l'axe 1) le long des axes 1 et 3. De même, les dendrogrammes généraux (fig. 19) confirment la coupure: l'aile mésophile est entièrement englobée dans le noyau **313**, l'aile xérophile s'en sépare dans les noyaux **317** et **318** et l'unité isolée 890, qui est reliée tantôt au noyau **317**, tantôt au **318**. De plus, le noyau **317** n'est jamais relié directement au noyau mésophile **313**, mais à des noyaux plus xérophiles: **319** *Stipion calamagrostidis* (a); **321** *Erico-Pinion* (a) ou **327** *Mesobromion* (b,c), tandis que le **318** est relié tantôt aux mêmes noyaux xérophiles (a, c), tantôt aux noyaux mésophiles des *Seslerietalia* (**314**, b). La distinction de cette aile xérophile est donc justifiée. Pour l'instant, il est suffisant de la considérer comme une seule association sous le nom de *Seslerio-Laserpitietum*.

Néanmoins, les AFC restreinte et générale révèlent un gradient thermophile (axe 1) dans cette association (fig. 16 et fig. 18, axe 1) :

1) Le *Seslerio-Laserpitietum* du Jura central plissé (846, noyau **318**, fig. 19 b), le seul qui soit directement relié par un des dendrogrammes au coeur des *Seslerietalia* (**314**), est le moins thermophile. Mais en son sein, l'AFC restreinte met en évidence un tel gradient (602 à 627). Le clustering (fig. 16) le confirme en divisant le groupement en divers noyaux stables selon le gradient (fig. 17, **211**, **214**, **218**), et d'autre part confirme la distinction synsystématique proposée par BÉGUIN (1972, tabl. 7) :

1.1) Les sous-associations *typicum* et *arctostaphyletosum* correspondent aux noyaux **218** pp, **220** pp, **219** et **214**, et sont l'aile culminale, comprise entre 980 m et 1'620 m d'altitude.

1.2) La sous-association *stipetosum* correspond au noyau stable **211**, projeté dans l'aile xérophile de l'association par l'AFC: les relevés publiés proviennent d'altitudes comprises entre 720 et 1'220 m.

2) Le *Seslerio-Laserpitietum* du Jura souabe (forme appauvrie, sans *Laserpitium siler*; 840) occupe le même niveau de xérophilie que l'association du Jura central plissé (846) dans l'AFC générale (fig. 18); le clustering le rapproche néanmoins du groupement plus xérophile de PUTOT (916) dans le noyau **317**.

3) Le *Seslerio-Laserpitietum* du Jura tabulaire (916) est plus xérophile si l'on en croit les AFC (fig. 18: unité 916 à gauche de 846 et 840; fig. 16: relevés 709-711 en moyenne à gauche du groupe de noyaux **211**, **214**, **218** et **219**). L'originalité du syntaxon est confirmée par le clustering restreint (fig. 17, 916), qui le sépare des groupements très voisins en AFC (**209**). Le relevé 711 est relié au noyau stable par 2 algorithmes, et complètement marginalisé par le troisième (fig. 17 c), ce qui ne contredit pas l'originalité du groupement. Le relevé 711 provient en effet d'une variante plus abyssale, comprise entre 580 et 800 m d'altitude (PUTOT 1975, p. 68).

4) Notre groupement original II (890), des Préalpes, situé entre 580 et 1'210 m d'altitude, voit son originalité confirmée par tous les niveaux d'analyse :

–noyau stable **2** dans l'analyse originale (fig. 8);

–cohésion dans le noyau **208** de l'analyse restreinte (fig. 16, principalement dans les petits noyaux **205**, **206** et **207**) où ses relevés sont séparés de ceux du groupement I;

–il est séparé du noyau le plus apparenté (**317**) dans l'analyse générale (fig. 19, et axes 2 et 3 de l'AFC de la fig. 18).

5). Notre groupement original I est la forme la plus xérothermophile de ce vaste «*Seslerio-Laserpitietum*». Clairement séparé du groupement II par l'analyse originale (fig. 8 et 9), il lui est plus intimement lié dans l'analyse restreinte : l'AFC (fig. 16) les soude, le groupement I néanmoins en position de pôle xérothermophile; le clustering les réunit dans le grand noyau **208** mais leurs relevés sont séparés au niveau des petits noyaux (voir **201** à **204**). Ce groupement est donc aussi une unité originale. Au sein des pelouses à *Laserpitium siler* des Préalpes, c'est la variante la plus abyssale, occupant des altitudes comprises entre 495 m et 950 m. Il forme la marge du vaste «*Seslerio-Laserpitietum*» du côté des pelouses steppiques (voir fig. 8, relevé 444).

9.2.4. L'aile «*Caricion*» des pelouses à *Laserpitium siler*

Tous les groupements publiés considérés ci-dessus ont été classés dans le *Seslerion*, ce qui correspond bien à la dichotomie xérophile / mésophile que toutes nos analyses numériques mettent en évidence.

Les autres groupements riches en *Laserpitium siler* forment un groupe plus compact, qui occupe la partie mésophile (à droite) du premier axe AFC à tous les niveaux d'analyse. Cette aile forme presque à elle seule le noyau stable **313** de l'analyse générale (fig. 18-19), et elle y est entièrement comprise. Seul le *Caricetum ferrugineae* du Vallon de Nant s'y associe, sans *Laserpitium siler* (856-857). De plus, ce noyau stable est compact sur les 3 premiers axes AFC (fig. 18) et ne s'intrique pas avec ses voisins. Cette aile correspond aussi aux deux noyaux stables supérieurs voisins **234** et **246** (et intermédiaires: **235** à **237**) dans l'analyse restreinte (fig. 16). Les syntaxons de cette aile proviennent des Préalpes et du Jura central. Ils ont tous été classés jusqu'ici dans le *Caricion ferrugineae* sauf le relevé de LUDI (915, «*schwer zu klassifizierende Bestand*») et le groupement de Naye (903) assimilé par DUTOIT (1934) à un «*Seslerio-Semperviretum*» où *Sesleria* manque parfois, largement compensée par la dominance de *Laserpitium siler*, et où «les espèces compagnes sont pour la plupart des praticoles ubiquistes, dont on retrouve un grand nombre dans les prairies à *Carex ferruginea*». Notre analyse générale (fig. 18, **314**) confirme la parenté de cette aile avec le *Caricion ferrugineae*.

La synsystème interne de cette aile «*Caricion*» est épineuse: plusieurs syntaxons publiés sous des noms différents s'enchevêtrent dans l'analyse restreinte (fig. 16). Symptomatique de cette difficulté est la discussion de RICHARD (1977, p. 18-22), qui recourt à l'AFC pour traiter un matériel analogue. En comparant sa carte factorielle à notre AFC restreinte (fig. 16), on se convaincra de l'influence du référentiel d'analyse (chap. 5.2) sur les projections AFC. Un premier examen de l'AFC restreinte (fig. 16) pourrait faire assimiler toute cette aile (**234** à **237**, et **246**) au vaste *Peucedano-Laserpitietum* RICHARD 77, dont les relevés (550 à 568) se trouvent bien répartis dans ces noyaux stables. Mais le clustering propose à nos trois niveaux référentiels une même dichotomie entre un pôle mésohygrophile (à droite sur l'axe AFC 1, 9.2.4.1) et un pôle mésoxérophile (9.2.4.2): cette coupure sépare les noyaux **4** et **5** de l'analyse originale (fig. 8); elle se retrouve dans l'analyse restreinte (fig. 16) entre les noyaux supérieurs **234** et **246** qui séparent assez bien les groupements originaux IV et V; elle se

retrouve enfin, moins affirmée, dans l'analyse générale (fig. 18) où le pôle mésohygrophile (avec le groupement V, 893) forme un petit noyau stable **312**. Cette dichotomie rejoint le principal résultat de RICHARD (1977), qui est une dichotomie de son *Peucedano-Laserpitietum* en deux sous-associations: ces dernières sont séparées par les noyaux **234** et **246** de notre analyse restreinte (fig. 16), à part quelques relevés intermédiaires (557 à 559).

9.2.4.1. Le pôle mésohygrophile de l'aile «Caricion»

C'est la marge mésophile des groupements riches en *Laserpitium siler*: dans le noyau **246** de l'analyse restreinte (fig. 16), comme dans le noyau **312** de l'analyse générale (fig. 18), des groupements riches en *Laserpitium siler* sont associés à des groupements où cette espèce régresse (*Serratulo-Caricetum*, BERSET 1969) ou disparaît (*Senecioni-Semperviretum*, RICHARD 1977; *Caricetum ferrugineae*, DUTOIT 1983).

Les groupements à *Laserpitium siler* dont les relevés sont regroupés dans ce pôle par l'analyse restreinte (fig. 16) sont les trois suivants:

- le *Peucedano-Laserpitietum* (rel. entre 562 et 568), sous-association à *Anemone narcissiflora* (RICHARD 1977)
- le «*Seslerio-semperviretum*» de Naye (rel. entre 758 et 770, DUTOIT 1934)
- notre groupement original V (rel. entre 167 et 420)

Ni le clustering ni les distributions sur les axes AFC ne séparent nettement ces 3 unités au sein du noyau supérieur **246**; peut-être le groupement V est-il plus ou moins juxtaposé à la sous-association à *Anemone narcissiflora* sur l'axe 2. Une analyse focalisée sur cet ensemble serait nécessaire pour aller plus loin dans l'examen syntaxonomique. Dans l'état actuel, nous proposons de considérer ces trois unités comme relevant d'un même syntaxon, sauf quelques relevés de DUTOIT (1934), qui sont sans doute de vrais *Seslerio-Semperviretum* (voir noyau **256**).

Il est à noter que le *Serratulo-Caricetum* (BERSET 1969), bien que voisin de ce pôle, s'en distingue clairement en formant ici le noyau **241** et par sa cohésion dans l'AFC de RICHARD (1977, fig. 4). C'est également l'opinion de ce dernier auteur.

9.2.4.2. Le pôle mésoxérophile de l'aile «Caricion»

Dans notre analyse restreinte (fig. 16), ce pôle correspond au noyau **234**. Tous les relevés sont riches en *Laserpitium siler* et *L. latifolium*. Il constitue le coeur syntaxonomique des pelouses à *Laserpitium siler*. Dans l'analyse générale (fig. 18), c'est la moitié gauche du noyau **313**. Mais notre analyse originale (fig. 8) met en évidence un grand noyau stable **3** qui se trouve pulvérisé par l'analyse restreinte (fig. 16): une partie seulement des relevés sont intégrés au noyau **234**. Le groupement original III (noyau **3**, fig. 8) pose donc un problème syntaxonomique que nous discuterons plus loin (9.2.5).

L'aile mésoxérophile groupe ici 4 unités riches en *Laserpitium siler*:

- notre groupement original IV: il est bien centré dans le noyau **313** de l'analyse générale (fig. 18, 892). Dans l'analyse restreinte (fig. 16), la majorité de ses relevés sont intégrés au grand noyau **234** (noyaux **229**, **231**, **232** et relevés isolés); un seul (368) se situe en marge du noyau mésohygrophile **246**

et quelques-uns (voir **235** et **236**) sont intermédiaires entre ce pôle (234) et le pôle mésohygrophile (246);

–le *Peucedano-Laserpitietum*, sous-association à *Buphtalmum salicifolium* (RICHARD 1977, rel. 550-555);

–l'Association à *Avena pratensis* et *Peucedanum austriacum* (BERSET 1954, unité 864, rel. entre 701 et 708);

–le *Campanulo-Laserpitietum* jurassien; il est rapproché des précédents par les AFC (fig. 16 : rel. entre 628 et 645; fig. 18 : unité 859). Il est aussi intégré à l'aile «Caricion» par le clustering général (fig. 18, 19, unité 859), et en majorité par le clustering restreint (fig. 16-17): le noyau **233** est intégré au **234**, tandis que le **237** est associé tantôt au **233**, tantôt au noyau mésophile **246**. Ceci nous semble suffisant pour rattacher le syntaxon à cette aile mésoxérophile, même si quelques relevés oscillent dans les dendrogrammes entre l'aile «Caricion» et le *Seslerio-Laserpitietum* (fig. 16 et 17, noyau 220). Notons en passant que le «relevé à *Carex sempervirens* et *Laserpitium siler*» de la Dôle (LÜDI 1953) fait certainement partie du *Campanulo-Laserpitietum* (voir fig. 16, relevé 773 dans noyau **237**).

Dans l'état actuel de nos analyses, seul s'isole le *Campanulo-Laserpitietum* jurassien (fig. 16, noyaux 237, 233 et 220 pp), tandis que les trois autres groupements sont amalgamés et semblent relever d'un seul syntaxon.

9.2.5. Le groupement original III

Le comportement syntaxonomique de ce groupement illustre parfaitement l'influence d'un changement de référentiel sur le clustering (chap. 5.2). Noyau stable dans l'analyse de nos seuls relevés originaux (fig. 8, noyau 3), il est pulvérisé par un clustering englobant d'autres relevés (fig. 16) : ses relevés ne sont pas intégrés aux petits noyaux stables des syntaxons voisins, mais il est décomposé et ses diverses composantes sont reliées tantôt à l'un tantôt à l'autre des voisins : c'est ce que nous appelons précisément un groupement intermédiaire. En l'occurrence (fig. 17), une partie des relevés (noyaux **224** à **228** et une dizaine de relevés isolés) sont intégrés au grand noyau **234** tandis que les autres (**212**, **215**, **216**, **217** et **223**, et trois relevés isolés) sont rattachés tantôt au noyau **234** tantôt aux noyaux du *Seslerio-Laserpitietum* (**208**, **211**, **214**, **218**). Cela correspond à leur position dans les AFC (fig. 8, 16 et 18, unité 891). Notre groupement original III est donc intermédiaire entre le *Seslerio-Laserpitietum* et le pôle mésoxérophile de l'aile «Caricion».

Est-il légitime de le considérer comme un syntaxon ? Nous ne le savons pas. Les arguments qui inciteraient à le faire sont :

–le fait que les relevés du groupement III ne sont pas intégrés aux noyaux stables des unités voisines (sauf le 188, noyau **231**, fig. 16);

–le fait qu'ils forment un «nuage» assez clairement séparé de ceux des groupements voisins dans l'AFC restreinte (fig. 16);

–la fréquence des stations de ce type dans la dition;

–la cohésion floristique des stations de ce type dans la dition (fig. 8, noyau **3**).

Mais d'autres arguments sont nécessaires pour une décision définitive.

Si tout ou partie des relevés du groupement III correspondaient à un

syntaxon, nous le rattacherions à l'aile «*Caricion*» dont il serait la marge xérophile. Ceci à cause de son intégration au noyau **313** de l'analyse générale (fig. 18, unité 891) et de l'intégration de la majorité de ses relevés au noyau **234** de l'analyse restreinte (fig. 16). Nous préciserions qu'il est fortement apparenté à la variante xérophile à *Dracocephalum ruyschiana* et *Carex humilis* du *Peucedano-Laserpitietum* (RICHARD 1977): voir en particulier le contact dans le noyau **228** (fig. 16).

9.2.6. *Le groupement original VI*

AFC et clustering l'isolent clairement dans nos deux référentiels inférieurs (fig. 8, noyaux **6**, **7** et relevés 351, 176, 402; fig. 16, noyau 249). Il est à la marge des groupements à *Laserpitium siler*, comme l'indiquent la faible constance de l'espèce (tabl. 10) et la position périphérique dans les AFC. S'il fait encore partie des groupements à *Laserpitium siler*, il occupe la marge de l'aile «*Caricion*» du côté des pâturages du *Cynosurion*; ses différentielles eutrophes voire nitrophiles le montrent aussi clairement que la proximité des relevés de pâturages dans les AFC : (fig. 8, noyau **28** et relevés 371 et 411; fig. 16, noyau **250**). Le clustering restreint (fig. 17) le rattache plutôt au noyau **246**, donc au pôle mésophile de l'aile «*Caricion*», ce que la position en AFC corrobore.

9.2.7. *Synthèse et conclusions*

Nous pouvons donc proposer le canevas synsystématique schématisé par la figure 20. Le gradient de variation floristique dominant est un gradient xérothermique, température et alimentation hydrique pouvant intervenir dans des proportions variables le long du gradient.

Il subsiste une question générale, posée par RICHARD (1977) et sous-jacente à cette étude: existe-t-il un «*Laserpition*», alliance de groupements où les dicotylédones de grande taille codomineraient avec les monocotylédones graminoides, où *Laserpitium siler* et *L. latifolium* trouveraient leur optimum, et qui regrouperait les associations évoquées ci-dessus, au voisinage des *Seslerietalia* ?

L'AFC générale (fig. 18) est favorable à cette thèse si l'on ne considère pas les découpages en noyaux stables:

—les groupements riches en *Laserpitium siler* forment un essaim relativement cohérent intercalé entre les alliances herbacées *Seslerion*, *Caricion ferrugineae*, *Trifolion medii*, *Stipion calamagrostidis*, *Geranion sanguinei* et *Mesobromion*;

—cet essaim est entouré d'une auréole de groupements disséminés dans toutes ces alliances et où *Laserpitium siler* pénètre avec une constance et une abondance réduites (fig. 18, de gauche à droite):

<i>Seslerion</i>	<i>Seslerio-Anthyllidetum</i> (917):	I +
	<i>Teucrio-Globularietum</i> (842):	IV r+
	<i>Veronico-Agrostietum</i> (848):	III r+
	<i>Seslerio-Arctostaphyletum</i> (845):	I +
	<i>Festucetum pumilae</i> (849):	+
	<i>Seslerio-Semperviretum</i> (935):	+
<i>Caricion ferrugineae</i> :	<i>Serratulo-Caricetum</i> (861):	III r+

(314)	<i>Molinia littoralis</i> -Gesellschaft (923):	I
	<i>Car. fer. calamagrostietosum</i> (855):	+
	<i>Car. fer. calamagrostietosum</i> (931):	III
	<i>Caricetum ferrugineae</i> (934):	+
	<i>Caricetum ferrugineae</i> (853):	I
	<i>Caricetum ferrugineae</i> (925):	+
<i>Trifolion medii</i> :	Groupement à <i>Crepis blatt.</i> et	
(320)	<i>Laserpitium latifolium</i> (863):	III +1
	<i>Lathyro-Vicetum</i> (875):	III +2
<i>Geranion sanguinei</i> :	<i>Geranio-Peucedanetum cervariae</i> (865):	I
(330)		
<i>Mesobromion</i> :	<i>Carlino-Caricetum</i> (829):	I
(327)		

En outre, l'espèce pénètre dans les groupements ligneux des alliances xéro-
philes voisines:

<i>Berberidion</i> :	<i>Valeriano-Rhamnetum</i> (863):	II
<i>Erico-Pinion</i> :	<i>Seseli-Pinetum</i> (941):	IV
(321)	<i>Knautio-Pinetum</i> (943):	I
<i>Buxo-Quercion</i> :	<i>Rhamno-Quercetum</i> (KISSLING 1983):	III r3

Cette distribution «en cloche» d'une espèce préférentielle est une condition nécessaire pour définir un syntaxon, mais elle n'est pas suffisante.

A l'inverse de l'AFC, le clustering général est défavorable à la thèse d'un «*Laserpition*» (fig. 18 et 19): il disperse les groupements riches en *Laserpitium siler* dans trois noyaux stables (317, 318 et 314), et laisse même des unités isolées (940, 890 et 933); et surtout ces diverses composantes sont reliées à diverses alliances: le noyau 317 et l'unité 890 au *Stipion*, au *Mesobromion* ou au *Seslerion* proche, l'unité 940 au *Xerobromion* ou au *Seslerion* proche; le noyau 313 est intégré à la majeure partie du *Caricion ferrugineae* par le truchement du noyau supérieur 314. Il n'y a pas de noyau stable qui regroupe toutes ou la plupart des unités riches en *Laserpitium siler*.

Les méthodes utilisées jusqu'à ce stade de l'étude n'imposent donc pas une solution objective.

9.3. Perspective

Il est nécessaire de rappeler que toute l'argumentation ci-dessus est fondée exclusivement sur la syntaxonomie numérique des compositions floristiques globales : nous avons décidé pour des raisons pratiques d'arrêter cette étude à cette coupure relativement naturelle qui sépare l'analyse numérique globale de l'analyse détaillée de la distribution des espèces. Il resterait encore beaucoup d'arguments phytosociologiques à examiner : écologie, espèces préférentielles, variations floristiques d'origine écologique ou purement phytogéographique, etc. ...Ensuite seulement, une synsystème solide pourrait être établie. Notre but était de montrer jusqu'à quel point peut conduire la syntaxonomie numérique.

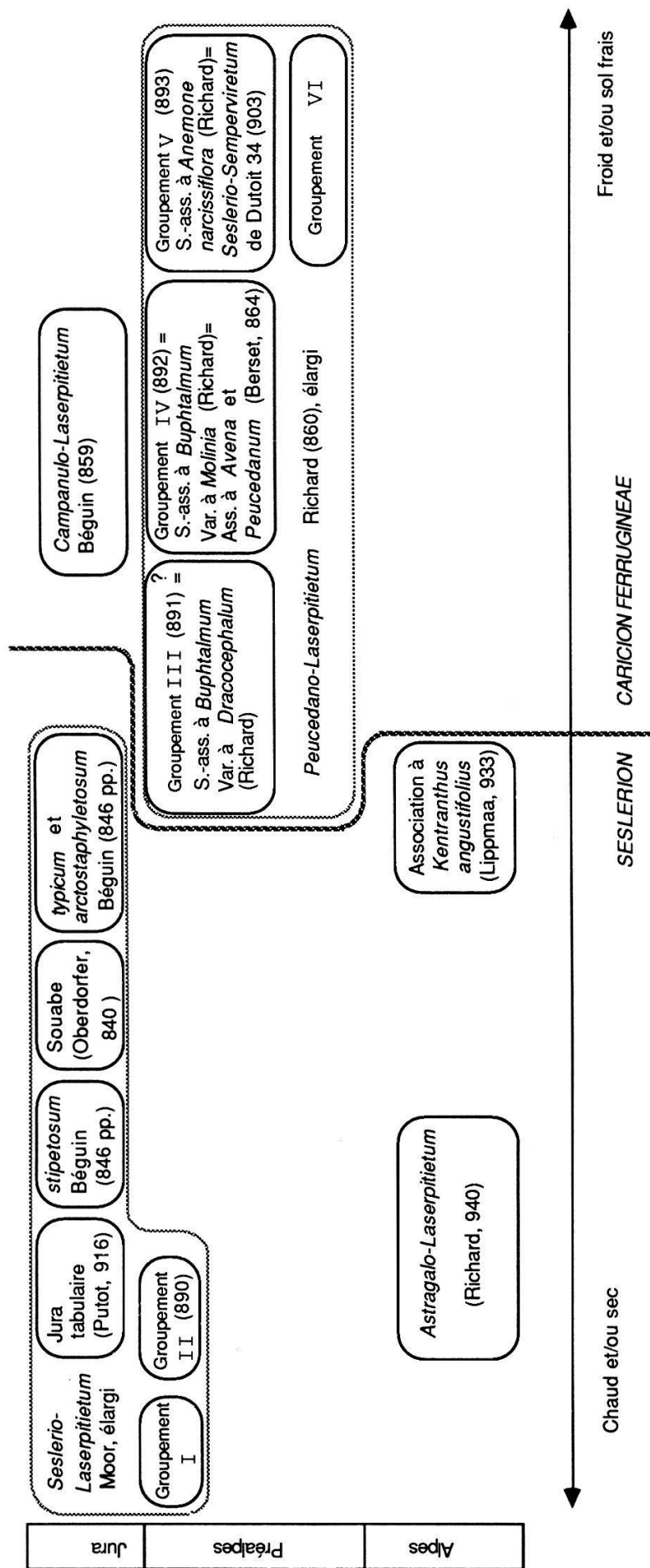


Figure 20. Canevas synsystématique confirmé et amendé par la syntaxonomie numérique
 Ce schéma résulte de l'utilisation conjointe de l'analyse factorielle des correspondances et du clustering appliqués au cortège floristique global
 (voir chap. 9.1), sans recourir à l'analyse des affinités sociologiques des espèces.

10. CONTRIBUTIONS ET PERSPECTIVES PRINCIPALES

10.1. *Un «essai»*

Cette étude n'est pas simplement l'application d'une méthode connue à un champ inexploré. Elle réenvisage la plupart des points de la méthode et de la problématique syntaxonomique sous l'angle d'une question permanente: comment décrire les variations de la composition floristique du tapis végétal d'une façon objective? Cette étude éprouve pratiquement les techniques, méthodes et concepts actuels à l'aide d'un matériel original (les pelouses à *Laserpitium siler*). C'est donc à proprement parler un «essai», avec ce que le mot comporte d'expérimental et d'inachevé.

En considérant les divers niveaux –technique, méthode, problématique et résultats– le centre de gravité est aux niveaux de la méthode et de la problématique. Nous discuterons successivement les contributions que cet essai apporte et les perspectives qu'il ouvre à ces quatre niveaux.

10.2. *Au plan des techniques numériques*

Ce travail tente de comparer et d'évaluer objectivement quelques-unes des innombrables techniques existantes, en les soumettant en particulier au test du coefficient cophénétique de SNEATH et SOKAL (chap. 3.2.2). Cette tentative n'a pas abouti à toutes les réponses que nous désirions, mais elle montre au moins un moyen de s'orienter dans le choix des techniques. De nombreux ouvrages présentent des catalogues de techniques, mais leur valeur relative n'est pas souvent discutée, ou seulement par des arguments intuitifs. Par contre, le coefficient cophénétique est une mesure reproductible de la validité d'une technique de taxonomie numérique.

Cette étude propose en outre une technique originale: l'«extraction de noyaux stables», permettant d'obtenir un résultat fiable à partir de plusieurs techniques de clustering (chap. 4.5). Cette technique simple a été pratiquée «manuellement» ici, mais elle pourrait être automatisée et jointe à une bibliothèque de programmes de clustering.

10.3. *Au plan de la méthode*

10.3.1. *Reproductibilité*

La phytosociologie intuitive s'est souvent vu reprocher de produire une synsystème qui ressemblait plus au chercheur qu'aux variations naturelles de la composition floristique. La méthode –comprise comme un enchaînement raisonné de techniques– composée ici (résumée dans le chapitre 5.3) échappe à cette critique: elle est reproductible, de la prise de données à l'interprétation syntaxonomique. Cette reproductibilité n'est pas originale pour la prise de données ni pour les analyses numériques mises en oeuvre.

L'originalité réside dans le fait que le mode d'interprétation des analyses numériques proposé ici est reproductible, sans pour autant recourir à des techniques statistiques sophistiquées. En particulier, les notions de relevés «intermédiaires» et «satellites» sont munies de critères objectifs (chap. 5.3., chiffres 8 et 9). Ainsi, la part de décision est fortement réduite dans notre démarche syntaxonomique.

Toutefois, la reproductibilité est une condition nécessaire, mais non suffisante, pour obtenir une bonne méthode. Une méthode reproductible peut notamment produire toujours le même artefact!

10.3.2. *Conformité à la «réalité» par la synthèse des techniques*

La méthode doit permettre d'obtenir une image conforme à la réalité. C'est la manière de rechercher cette conformité, plus que le degré de reproductibilité, qui distingue les grandes méthodes syntaxonomiques de BRAUN-BLANQUET, de SCHMID, de GOUNOT et des écoles américaines privilégiant l'ordination des relevés. Nous ne sommes pas en mesure de comparer la valeur relative de ces méthodes. La démarche proposée ici tient à la fois du processus classificateur de BRAUN-BLANQUET et de l'ordination. Notre seule ambition est de proposer une démarche aussi «conforme à la réalité» que possible et si possible compatible avec les concepts de la phytosociologie classique de BRAUN-BLANQUET.

Nous proposons avant tout d'éviter les artefacts produits par une technique en la combinant avec une autre. C'est sans doute notre principale contribution à la méthode: la conformité à la nature n'est pas dans l'image obtenue par l'application d'une seule technique, mais dans la synthèse «stéréoscopique» de plusieurs images (chap. 5.2). Nous avons montré l'utilité de la synthèse à quatre occasions:

1) L'extraction des noyaux stables à partir de plusieurs dendrogrammes permet d'éliminer les artefacts dans la démarche classificatrice (chap. 4.5).

2) L'application conjointe de l'analyse factorielle et du clustering se prête aussi bien à une conception continue qu'à une conception discontinue de la variation syntaxonomique. Un important a priori est donc évité. De plus, chacune des deux techniques est mieux interprétée grâce à l'autre (chap. 5.1).

3) La comparaison d'analyses numériques appliquées à des référentiels d'étendue différente permet d'éliminer les «illusions d'optique» dues au référentiel d'analyse (chap. 5.2. et 9.1).

4) Le mélange de relevés de différents auteurs dans le même domaine syntaxonomique pallie aussi aux artefacts liés à l'intuition personnelle dans le choix et la délimitation des stations (voir fig. 16).

10.4. *Au plan de la problématique*

Le «problème du continuum» était l'une des préoccupations initiales de cette étude. Par notre manière de choisir les stations, nous avons constitué un échantillon de relevés originaux propre à illustrer un continuum phytosociologique. Nous avons soumis cet échantillon à de nombreuses analyses numériques: les unes (AFC) privilégient l'image continue, les autres (clustering) l'image discontinue de la variation syntaxonomique.

A force d'associer ces images discontinue et continue, à force d'utiliser l'une pour interpréter l'autre, nous avons perdu tout motif d'opter entre une conception continue et une conception discontinue de la composition floristique du tapis végétal. L'expérience de Jorette (chap. 7) l'illustre bien (voir paires de figures 8 et 9, 12 et 13, 16 et 17, 18 et 19): dans un espace syntaxonomique où nous ne cherchions pas de discontinuités et où l'AFC n'en laisse pas apparaître, trois conceptions de la classification aussi différentes que les algorithmes de clustering, *average linkage*, *complete linkage* et *Ward's* placent des coupures presque aux mêmes endroits. Nous sommes dès lors incités à penser que les deux images, continue ou discontinue de la variation synsystématique sont justes l'une et l'autre. Par conséquent, elles ne sont que des images, des manières différentes de regarder, et la «nature du groupement végétal» nous échappe toujours autant. Au terme de cette étude, nous adoptons la formule de GOUNOT (1969, p. 218):

«Le dilemme, classification d'unités de végétation discrètes ou ordination d'un continuum, a été posé avec éclat depuis une vingtaine d'années [...]. À notre avis, il s'agit d'un faux dilemme [...]. La question, nous semble-t-il, n'est pas de savoir quelle est la nature profonde de la végétation dans l'absolu, mais beaucoup plus simplement de comparer aussi objectivement que possible l'efficacité relative de deux modèles de la végétation, l'un discontinu conduisant à des groupements végétaux distincts, l'autre continu aboutissant à un continuum, dont il importerait de préciser davantage la nature et la structure. On peut alors dépasser le dilemme en cherchant à construire un modèle de végétation suffisamment général pour pouvoir, en fonction de données concrètes, se particulariser en un modèle continu, discontinu ou même mixte».

10.5. *Au plan des résultats concrets*

Si cette étude est avant tout un essai méthodologique, ses résultats concrets ne sont pas négligeables pour autant. Ce travail apporte les contributions suivantes à une «monographie» des pelouses à *Laserpitium siler*:

- une analyse syntaxonomique et écologique de 250 relevés originaux représentatifs de la palette des variations possibles dans les Préalpes médianes (chap. 6 et 8, en particulier tabl. 10 et fig. 11);
- une confrontation avec les relevés d'autres auteurs dans la même région (fig. 16 et chap. 9.2);
- un large panorama du domaine synsystématique entourant les pelouses à *Laserpitium siler* (fig. 18, chap. 9.2 et fig. 20).

Et ces éléments sont obtenus par une méthode numérique fiable. Nous aboutissons à la proposition synsystématique de 13 types de pelouses à *Laserpitium siler*, à la charnière des deux alliances voisines *Seslerion* et *Caricion*.

Il reste à interpréter exhaustivement les groupes d'espèces dégagés (tabl. 10) ou implicites dans la synsystématique proposée (fig. 20). C'est seulement ainsi que l'on pourra éclaircir «définitivement» la position relative de tous ces groupements à *Laserpitium siler* dans les gradients écologiques, et parallèlement leurs affinités synsystématiques. Les rédacteurs s'arrêtent au seuil de cette étape décisive de l'interprétation pour deux motifs:

- elle n'était pas l'objectif de l'auteur, qui n'avait pas dépassé la distinction

des groupes de différentielles des «groupements originaux» (tabl. 10, groupes a à j), et son interprétation écologique (tabl. 11);

—elle est une étape d'appréciation et de décision, elle requiert donc —au-delà d'une méthode reproductible— une expérience personnelle des pelouses à *Laserpitium siler*.

BIBLIOGRAPHIE

- AICHINGER E., 1933. Vegetationskunde der Karawanken. *Pflanzensoziologie* 2. 329 p.
- BADOUX H., 1965. Atlas géologique de la Suisse, 1/25'000, feuille 1264. Comm. géol. suisse, Bâle.
- BARBE J., 1974. Contribution à l'étude phytosociologique du vignoble et des premiers plateaux du Jura central. *Thèse Fac. Sci. Techn. Univ. Besançon* 217, 190 p.
- BÉGUIN C., 1967. Contribution à l'étude écologique et phytosociologique du *Caricetum ferruginae* dans le Jura. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. nat.* 90.
- BÉGUIN C., 1972. Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura. *Mat. levé géobot. Suisse* 54, 190 p.
- BENZÉCRI J.-P. et coll., 1980. L'Analyse des données. Dunod, Paris, 2 tomes, 3ème éd.
- BERSET J., 1954. L'Association à *Avena pratensis* et *Peucedanum austriacum* du vallon des Morteys, Alpes fribourgeoises. *Vegetatio* 5-6: 511-516.
- BERSET J., 1968-69. Pâturages, prairies et marais montagnards et subalpins des Préalpes fribourgeoises. *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 58: 1-55.
- BINZ A., THOMMEN E. (Villaret P. éd.). 1976 (4ème éd). Flore de la Suisse, Griffon, 398 p.
- BLOOM S.A., 1980. Multivariate quantification of Community recovery, 141-151; in Cairns J. (éd.) 1980. The Recovery Process in Damaged Ecosystems. *Ann. Arbor. Science, Ann. Arbor.*, 167 p.
- BRAUN-BLANQUET J. 1961. Die inneralpine Trockenvegetation. *Geobot. selecta* 1, 273 p.
- BRAUN-BLANQUET J., 1964. Pflanzensoziologie, Springer, 865 p.
- BRAUN-BLANQUET J., 1969. Die Pflanzengesellschaften der rätischen Alpen im Rahmen ihrer Gesamtverbreitung. Chur, 100 p.
- BRAUN-BLANQUET J., SISSINGH G., VIEGER J., 1939. Klasse der *Vaccinio-Piceetea*. Prodromus der Pflanzengesellschaften, 6. *Com. Intern. Prodr. Phytosoc.*, 124 p.
- DIEM K., LENTNER C., 1972. Tables scientifiques. Ciba-Geigy, Bâle, 7e éd., 820 p.
- DUCHAUFOR P., 1983. Pédologie. I. Pédogenèse et Classification. Masson, Paris, 491 p.
- DUTOIT A., 1983. La végétation de l'étage subalpin du Vallon de Nant. *Protection Nat. et Sites Vaud.*, 131 p.
- DUTOIT D., 1934. Contribution à l'étude de la végétation du massif de Naye sur Montreux. *Mém. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 4: 363-413.
- GIACOMINI V., PIROLA A., WIKUS E., 1962. I Pascoli dell'alta Valle di S. Giacomo (Spluga). *Flora e Veget. italica* 4, 265 p.
- GOUNOT M., 1969. Méthodes d'études quantitatives de la végétation. Masson, Paris, 314 p.
- GROENEWOUD H. VAN, 1983. Cluster Analysis of simulated Vegetation Data. *Tuexenia* 3, 523-533.

- GUINOCHET M., 1938. Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Diss. Uni. Grenoble, *Comm. Sigma* 59, 458 p.
- GUINOCHET M., 1973. Phytosociologie. Masson, Paris.
- HARTIGAN J.A., 1975. Clustering Algorithms. Wiley, New York, 351 p.
- HEGG O., 1965. Untersuchung zur Pflanzensoziologie und Oekologie im Naturschutzgebiet Hohgant, Berner Voralpen; mit einem Beitrag zur Methodik der floristisch-statistischen Erfassung pflanzensoziologischer Zusammenhänge. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz.* 46, 188 p.
- HESS H.E., LANDOLT E., HIRZEL R., 1976-1980 (2ème éd). Flora der Schweiz. Birkhäuser, 3 vol.
- HOHN, W., 1936. Vegetationsstudien in Oberiberg (Schwyz). Die hygrophilen Pflanzengesellschaften. *Ber. Schw. Bot. Ges.* 46, 365-411.
- JAMBU M., 1978. Classification automatique pour l'analyse des données. 1. Méthodes et algorithmes. Dunod, Paris, 310 p.
- KISSLING P., 1983. Les chênaies du Jura central suisse. *Mémoires Inst. féd. rech. for.* 59: 213-438.
- LACOSTE A., 1972. L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. *Oecol. Plantar.* 7: 125-146.
- LACOSTE A., 1975. La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes), 2ème partie. *Phytocoenologia* 3: 123-346.
- LACOSTE A., ROUX M., 1971. L'analyse multidimensionnelle en Phytosociologie et en Ecologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes maritimes. I. L'analyse des données floristiques. *Oecologia Plant.* 6: 353-369.
- LANDOLT E., 1977. Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff. Geob. Inst. ETH, St. Rübel*, 64, 208 p.
- LEBART L., MORINEAU A., FÉNELON J.-P., 1982. Traitement des données statistiques. Dunod, 510 p.
- LERMAN I.C., 1981. Classification et analyse ordinale des données, Dunod, Paris, 740 p.
- LIPPERT W., 1966. Die Pflanzengesellschaften des Naturschutzgebietes Berchtesgaden. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 39: 67-122.
- LIPPMAN T., 1933. Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (Hautes-Alpes). *Acta Inst. Hort. Bot. Univ. Tartuensis III/3*, 96 p.
- LÜDI W., 1921. Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 9, 350 p.
- LÜDI W., 1948. Die Pflanzengesellschaften der Schynige-Platte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt. *Veröff. Geob. Inst. Rübel* 23, 400 p.
- LÜDI W., 1953. Bericht über den 9. Kurs in Alpenbotanik. *Ber. Geobot. Inst. Rübel Zürich* 1953: 14-53.
- MAAREL VAN DER, E., 1969. On the use of ordination models in Phytosociology. *Vegetatio* 19: 21-46.
- MAAREL VAN DER, E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* 39: 97-114.
- MONOD M., ZIEGLER P., 1983. Taxonomie numérique de 89 espèces européennes de la famille des *Gnomoniaceae*. *Mycologia Helvetica* 1/2: 101-124.
- MOOR M., SCHWARZ U., 1957. Die kartographische Darstellung der Vegetation des Creux du Van-Gebietes. *Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz* 37, 114 p.
- MUELLER-DOMBOIS D., ELLENBERG H., 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. Wiley, New York, 547 p.
- NIE N.H., HULL C.H., JENKINS J.G., STEINBRENNER K., BENT D.H., 1975. SPSS, Statistical Package for the Social Sciences. Mc Graw-Hill, New York, 675 p.
- OBERDORFER E., 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie* 10, 564 p.

- OBERDORFER E., 1978. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. II. 2ème éd. Fischer, Stuttgart, 356 p.
- OBERDORFER E., 1983. Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Ulmer, 1052 p.
- PUTOT P., 1975. Les groupements herbacés de la région de Morez-Bois d'Amont (Jura). Thèse Fac. Sci. Tech. Univ. Besançon 232, 119 p.
- RICHARD J.-L., 1968. Quelques groupements végétaux à la limite supérieure de la forêt dans les hautes chaînes du Jura. *Vegetatio* 16: 205-219.
- RICHARD J.-L., 1972. La végétation des crêtes rocheuses du Jura. *Bull. Soc. Bot. Suisse* 82: 68-112.
- RICHARD J.-L., 1977. La végétation du Vanil Noir et du Vallon des Morteys (Préalpes de la Suisse occidentale). *Bull. Soc. Frib. Sc. Nat.* 66: 1-52.
- RICHARD J.-L., 1984. Quelques associations végétales xérophiles du val de Binn (Haut-Valais, Suisse). *Botan. Helvet.* 94: 161-176.
- RICHARD J.-L., BEGUIN C., 1971. Un groupement pionnier à la limite supérieure de la forêt dans le Jura: le *Valeriano-Rhamnetum*. *Vegetatio* 22: 345-354.
- RITTER J., 1972. Les groupements végétaux des étages subalpin et alpin du Vercors méridional. Essai d'interprétation statistique. *Vegetatio* 24: 313-403.
- ROMANE F., 1972. Application à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Thèse, Doct. Ingr. Univ. Montpellier, 110 p.
- ROUX G., 1967. Un essai d'application de l'analyse factorielle à un problème de phytosociologie. Dipl. ét. sup. Univ. Paris-Orsay, 43 p.
- SCHWEINGRUBER F.H., 1972. Die subalpinen Zwergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare (Schweizerische nordwestliche Randalpen). *Mitt. Eidg. Anst. forst. Versuchsw.* 48: 195-504.
- SNEATH P.H.A., SOKAL R.R., 1973. Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco, 573 p.
- SPICHER A., 1980. Carte tectonique de la Suisse, 1:500'000. Commission géol. suisse, Bâle, 2ème éd.
- VILLARET P., 1956. Etude floristique de la Vallée d'Anzeindaz. Thèse Univ. Lausanne, 264 p.
- WHITTAKER R.H., 1972. Convergence of ordination and classification. In: Tüxen, R. (éd.). Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. *Ber. internat. Sympos. internat. Ver. Vegetationsk.*: 39-57.
- WHITTAKER R.H., 1973 (éd.). Ordination and Classification of Communities. *Handb. Veg. Sci.* 5, Junk, 737 p.
- WILDI O., ORLOCI L., 1983. Management and multivariate analysis of vegetation data. *Rep. swiss Inst. fort. res.* 215, 139 p.
- WISHART D., 1975. Clustan user manual. Computer Centre, Univ. College, London, 124 p.

Manuscrit reçu le 15 septembre 1988

© Société vaudoise des Sciences naturelles

Rédaction:

Jean-Louis Moret, Musée botanique cantonal, 14 b, av. de Cour, 1007 Lausanne

Composition: Société vaudoise des Sciences naturelles

Imprimerie: Héliographia SA, 1001 Lausanne

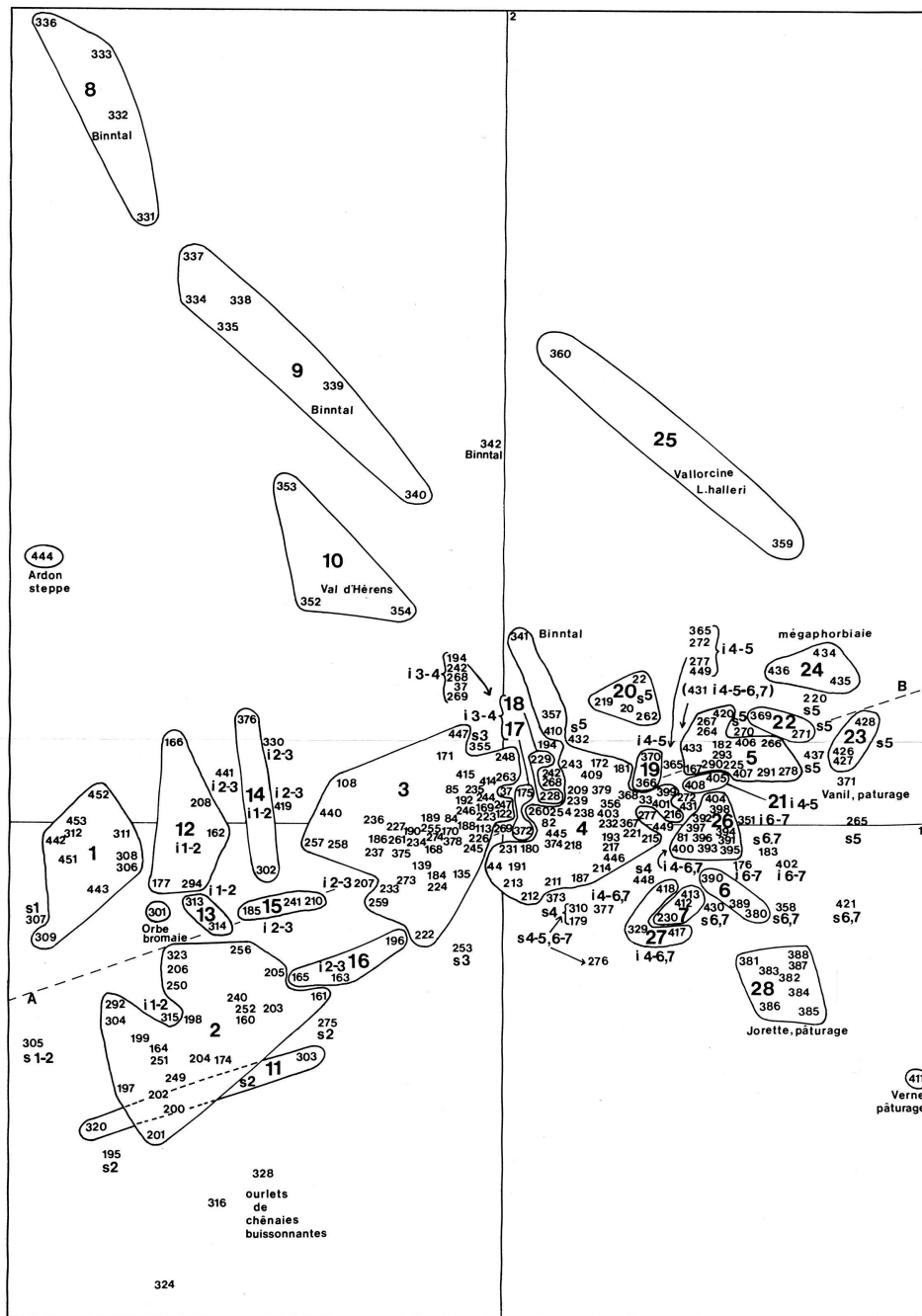


Figure 8 (Chap. 6.3.). AFC des relevés originaux de pelouses à *Laserpitium siler* 20-453 : 260 relevés, après élimination de 13 satellites trop excentriques (noyaux 29 à 32) d'une AFC préliminaire portant sur les 273 relevés de la figure 9.

1-28 : noyaux stables des dendrogrammes (fig. 9).
 AB : axe approximatif du nuage des pelouses riches en *Laserpitium siler* dans la dition.
 i4-6,7 : «intermédiaire» (définition sous 5.3) entre 4 et le groupe 6-7.
 s5 : «satellite» voisin du noyau stable 5.

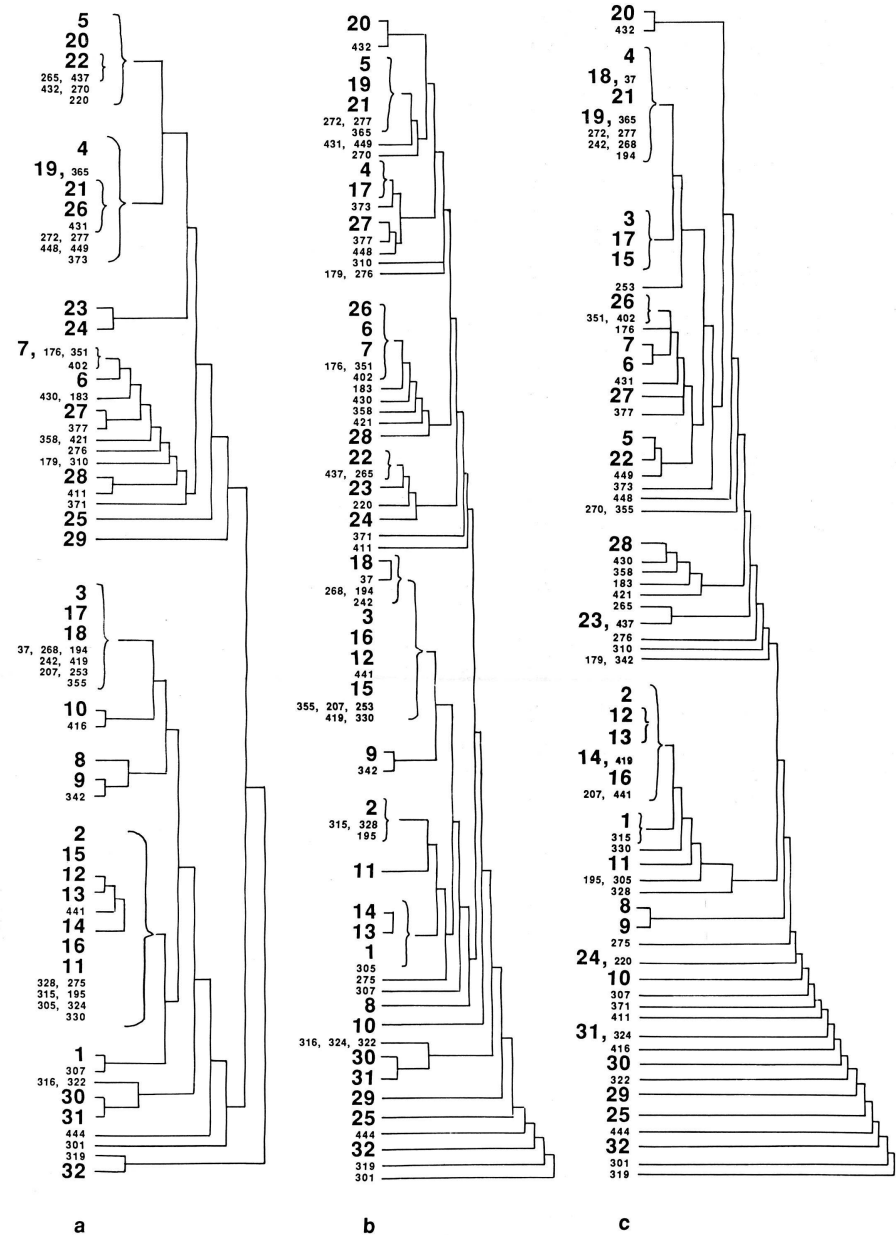


Figure 9 (Chap. 6.4.1.) - Clustering des relevés originaux de pelouses à *Laserpitium siler* et groupements analogues 273 relevés originaux, sauf: 331 à 342: RICHARD 1980; *Astragalus-Laserpitium* - 444: (Ardon) DELARZE; steppe. Programme CLUSTAN, avec distance euclidienne, appliqué aux données réduites par une AFC préalable (77 axes et pondération des coordonnées).
 Forme et symboles des dendrogrammes condensés: voir figure 5 (chap. 4.5).
 Trois algorithmes: a) Ward's, b) complete linkage, c) average linkage.
 1 à 32 : noyaux stables (liste des relevés appartenant aux noyaux, voir au dos)

Liste des relevés appartenant aux noyaux stables de la figure 9 (voir au dos)

1	306 451	308 452	309 453	311	312	442	443
2	160 200 240 304	161 201 249 323	164 202 250	174 203 251	197 204 252	198 205 256	199 206 292
3	84 168 189 227 245 259 414	85 169 190 233 246 261 415	108 170 192 234 247 263 440	113 171 222 235 248 273 447	122 184 223 236 255 274 450	135 186 224 237 257 375	139 188 226 244 258 378
4	33 191 215 238 357 403	44 193 216 239 367 409	82 209 217 243 368 410	172 211 218 254 374 445	180 212 221 260 379 446	181 213 231 341 399	187 214 232 356 401
5	167 290	182 291	225 293	264 406	266 407	267 420	278 433
6	380	389	390	20	20 262	22	219
7	230	412	413	21	405	408	
8	331 336	332	333	22	271	369	
9	334 338	335 339	337 340	23	426	427	428
10	352	353	354	24	434	435	436
11	303	320		25	359	360	
12	162 208	166 294	177	26	81 393 396 400	391 394 397 404	392 395 398
13	313	314		27	329	417	418
14	302	376		28	381 384 387	382 385 388	383 386
15	185	210	241	29	422 425	423	424
16	163	165	196	30	317	318	
17	175	372		31	321	325	
18	228	229		32	326	327	
19	366	370					

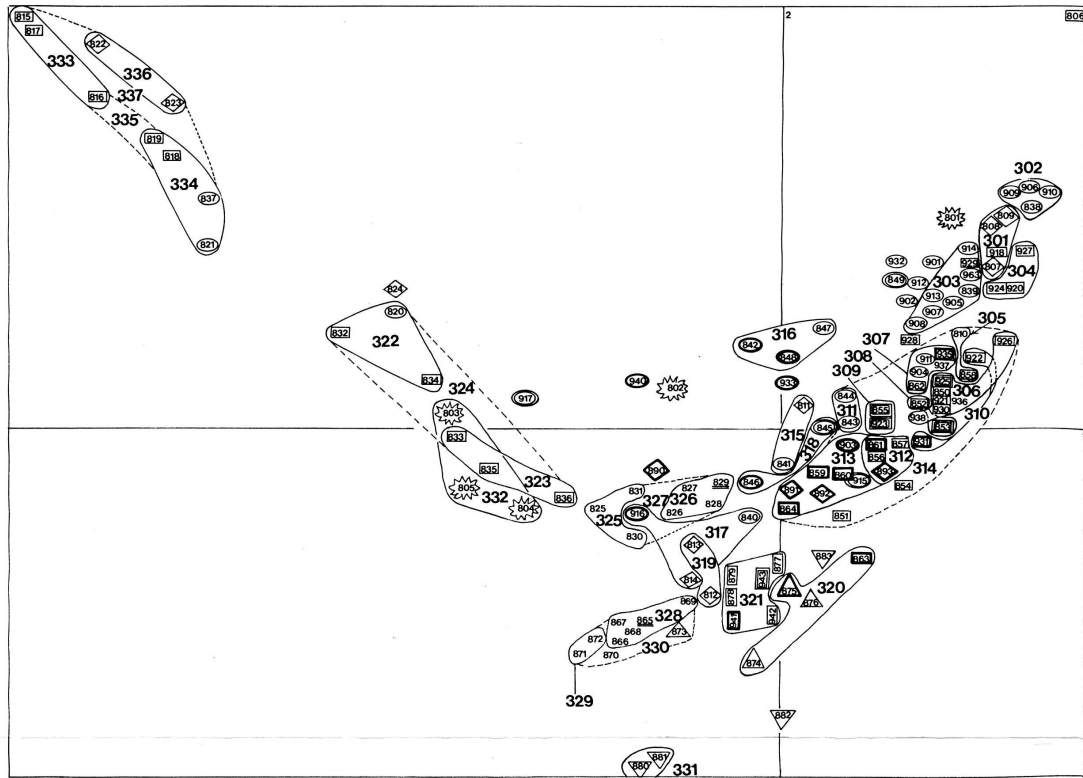


Figure 18 (Chap. 9.1) - AFC de l'analyse "générale" des pelouses à *Laserpitium siler* et Alliances voisines

Programme CORRES

Matériel: 131 groupements végétaux représentés par la constance de leurs espèces (codée selon 2.4), numérotés à partir de 801 (chiffres maigres). Les figurés indiquent dans quelle alliance ces groupements sont classés pour l'instant. La largeur du trait renseigne sur la présence de *Laserpitium siler*:

trait maigre : *Laserpitium siler* absent ou accidentel

double trait : " " de constance + à II

trait gras : " " de constance III à IV

301 à 337 : noyaux stables dégagés par le clustering (fig. 19), entourés d'un cerne

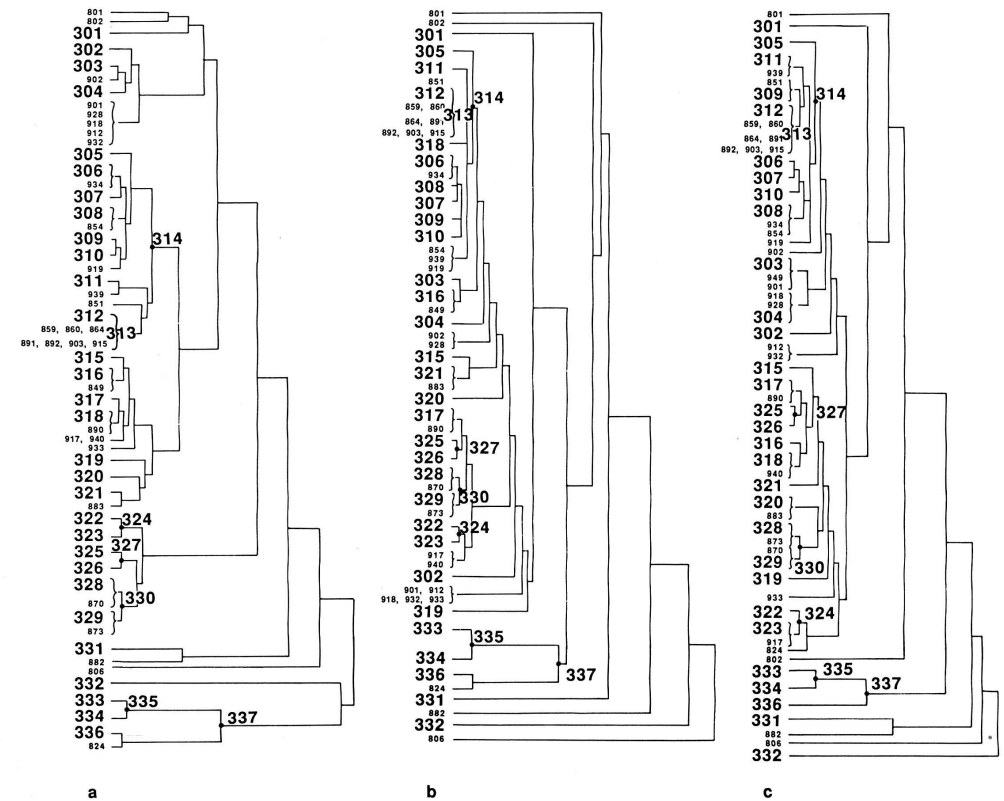


Figure 19 (Chap. 9.1.). Clustering de l'analyse "générale" des pelouses à *Laserpitium siler* et alliances voisines

Matériel comme figure 18.

Programme CLUSTAN, après réduction des données par une AFC préalable (50 axes, pondération des coordonnées); distance euclidienne.

Algorithmes: a) Ward's, b) average linkage, c) complete linkage.

Forme et symboles des dendrogrammes condensés: voir figure 5 (chap. 4.5).

801 et suivants : groupements végétaux

301 à 337 : noyaux stables; leur composition est fournie par les cerne reportés sur la figure 18.



305

□

C

327

1

C

1

330

1

- renforce l'isolement du *Thlaspiion rotundifolii* (806)
- isole le *Potentillion caulescentis* (801 à 805, 332)
 - le *Petasision paradoxii* (301)
 - le *Silpetio-Poion caloricus* (336 et 824)
- une partie du *Stipion calamagrostidis* (319)
- contribue à séparer :
 - le *Geranion sanguineum* (330) de l'*Erico-Pinion* (321)
 - le *Mesobromion* (327) des pelouses à *Laserpitium* ainsi que les xérophiles (317 et 318)
 - le *Sedyllobion fleischeri* du *Caricion ferrugineae* (voir 305)
- ne s'élève pas le *Seslerion* du *Caricion*.

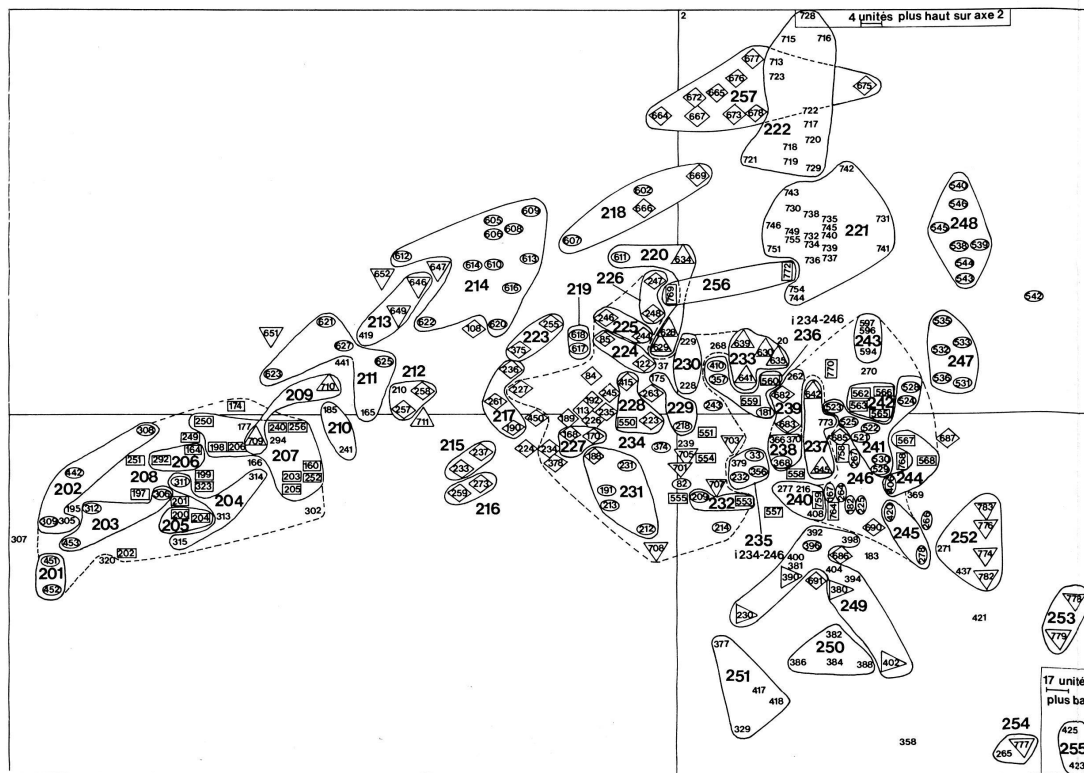


Figure 16 (Chap. 9.1) - AFC de l'analyse «restreinte» des pelouses à *Laserpitium siler*

Programme CORRES. 201 à 257 : noyaux stables du clustering fig. 17.

Matériel : 300 relevés de 3 types :

1. Numéros inférieurs à 500 et sans figuré: 55 relevés originaux n'appartenant pas aux groupements originaux décrits dans ce travail (chap. 8.2). Ces relevés sont introduits pour servir de «liant», pour restituer la palette de variation syntaxonomique continue entre les groupes typés.
2. Numéros inférieurs à 500 entourés d'un figuré: 98 relevés originaux appartenant aux 6 groupements originaux distingués dans ce travail (chap. 8.2).
3. Numéros supérieurs à 500 : 147 relevés publiés issus de toutes les associations médioeuropéennes de pelouses à *Laserpitium siler* et de quelques associations affines.

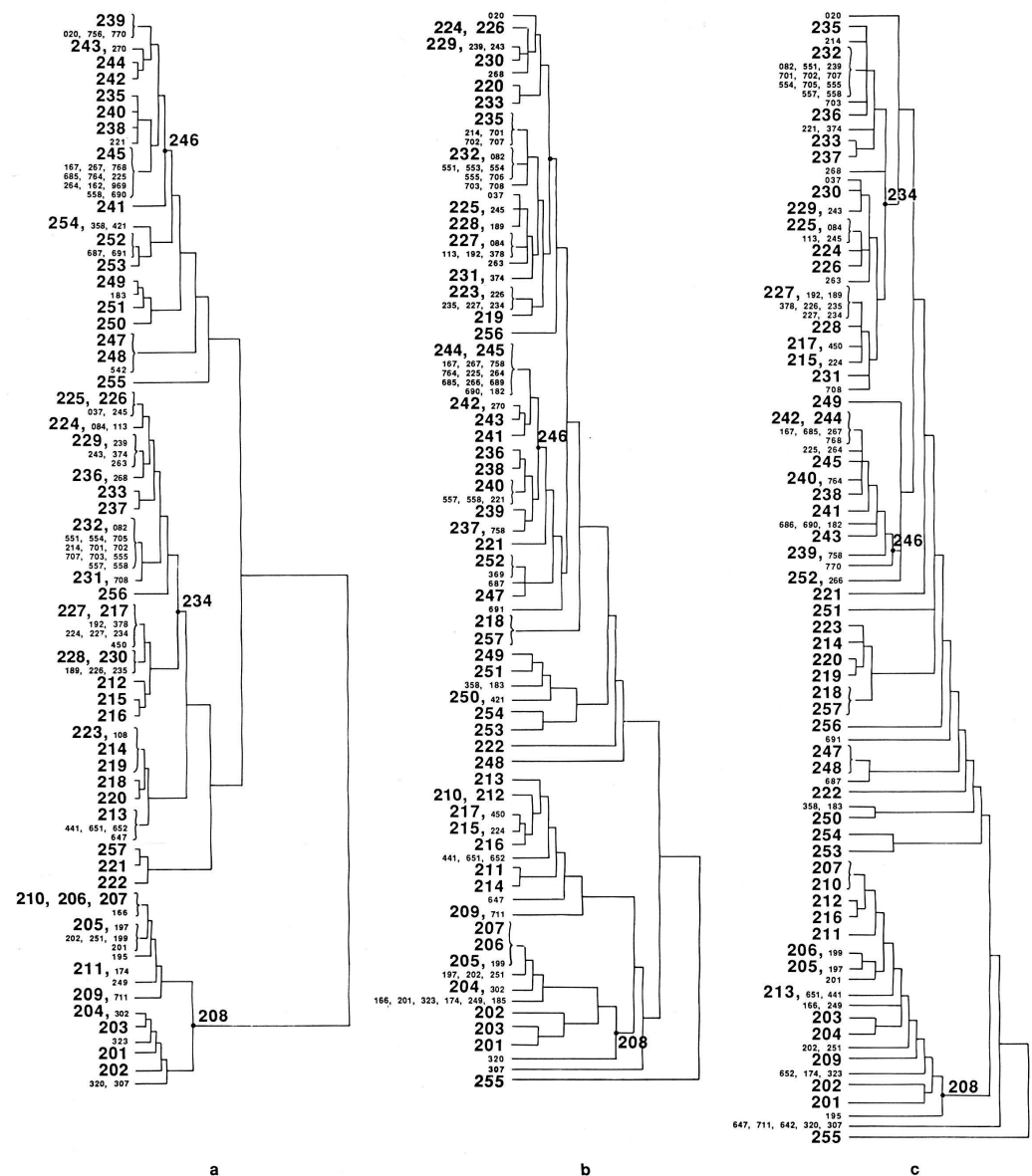


Figure 17 (Chap. 9.1.) - Clustering de l'analyse «restreinte» des pelouses à *Laserpitium siler*

Matériel comme figure 16

Programme CLUSTAN après réduction des données par une AFC préalable (88 axes, pondération des coordonnées); distance euclidienne.

Condensé des dendrogrammes produits par 3 algorithmes: a) Ward's, b) complete linkage, c) average linkage.

Forme et symboles des dendrogrammes condensés: voir figure 5 (chap. 4.5.).

20 à 770 relevés; 201 à 257: noyaux stables.

La composition des 57 noyaux stables est fournie par les cerne reportés sur la carte factorielle (fig. 16).



















Figuré du noyau	Numéros compris entre :	Nom du groupement	Référence	Numéro du groupement dans fig. 18-19
	306 et 453	Groupement original I	Chap. 8.2.	-
	160 et 323	Groupement original II	Chap. 8.2.	890
	84 et 378	Groupement original III	Chap. 8.2.	891
	33 et 410	Groupement original IV	Chap. 8.2.	892
	167 et 420	Groupement original V	Chap. 8.2.	893
	230 et 402	Groupement original VI	Chap. 8.2.	-
	521 et 530	<i>Serratulo-Caricetum sempervirentis</i>	BERSET (1969, p. 40)	861
	531 et 546	<i>Pulsatillo-Anemonetum</i>	BÉGUIN (1972, p. 68-69)	852
	550 et 551	Var. à <i>Dracocephalum</i>	Sass. à <i>Buphtalmum</i>	RICHARD (1977, p. 16) <i>Peucedano-Laserpitietum</i>
	553 et 558	Var. à <i>Molinia</i>		
	559 et 568	Sass. à <i>Anemone narcissiflora</i>		
[243]	594 et 597	<i>Senecioni-Semperviretum</i>	RICHARD (1977, p. 25)	862
	602 et 620	<i>typicum et arctostaphylet.</i>	Seslerio-Laserpitietum	BÉGUIN (1972, p. 76-77)
	621 et 627	<i>stipetosum</i>		
	628 et 645	<i>Campanulo-Laserpitietum</i>	BÉGUIN (1972, p. 76-77)	859
	646 et 652	<i>Teucrio-Globularietum</i>	RICHARD (1977, p. 26)	842
	664 et 678	<i>Seslerio-Arctostaphyletum</i>	BÉGUIN (1972, p. 90-91)	845
	682 et 691	<i>Caricetum ferrugineae calamagrostietosum</i>	DUTOIT (1983, VN 30)	856
	701 et 708	Ass. à <i>Avena pratensis</i> et <i>Peucedanum austriacum</i>	BERSET (1954, p. 511-516)	864
	709 et 711	<i>Seslerio-Laserpitietum</i>	PUTOT (1975, p. 68)	916
[222]	713 et 729	<i>Plantagini-Caricetum</i>	BÉGUIN (1972, p. 104-105)	844
[221]	730 et 755	<i>Seslerio-Caricetum jurassicum</i>	BÉGUIN (1972, p. 96-97)	843
	758 et 772	<i>Seslerio-Semperviretum</i>	DUTOIT (1934, p. 380-384)	903
[237]	773	Groupement à <i>Carex sempervirens</i> et <i>Laserpitium siler</i>	LÜDI (1953, p. 47)	915
	774 et 783	<i>Caricetum ferrugineae</i>	DUTOIT (1983, VN 33)	857
	20 et 441	55 relevés originaux hors groupement	Tableau 10	

Tableau 10 (Chap. 8.3) – Relevés originaux de pelouses à *Lascaipitum siller*[illegible]

[illegible]