

LA METHODE PHYTOSOCIOLOGIQUE SIGMATISTE OU BRAUN-BLANQUETO-TUXENIENNE

Rachid MEDDOUR

Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou, Faculté des Sciences Biologiques et Agronomiques,
Département des Sciences Agronomiques, BP 17 RP, 15 000, TIZI OUZOU, Algérie
rachid_meddour@yahoo.fr

2011

LA METHODE PHYTOSOCIOLOGIQUE SIGMATISTE OU BRAUN-BLANQUETO-TÜXENIENNE

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION
2. PRINCIPES ET CONCEPTS FONDAMENTAUX
3. L'ASSOCIATION VEGETALE : DEFINITION, PROPRIETES ET VARIATIONS
 - 3.1. DEFINITION
 - 3.2. PROPRIETES DE L'ASSOCIATION VEGETALE
 - 3.3. LES VARIATIONS DE L'ASSOCIATION
 - 3.3.1. Syntaxons de rang inférieur
 - 3.3.2. Groupement fragmentaire et groupement basal
4. LES ESPECES CARACTERISTIQUES
 - 4.1. RELATIVITE DE LA NOTION DE CARACTERISTIQUE
 - 4.2. LA TENDANCE ACTUELLE : LA COMBINAISON CARACTERISTIQUE
5. ETAPE ANALYTIQUE : REALISATION DES RELEVES
 - 5.1. PHASE DE TERRAIN
 - 5.2. LE CHOIX DE L'EMPLACEMENT DU RELEVÉ
 - 5.3. LA NOTION D'INDIVIDU D'ASSOCIATION
 - 5.4. L'HOMOGENEITE FLORISTIQUE
 - 5.5. L'AIRE MINIMALE
 - 5.6. LES CRITERES ANALYTIQUES
6. ETAPE SYNTHETIQUE DE TRAITEMENT DES DONNEES
 - 6.1. LA METHODE DES TABLEAUX
 - 6.2. LES LISTES SYNTHETIQUES ET LES CLASSES DE PRESENCE
 - 6.3. LES METHODES NUMERIQUES : ORDINATION ET CLASSIFICATION
 - 6.3.1. Introduction
 - 6.3.2. Principes et interprétation de l'AFC
 - 6.3.3. Intérêts et avantages de l'AFC en phytosociologie
 - 6.3.4. Critères de présence/absence vs. abondance-dominance en AFC
 - 6.3.5. Le cas des espèces rares ou accidentelles et l'effet Guttman
 - 6.3.6. Intérêt et complémentarité de la classification numérique (CAH notamment)
7. LES AUTRES METHODES PHYTOSOCIOLOGIQUES
 - 7.1. LA SYMPHYTOSOCIOLOGIE OU PHYTOSOCIOLOGIE PAYSAGERE
 - 7.2. LA PHYTOSOCIOLOGIE SYNUSIALE INTEGREE (PSI)
8. CONCLUSION

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. INTRODUCTION

A la suite de l'héritage phytogéographique du XIXe siècle (Ch. Flahault, C. Schröter, J. Pavillard ...), la *phytosociologie sigmatiste*¹ ou de l'école « züricho-montpelliéraine » a été élaborée par Josias Braun-Blanquet, qui en a jeté les bases dans les années 30, puis développée et affinée dans les années 50 par Reinhold Tüxen, qui a su rénover la phytosociologie historique, à peine émergée de la phytogéographie, en étudiant systématiquement les coïncidences floristico-écologiques (Géhu, 1993).

La phytosociologie² sigmatiste a connu un indiscutable succès mondial depuis son origine au début du XXe siècle, et les potentialités de cette science sont loin d'être épuisées (Gillet *et al.*, 1991). Elle propose en effet une méthode rigoureuse et théoriquement universelle pour décrire et comprendre les faits de végétation, dans une perspective à la fois phytoécologique et phytogéographique (Gillet *et al.*, 1991). La phytosociologie apparaît bien comme une discipline à part entière, dont l'objectif n'est pas uniquement la diagnose floristique et la classification des associations végétales : il comporte également l'étude de leur dynamique, de leurs relations avec les variables de l'environnement, de leur histoire, c'est-à-dire de leur évolution et de leur genèse (Bouxin, 2008).

La méthode de la phytosociologie sigmatiste ou encore Braun-Blanqueto-tüxenienne, ses étapes historiques, ses principes et ses techniques ont été amplement précisés dans plusieurs ouvrages ou publications, on peut se référer utilement à Braun-Blanquet (1964, 1979), Gounot (1969), Guinochet (1973), Whittaker (1973), Géhu (1974, 1980, 1987, 1992, 1996), Mueller Dombois & Ellenberg (1974), Werger (1974), van der Maarel (1975), Westhoff & van der Maarel (1978), Pignatti (1980, 2000), Géhu & Rivas-Martinez (1981), van den Berghen (1982), De Foucault (1986 a & b, 2005), Rivas-Martinez (1987, 2001), Rameau (1987, 1988), Dierschke (1994), Delpech (1996, 2006), Lahondère (1997), Lacoste & Salanon (2001), Julve (2002).

On peut également se référer à Meddour (1994, 1996, 2008). Nous avons eu l'occasion d'exposer à plusieurs reprises les principes essentiels de la méthode phytosociologique, que nous utilisons dans nos travaux personnels depuis 1983, dans le cas de nombreux encadrements de mémoire et dans l'enseignement du module de biocénologie depuis 1988, soit un ¼ de siècle consacré à cette méthodologie, tant sur le plan conceptuel que pratique.

Aussi, nous rappellerons ici les concepts fondamentaux, tout en insistant sur l'infléchissement de certains concepts de base, rendant la méthode plus souple, et sur les perfectionnements qui ont été introduits, surtout depuis les années 1970, tant au niveau de l'étape analytique de réalisation de relevés au terrain, qu'au niveau de l'étape synthétique comparative d'élaboration des tableaux ou d'ordination des données. Enfin, nous soulignerons quelques difficultés méthodologiques spécifiques au milieu forestier, difficultés largement exposées par Rameau (1985).

2. PRINCIPES ET CONCEPTS FONDAMENTAUX

La phytosociologie sigmatiste est la science des groupements végétaux, c'est-à-dire des *syntaxons*³ (Géhu, 1991). Cette science est ordonnée en un système hiérarchisé, le *synsystème*

¹ Adjectif forgé par Egler (1954 *in* Meddour, 1996), sigle de la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine, qui était dirigée par Braun-Blanquet à Montpellier, mais aussi de la lettre grecque sigma (Σ), utilisée pour signifier « somme », ce qui est porteur à la fois d'une indication méthodologique et d'une appartenance d'école (Géhu, 1979).

² Sont plus ou moins synonymes les termes de sociologie végétale, de phytocoenologie (proposé par Gams en 1918) et de synécologie (Géhu, 1991).

³ Syntaxon = unité (phyto)coenologique de classification d'un niveau hiérarchique quelconque (Delpech & Géhu, 1988) et aussi unité systématique de classement des individus d'association (Rameau, 1985).

ou système phytosociologique (i.e. ensemble des structures formelles plus ou moins emboîtées des unités phytosociologiques de divers niveaux hiérarchiques), où l'association végétale⁴ est l'unité élémentaire fondamentale (Géhu & Rivas-Martinez, 1981 ; Delpech & Géhu, 1988).

La phytosociologie sigmatiste, rappelons-le, repose sur le postulat suivant : l'espèce végétale, et mieux encore l'association végétale, sont considérées comme les meilleurs *intégrateurs* de tous les facteurs écologiques (climatiques, édaphiques, biotiques et anthropiques) responsables de la répartition de la végétation (Béguin *et al.*, 1979). Chaque taxon considéré isolément, apporte déjà par sa seule présence toute une série d'informations (physiologique, écologique, chorologique, sociologique, dynamique) qui lui confèrent une valeur prédictive (Ellenberg, 1979 *in* Delpech & Géhu, 1988). Il faut ici insister sur le haut pouvoir de résolution des espèces herbacées vis-à-vis des conditions écologiques du milieu, bien plus élevé que celui des espèces arbustives et arborescentes (Decocq, 1997). La somme d'informations intégrée par toutes les espèces représentées dans une communauté végétale est considérable (Delpech & Géhu, 1988). A ce sujet, Pignatti (2000) affirme que la fonction de bio-indication devient de plus en plus précise, lorsqu'augmente le nombre d'espèces présentes dans un espace écologique. Il en résulte qu'une communauté végétale spontanée floristiquement homogène traduit une combinaison précise de valeurs des facteurs écologiques (pouvoir informatif élevé). La végétation spontanée est donc utilisée comme le reflet fidèle des conditions stationnelles, elle en est l'expression synthétique (Béguin *et al.*, 1979 ; Rameau, 1985, 1987). De plus, c'est elle qui structure l'ensemble de la biocénose et par conséquent du système écologique (Delpech & Géhu, 1988).

Enfin, ne l'oublions pas, l'objectif de la phytosociologie est la description et la compréhension de la végétation, l'organisation bidimensionnelle spatiale et temporelle, sur les plans qualitatif et quantitatif des espèces végétales qui la constituent (Rameau, 1987).

De Foucault (1984, 1986 a & b) a proposé une théorie novatrice de la phytosociologie sigmatiste qui présente deux aspects fondamentaux et complémentaires :

- C'est une *morphologie*, i.e. une description des *formes* élémentaires que sont les individus d'association ; ceux-ci sont comparés entre eux à l'aide de relevés floristiques qui permettent une typologie et une classification hiérarchique des syntaxons.
- C'est une *physique*, qui vise à mettre en évidence des lois phytosociologiques unissant les syntaxons avec les agents de leur *déterminisme*. La végétation est un effet, la causalité tient essentiellement à l'ensemble des facteurs écologiques, dynamiques et historiques. La répétition absolue de la relation entre une cause et un effet, à l'intérieur de l'aire géographique où le syntaxon s'inscrit (aire limitée par les facteurs écologiques et historiques), donne naissance à une loi phytosociologique.

C'est aussi l'étude d'un « caché », du milieu, par l'intermédiaire de ce détecteur privilégié que constituent les végétaux. La phytosociologie sigmatiste est donc une morpho-physique, dont les étapes intellectuelles peuvent s'ordonner comme sur la figure 1.

L'*approche systémique* qualitative des phénomènes phytosociologiques est une démarche originale qui a été introduite en phytosociologie par De Foucault en 1984, pour comprendre les multiples interactions existant entre les différents groupements végétaux des prairies hygrophiles (Decocq, 1997). Elle a depuis été étendue à d'autres types de végétations, notamment arbustives (De Foucault, 1991) et forestières (Decocq, 1997).

⁴ Alexander von Humboldt, qui publia en 1805 un essai sur « la géographie des plantes », est probablement le premier auteur à utiliser la notion d'*association végétale* (Francour, s.d.), c'est-à-dire un siècle avant sa définition officielle par Flahault & Schröter en 1910, lors du Congrès international de Botanique de Bruxelles.

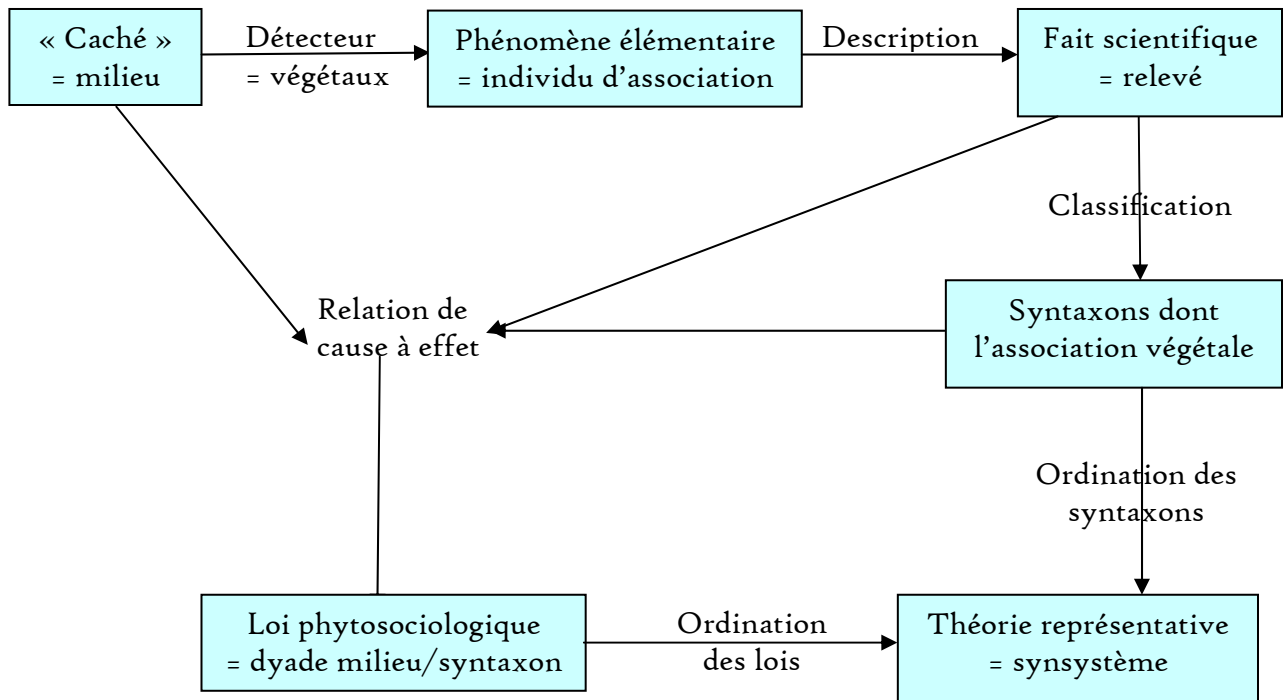


Figure 1. Ordinogramme de la démarche systémique de la phytosociologie sigmatiste (d'après De Foucault, 1985).

Cette systématisation traduit une évolution importante dans la définition des unités par la recherche de leur *déterminisme*, évolution qui permettra, lorsque ce concept sera intégré systématiquement dans les études, d'écarter certaines unités artificielles non valables, dont aucun déterminisme spécifique ne pourrait être mis en évidence (Rameau, 1985).

3. L'ASSOCIATION VEGETALE : DEFINITION, PROPRIETES ET VARIATIONS

3.1. DEFINITION

Dans l'introduction de son ouvrage magistral « *Phytosociologie* », Guinochet (1973) définit la notion intuitive d'association végétale comme résultant de l'observation suivante : « *pour quelqu'un qui connaît suffisamment les plantes dans la nature, le simple rappel du nom de l'une d'elles évoque instantanément dans son esprit, non seulement son image, mais encore celle d'un certain nombre d'autres que l'on trouve ordinairement dans les mêmes conditions qu'elle* ».

Le concept d'association végétale est en fait la véritable clé de voûte de la phytosociologie sigmatiste. Nous en retiendrons deux définitions :

- La première fait intervenir essentiellement le critère floristico-statistique : l'association végétale est définie par « une combinaison répétitive originale d'espèces⁵, dont certaines dites *caractéristiques* lui sont particulièrement liées, les autres étant qualifiées de *compagnes* », i.e. un ensemble spécifique normal (*sensu* Guinochet, 1973) ou une combinaison spécifique originale (*sensu* De Foucault, 1981). Cette combinaison floristique des espèces végétales est le fondement même du système phytosociologique (Géhu, 1992).

⁵ Le terme espèce ici et en général dans la suite du texte inclut les taxons infraspécifiques, comme l'ont fait remarquer Dengler *et al.* (2005). D'ailleurs, Westhoff & van der Maarel (1978) le précisent bien en notant que les syntaxons sont en général caractérisés par les espèces, mais les sous-espèces, variétés et écotypes contribuent également à la définition d'unités syntaxonomiques inférieures ou d'associations géovicariantes.

- La seconde préconise en plus des données floristiques la prise en compte de certaines propriétés de l'association végétale, celle-ci étant un « concept abstrait qui se dégage d'un ensemble d'individus d'association (seul objet concret) possédant en commun à peu près les mêmes caractères floristiques (i.e. aux fluctuations aléatoires près), *structuraux, statistiques, écologiques, dynamiques, chorologiques et historiques* » (Géhu, 1980, 1991, 1992 ; Géhu & Rivas-Martinez, 1981).

Indiquons, par ailleurs, que l'expression *groupement végétal* désigne une catégorie phytosociologique de rang indéterminé et que *communauté végétale* (plant community) est considérée, en général, comme équivalente (Guinochet, 1973).

3.2. PROPRIETES DE L'ASSOCIATION VEGETALE

A la suite de Guinochet (1973), on s'accorde à reconnaître en l'association végétale une catégorie polythétique, i.e. une catégorie définie par un certain nombre de critères conjoints (Géhu & Rivas-Martinez, 1981 ; Rameau, 1987 ; Géhu, 1992), dont « la possession de la totalité n'est pas nécessaire ni celle d'un seul suffisante pour décider si un objet en fait ou non partie » (Dupouey, 1988) :

- Critère floristique

Le critère floristique est le critère de base, primordial pour la phytosociologie et il doit le rester. Comme le souligne Géhu (1996), l'association végétale se dégage d'un ensemble d'individus d'association possédant en commun à peu près les mêmes caractères floristiques (combinaison d'espèces identiques). La qualité essentielle des associations végétales réside dans leurs espèces constitutives parce qu'elles sont porteuses d'informations précises, notamment celles d'ordre écologique et chorologique, qui peuvent être avantageusement utilisées. Les espèces végétales d'une association expriment, d'une façon ou d'une autre, la diversité du patrimoine phytogénétique. Mais, toutes les espèces de la combinaison floristique n'ont pas, de façon formelle ou relative, la même valeur informative.

- Critère statistique

L'association doit posséder une combinaison statistiquement répétitive des espèces caractéristiques, différentielles et compagnes, i.e. de leur ensemble spécifique. La répétitivité de la combinaison d'espèces apporte une aide précieuse à l'appréciation de l'homogénéité structurale et écologique de la communauté végétale, donc à sa délimitation (Delpech & Géhu, 1988). « *La répétitivité est à la phytosociologie, ce qu'est la reproductibilité aux sciences expérimentales* » (Géhu, 1987).

- Critère structural

La répétitivité de la combinaison floristique doit se situer dans une seule et même catégorie structurale (même physionomie, même stratification, même niveau de biomasse), peu importe qu'elle soit selon le type de communauté très simple (synusiale) ou fort complexe (phytocénotique). En outre, pour étudier concrètement une communauté, il faut avoir caractérisé sa structure, car la connaissance des formes est un préalable nécessaire à l'étude des fonctions (Delpech & Géhu, 1988). A ce propos, Géhu (1998, 2000) attire l'attention sur le fait que le code de nomenclature phytosociologique recommande de baser le nom d'un syntaxon sur une espèce structurellement dominante (en abondance et en strate) dans le groupement étudié.

- Critère écologique

L'association doit correspondre à un milieu écologique très homogène, singulier et précis et doit se situer dans un contexte écologique finement défini. Elle possède et contribue à caractériser un biotope particulier. De la qualité de ce critère synécologique dépendra la fiabilité du

synsystème phytosociologique en tant que *système typologique des milieux ou habitats* (Géhu, 2000).

- Critère dynamique

L'association possède une signification dynamique⁶ déterminée à l'intérieur d'une série de végétation, soit climacique, soit spécialisée. Chaque communauté possède une signification évolutive précise à l'intérieur d'une série de végétation climatophile ou édaphophile, i.e. allant vers un groupement climacique ou vers un groupement spécialisé (Géhu, 1991). Elle est un stade initial, intermédiaire, final ou déviant (par ex. nitrophile) de la dynamique progressive ou régressive de la végétation. Il peut s'agir, enfin, d'une communauté végétale au sein d'une série dynamique de végétation ou de variations à l'intérieur même d'une communauté (Géhu, 1991, 1998).

- Critère chorologique

Chaque association possède une aire⁷ géographique particulière, plus ou moins étendue, qui lui est propre, autrement dit un caractère de *territorialité* précis (Géhu, 2000). Une association ne peut être considérée comme bien connue et bien délimitée que si l'on connaît exactement ses limites géographiques. Il existe des associations répandues à travers d'immenses territoires et d'autres réduites à une aire confinée. Par exemple, les communautés végétales des parois rocheuses, des pelouses, des arrières-dunes... occupent des territoires bien plus localisés et restreints en général que celles des milieux aquatiques ou fortement anthropisés (Géhu, 1996). Plus une aire est petite (*synendémisme*) plus, en général, est originale et précieuse l'association sur le plan patrimonial.

- Critère historique

Les groupements sont plus ou moins jeunes ou anciens ; ils appartiennent à des séries actuelles ou correspondent à des vestiges de séries anciennes informant sur l'histoire climacique du peuplement végétal de la région. Les associations relictuelles souvent réfugiées dans des habitats contraignants, parce qu'elles correspondent à des séries climaciques anciennes, présentent souvent un grand intérêt patrimonial et de bio-évaluation des milieux (Géhu, 2000). Il est extrêmement important pour la compréhension et la sauvegarde du patrimoine biologique de reconnaître ce type de communautés relictuelles, témoins de conditions climatiques passées (Géhu, 2000).

L'association végétale (territoriale) est donc caractérisée maintenant, à l'inverse des *grandes associations régionales*⁸ d'antan, par une amplitude assez étroite, contrairement au début de la phytosociologie. En plus des critères floristico-statistiques, elle s'inscrit dans un contexte géographique précis, car sa signification est territoriale (Géhu, 1996, 2000), et dans un cadre écologique et dynamique défini et homogène (Rameau, 1987, 1988 ; Géhu, 2000). Cette acception actuelle plus restreinte de l'association lui confère une valeur informative (biocoenotest) plus grande vis-à-vis des milieux de vie ou biotopes, fondements des écosystèmes et des *territoires phytogéographiques* (Géhu, 1980, 1991).

⁶ Le dynamisme de la végétation était bien présent dès la première phase de la phytosociologie, sous la rubrique *syndynamique* dans Braun-Blanquet (1928 in Pignatti, 1997).

⁷ La notion d'aire pour les unités phytosociologiques apparaît dès les débuts de la phytosociologie, dans Braun-Blanquet (1928 in Géhu, 1996), sous la rubrique *synchorologie*, qui incluait non seulement les données de la répartition géographique des syntaxons, mais encore les faits issus de leur positionnement dans l'espace (toposéquence, zonation, étagement...) et leur cartographie.

⁸ L'ancienne *association régionale*, ou association collective, correspond selon les cas plus ou moins au groupe d'associations, à la sous-alliance ou même à l'alliance (Géhu, 1996).

3.3. LES VARIATIONS DE L'ASSOCIATION

L'association végétale, unité fondamentale du synsystème, admet plusieurs unités inférieures : sous-associations, variantes et sous-variantes, races, phases, faciès. Une traduction fidèle et claire de la complexité de la végétation exige, pour les milieux forestiers, la prise en compte effective de ces différentes unités (Rameau, 1985, 1987). Celles-ci ont été définies précisément par Géhu (1980, 1996) et Rameau (1987).

3.3.1. Syntaxons de rang inférieur

L'association végétale (territoriale) est susceptible de variations internes, qui sont de triple nature (Géhu, 1996, 2000) : floristico-écologiques, floristico-dynamiques et géographiques.

- La sous-association

Elle s'écarte du type de l'association par des variations écologiques assez accusées mises en relief par une composition floristique particulière et notamment par l'existence d'un groupe d'espèces différentielles. Ce sont souvent les contacts avec d'autres associations (i.e. d'autres microhabitats) d'un même site qui déterminent ces variations.

- Les variantes et sous-variantes

Elles correspondent à des variations floristico-écologiques plus légères à l'intérieur des sous-associations.

- Les phases

Ce sont des variations floristiques (présence ou dominance de quelques espèces), liées à la dynamique interne de l'association⁹. Elles traduisent la jeunesse, la maturité ou le vieillissement d'un groupement (phases juvéniles, matures ou vieilles) (Géhu, 1991). Même lorsque l'on est en présence d'une forêt climacique, il existe une dynamique interne de la végétation forestière, qui assure l'autonomie et l'équilibre de l'écosystème et qui à la base du cycle *sylvigénétique* (Decocq, 1997).

- Les races d'association

Elles ont une signification purement géographique. A l'intérieur d'une unité chorologique particulière, elles se différencient par l'apparition de quelques espèces significatives liées à ce contexte géographique (ou subterritoriales).

- Les faciès

Ils sont déterminés par le rôle quantitatif élevé d'une ou de plusieurs espèces ; leur identification repose, en analyse numérique, sur le seul critère d'abondance-dominance de quelques taxons (Carrière, 1984). Ils sont de moins en moins utilisés, ne mettant en relief que des variations souvent peu précises.

On se doit de préciser ici que le « *sylvofaciès* », terme proposé par Houzard (1983 *in* Rameau, 1985), est une subdivision à part entière de l'association et correspond à une sous-unité structurale et dendrologique à déterminisme anthropogène. Il n'est donc pas assimilable à un simple faciès et ne se limite pas à de simples variations quantitatives des essences (Rameau, 1985). D'ailleurs, Pignatti (2000) pense qu'un grand nombre d'associations forestières, décrites par exemple en Italie centrale et dans les Balkans, pourrait être considéré comme des *sylvofaciès* dans les successions cycliques forestières.

⁹ Par exemple, lorsque le stade climacique forestier est atteint, se perpétue une *évolution cyclique* caractérisée par la succession dans le temps de différentes *phases sylvigénétiques* reproduisant l'invariance de la forêt climacique, tant que les conditions macroclimatiques restent constantes (Rameau, 1985).

En considérant les faits structuraux, synécologiques, syndynamiques et synchorologiques de l'association végétale territoriale, Géhu (1998, 2000) propose un schéma permettant d'organiser logiquement ses subdivisions (ou variations internes) (tableau 1).

Tableau 1. Variations internes de l'association végétale territoriale, syntaxonomie et synnomenclature (d'après Géhu, 1998, 2000)

| Syntaxonomie | Déterminisme ou type de variation interne | Synnomenclature |
|-------------------|--|---|
| Sous-variante | floristico-synécologique (de contact par ex.) | Sous-variante à ... |
| Variante | | Variante à ... |
| Sous-association | | -efosum |
| Phase | floristico-dynamique | Phase à ... ou -osum |
| Race géographique | floristico-géographique | Race à ... ou 3 ^e nom géographique |
| Faciès | floristico-physionomique | Faciès à ... |

3.3.2. Groupement fragmentaire et groupement basal

Compte tenu de la loi phytosociologique citée plus haut, qui conduit à s'intéresser au déterminisme de chaque syntaxon, il est également possible de fournir une interprétation aux groupements qualifiés d'atypiques, appauvris, transitoires ou fragmentaires, grâce aux concepts de *groupement basal* et *groupement fragmentaire* (Géhu & Rivas-Martinez, 1981 ; Rameau, 1985, 1987 ; Julve, 1986 ; Gillet *et al.*, 1991) :

- Groupement fragmentaire

C'est un groupement mal individualisé, dont le cortège floristique est réduit à une partie limitée de l'ensemble spécifique normal et dont le développement spatial est insuffisant et se fait souvent sur une surface inférieure à l'aire minimale.

- Groupement basal

Il s'agit d'un groupement végétal, dont le cortège floristique est appauvri, sans caractéristiques ni différentielles, mais possédant des espèces des unités supérieures. C'est habituellement une perturbation anthropique intensive qui entraîne le développement de tels groupements qui n'arrivent plus à se structurer de façon normale (Géhu, 1980). C'est également une communauté végétale réduite à un petit nombre de taxons à large amplitude socio-écologique, pour des raisons de jeunesse (Gillet *et al.*, 1991). Il existe aussi des associations dans lesquelles, à partir d'une sous-association typique (*typicum*), par appauvrissement floristique progressif, selon un gradient de dégradation (e.g. intensité du pâturage et du piétinement), on aboutit à une sous-association très appauvrie présentant alors les caractères d'une *communauté basale* (Kopecky & Hejny, 1974 *in* Gillet, 2000).

Finalement, comme l'indique De Foucault (1984), « c'est au scientifique d'interpréter les *syntaxons élémentaires*¹⁰ qu'il estime bien définis en terme d'association ou de variations d'association ». De plus, avant de créer des unités nouvelles (sous-associations, races...), on s'assurera que la combinaison caractéristique est bien répétitive dans plusieurs stations distinctes et non qu'elle est liée à une station unique ; le déterminisme écologique de cette variation n'en apparaîtra que plus clairement (De Foucault, 1979). Il existe donc une certaine

¹⁰ Un *syntaxon élémentaire* est utilisé ici généralement dans le sens d'unités synsystématiques inférieures : association, sous-association, variante ou même groupement provisoire (Gillet, 2000).

part d'interprétation personnelle¹¹, qui peut conduire malheureusement à une multiplication anarchique des associations (ou *jordanisation phytosociologique*), si elle n'est pas canalisée par certaines exigences de cohérence imposée par un cadre écologique, chorologique et dynamique (Rameau, 1985).

4. LES ESPECES CARACTERISTIQUES

4.1. RELATIVITE DE LA NOTION DE CARACTERISTIQUE

La notion de *caractéristique* est d'un maniement délicat et d'une valeur assez relative (Ozenda, 1982). Certaines espèces sont, d'une manière plus ou moins étroite, liées à certains groupements ou même à un seul d'entre eux. Quant une espèce ne se trouve seulement que dans un groupement, qu'elle y soit ou non fréquente, elle en est *caractéristique (exclusive)* ; mais ce cas est rare (Guinochet, 1954, 1955). En fait, la plupart des espèces participent dans leur aire de distribution géographique à plusieurs associations et peuvent se rencontrer indifféremment dans divers groupements (Chytry & Tichy, 2003).

Pratiquement, en dehors des milieux écologiques très particuliers, marqués par des conditions stationnelles assez saillantes, et à flore spécialisée, comme les rochers, les sols salés..., il est n'est pas possible de trouver des espèces liées à peu près exclusivement à un groupement déterminé (Peltier, 1988 ; Rameau, 1985). En effet, lorsqu'il s'est agi d'étudier des types moyens de végétation, tels que les forêts, où les effets de tamponnement climatique sont marqués (Géhu, 1996), on s'est aperçu qu'il y a vraiment dans ce cas peu d'espèces (exclusives) pouvant servir de véritables caractéristiques (Ozenda, 1982 ; Rameau, 1985). Ellenberg (1954 in Chytry & Tichy, 2003) a qualifié cette situation de « crise de caractéristiques ». Par exemple, en Europe, Ellenberg (? in Ozenda, 1982) admet qu'il n'est plus possible d'indiquer une seule espèce vraiment exclusive des hêtraies.

L'expérience a montré qu'en fait, on a le plus souvent affaire à des espèces à caractère *différentiel relatif*, s'exprimant seulement par des différences de fréquences d'occurrence plus ou moins prononcées entre associations voisines (Béguinot, 1989). Dans ces conditions, la recherche d'espèces propres à une seule association est vaine (Peltier, 1988). Même au niveau des espèces rares, la notion de fidélité est plus que relative.

Sur cette notion de caractéristique absolument fidèle à une association et une seule, l'école sigmatiste a donc introduit des assouplissements dans deux directions (Gounot, 1969) :

- Tout d'abord, la relativisation du critère de *fidélité* qui n'est plus absolue et qui dépend du degré de présence et de l'abondance-dominance moyenne de l'espèce (Gounot, 1969). Braun-Blanquet (1928 in Reichling, 1949), à la suite de Szafer & Pawlowski (1927 in Westhoff & van der Maarel, 1978), a ainsi distingué les espèces par ordre de fidélité décroissante : exclusive, élective, préférente, indifférente et étrangère ; les indifférentes sont des *compagnes*, les étrangères correspondent aux *accidentelles* et seules les trois premières sont des espèces caractéristiques (Reichling, 1949 ; Werger, 1974). Encore que ce sont des caractéristiques (ou *pseudo-caractéristiques*) des grandes associations régionales, bâties sur des listes puis des relevés concernant plus des « localités » que des stations écologiquement précises (Géhu, 1993, 1996). D'ailleurs, Dengler *et al.* (2005) affirment que ce classique degré de fidélité est à la fois contradictoire et peu pratique. Cette approche intuitive de la fidélité est donc bien loin d'être satisfaisante. Ce n'est que récemment, que ce critère de fidélité est évalué statistiquement par divers auteurs, notamment Chytry & Tichy (2003).

¹¹ Ce que pensent également Feoli & Lausi (1981), en écrivant « ... the establishment of a syntaxonomical system is a matter of personal decisions which could be based on the sociological views and strategy of the phytosociologist ».

- Ensuite, l'introduction des notions de *caractéristiques locales ou régionales*, impliquant que la classification est placée dans un cadre géographique préalable (Gounot, 1969). En réalité, dès le début Braun-Blanquet (1921 in Westhoff & van der Maarel, 1978) a reconnu que la valeur de caractéristique d'une espèce est géographiquement limitée. L'observation montre, en effet, que la plupart des caractéristiques n'ont qu'une valeur très relative et qu'elles ne sont étroitement liées à une association qu'à l'intérieur d'un territoire limité (Ozenda, 1982). D'où le concept de caractéristiques locale ou régionale, fonction de l'étendue du territoire considéré (Braun-Blanquet *et al.*, 1952).

Cependant, une fâcheuse conséquence de ces développements est l'énorme augmentation de groupements végétaux nouvellement décrits, mais qui sont pauvrement définis en termes de composition spécifique (Pignatti, 1968 in Chytry & Tichy, 2003).

Enfin, il faut s'arrêter ici sur le concept tüxenien d'*association végétale territoriale* et de la *territorialité* sur laquelle Géhu (1996, 2000) a développé tout un discours épistémologique. Ce concept qui s'est développé au cours des dernières décennies, apparaît comme rénové et affiné, et par conséquent nouveau par rapport à celui d'*association végétale régionale* de jadis¹², conception très large et plus générale (Géhu, 1996), beaucoup plus floue quant à sa valeur synécologique (Géhu, 2000). Il marque, selon le même auteur (1996), une étape décisive dans l'amélioration des méthodes en phytosociologie, ainsi que pour les possibilités offertes par cette science en matière de *typologie des habitats écologiques* (Géhu, 2000). En outre, les *associations territoriales* (*sensu* Tüxen) présentent de remarquables phénomènes de *géosynvicariance*¹³ (Géhu, 1996). Les associations géosynvicariantes diffèrent entre elles par la présence de différentielles d'ordre géographique, mais elles possèdent les mêmes caractéristiques générales de milieu (Géhu, 2000). Cette notion de géosynvicariance conduit à celle de *synendémisme*, si importante en bio-évaluation des milieux (Géhu, 1996, 2000). Certaines associations n'occupent qu'une aire réduite, elles sont considérées comme *synendémiques*, mais elles ne possèdent pas nécessairement un ou plusieurs taxons endémiques (Géhu, 1998).

4.2. LA TENDANCE ACTUELLE : LA COMBINAISON CARACTERISTIQUE

Actuellement, on tend à abandonner la définition de l'association par des espèces caractéristiques strictes pour adopter une conception plus générale et plus souple (Ozenda, 1982). La majorité des phytosociologues admettent que l'association végétale est avant tout caractérisée par une *combinaison floristique originale*, résultant de la réunion des relevés qui servent à la définir (Peltier, 1988). Cette combinaison, et elle seule, représente l'individualité floristique de l'association, la recherche de caractéristiques ne sert en fin de compte qu'à essayer d'accentuer cette singularité (Guinochet, 1973). Assurément, Guinochet (1973) a beaucoup insisté sur le fait qu'un groupement ne peut être caractérisé que par « un ensemble d'espèces, i.e. les *caractéristiques*, les *différentielles* éventuellement et les *compagnes* de haute présence, constituant l'*ensemble spécifique normal* », conférant son individualité au groupement. A son tour, et à la suite de Westhoff & Held (1969 in Westhoff & van der Maarel, 1978), De Foucault (1980, 1981) remplace la notion d'espèce caractéristique par la notion de *combinaison caractéristique* (ou encore de *combinaison spécifique originale*). Cette notion est donc loin d'être nouvelle.

A ce propos Géhu (1987) écrit : « l'un des apports les plus intéressants de l'école de phytosociologie hollandaise (Westhoff, van der Maarel), fut de substituer à l'ancien concept

¹² Ainsi, de nombreuses associations décrites autrefois ont été découpées en plusieurs associations plus cohérentes, à l'image du *Quercetum ilicis galloprovinciale*, chênaie verte calcicole méditerranéenne, scindée par Barbero (1983) en *Viburno-Quercetum ilicis*, pour les peuplements ouverts très riches en espèces méditerranéennes, et en *Epipactido-Quercetum ilicis*, pour les rares peuplements équilibrés à flore mésophile.

¹³ Des exemples très intéressants de *géosynvicariance* (cédraies) entre la chaîne rifaine au Maroc et d'autres montagnes méditerranéennes (Kabylie, Taurus en Turquie, Afghanistan) ont été fournis par Deil (1990).

braun-blanquetien d'espèces caractéristiques trop rarement réalisé pour être opérationnel, les concepts de *combinaison caractéristique* et de *combinaison différentielle d'espèces*, concepts repris et développés par les écoles de phytosociologie informatique, de Paris-Orsay par ex. (Guinochet, Lacoste), et largement appliqués dans de nombreux travaux ultérieurs, ceux de De Foucault (1980, 1981), par ex. ». Il est, en effet, plus juste de considérer des ensembles d'espèces caractéristiques, optimaux ou différentiels, de valeur et signification territoriales (Géhu, 1992).

C'est pourquoi, on distingue classiquement des espèces *caractéristiques*, des espèces *différentielles* et des espèces *compagnes* (Géhu, 1992).

- Comme le reconnaît le Code International de Nomenclature Phytosociologique (Weber *et al.*, 2000), on utilise de plus en plus de simples différentielles pour définir les associations (Barkman *et al.*, 1986 ; Rameau, 1988). Géhu (1980) souligne que beaucoup de caractéristiques locales, ou mêmes territoriales, ne sont souvent que des différentielles. Les *différentielles* sont des taxons liés préférentiellement et souvent localement à une unité de rang inférieur (variante, sous-association, association) et permettent de séparer deux syntaxons (Géhu & Rivas-Martinez, 1981). Sur le plan statistique, la fréquence relative d'une espèce différentielle doit être supérieure à 50 % dans un groupement végétal et inférieure à 10 % dans tous les autres groupements (Spatz 1972 *in* Westhoff & van der Maarel, 1978). Selon Dengler *et al.* (2005), le degré de présence de l'espèce différentielle dans le syntaxon différencié doit être d'au moins 10 % supérieur à celui des autres syntaxons, où cette espèce ne doit pas y être présente avec plus de 20 %.
- Dans la pratique, on a également affaire à des *caractéristiques transgressives*. Ce sont des espèces qui peuvent être caractéristiques de deux ou plusieurs catégories phytosociologiques s'excluant géographiquement (allopatriques)¹⁴ (Guinochet, 1973). Il convient, selon cet auteur, de préciser que l'exclusion géographique peut s'appliquer non seulement horizontalement, mais aussi altitudinalement.
- Notons, enfin, que les *compagnes* sont des taxons présents dans de nombreux groupements, mais peuvent montrer parfois une signification précise (écologique, géographique, dynamique) (Géhu & Rivas-Martinez, 1981). En tout cas, elles possèdent une signification utile, exprimable par exemple à travers la notion de *groupe écologique* (Géhu, 1992).

D'autre part, le perfectionnement de l'analyse phytosociologique jointe à l'élargissement géographique des connaissances syntaxonomiques, grâce à l'apport des méthodes d'ordination (telle que l'analyse factorielle des correspondances), prenant en compte la totalité des espèces, ont amenuisé la signification des caractéristiques, alors que le rôle et la signification des compagnes ont augmenté dans la définition et la délimitation des groupements végétaux (Géhu, 1980 ; Géhu & Rivas-Martinez, 1981). C'est donc cette tendance actuelle de la phytosociologie, qui prévaut et qu'il faut développer. Autrement dit, les associations sont définies par l'originalité de leur combinaison floristique et leurs espèces différentielles (Rameau, 1985).

5. ETAPE ANALYTIQUE : REALISATION DES RELEVES

Cette première étape décisive consiste en la prise de relevés de végétation sur le terrain. C'est un travail assez délicat, exigeant quelque pratique et, en tout cas, certaines précautions élémentaires (Guinochet, 1955). Un relevé bien fait doit donner une image aussi fidèle que

¹⁴ Briane *et al.* (2000) citent l'exemple de 2 taxons, liés à une même gamme d'habitat, *Teucrium montanum* et *Coronilla minima*, qui transgressent de la région méditerranéenne, où ils sont liés aux alliances de l'*Aphyllantion* et de l'*Onionidion striatae*, à la région eurosibérienne, où ils trouvent leur optimum dans le *Xerobromion*. Géhu (1998, 2000) indique le cas de *Ruscus aculeatus* et *Rubia peregrina*, espèces classiques des chênaies vertes (*Quercetalia ilicis*), qui existent dans la moitié des forêts caducifoliées tempérées françaises (*Querco-Fagetalia*). Ces exemples illustrent bien la notion de caractéristique transgressive.

possible de la communauté telle qu'elle se présente sur le terrain (Delpech, 2006). Cette exigence de qualité des relevés est à la fois d'ordre floristique (exactitude et finesse des déterminations) et d'ordre synécologique (stricte homogénéité de milieu) (Géhu, 2000). Ce *relevé phytosociologique* représente un élément fondamental du travail phytosociologique (De Foucault, 1987).

5.1. PHASE DE TERRAIN

Selon Guinochet (1954), lorsqu'on réalise des relevés, on se livre obligatoirement à un *échantillonnage dirigé*. Gillet (2000) et Bouxin (2008) le qualifient d'*échantillonnage préférentiel*. Effectivement, le choix intuitif des surfaces de végétation à étudier (individu d'association) est réalisé en fonction de ses connaissances phytosociologiques et de l'écologie régionale (Guinochet, 1973).

L'élaboration d'un plan d'échantillonnage a pour but de préparer et d'orienter la campagne de terrain. Celui-ci, peut être établi à partir des divers documents et études existant sur la région étudiée (cartes topographiques, géologiques, pédologiques, photographies aériennes, catalogues floristiques...) révélant les principales variations du milieu (topographie, faciès géologiques, types génétiques de sol, etc.). Toutes les informations disponibles peuvent être mises à profit pour la sélection des stations représentant un *échantillon* aussi complet que possible, en ce qui concerne leur diversité, originalité et représentativité (Gillet, 2000).

Au sein d'un espace boisé, il est plus difficile de juger de *l'homogénéité de l'aire à inventorier* qu'en milieu mono- ou paucistrate. La difficulté particulière des milieux forestiers réside à la fois dans leur grande étendue relative et dans l'impossibilité d'avoir une vision globale du paysage du fait de la stratification (Rameau, 1985). C'est pourquoi l'élaboration d'un *plan d'échantillonnage* avant la phase de terrain proprement dite est nécessaire, plus spécifiquement pour ce type de végétation (Rameau, 1985).

S'agissant de la *stratégie de stratification*, des *prospections préliminaires* sur le terrain seront utiles pour acquérir une vue d'ensemble de la diversité des situations et pour préparer des *itinéraires*. Cette étape débouche sur la mise au point d'un réseau de *transects linéaires* recoupant ces différentes situations, avec *stratification* des futurs relevés, i.e. un nombre statistiquement suffisant pour chaque situation et ils ne sauraient être réalisés *au hasard* (Rameau, 1985). Gillet (2000) préconise de même d'organiser une stratification, de manière à obtenir un nombre de relevés à peu près équivalent pour chaque situation supposée déterminante, et rejette les techniques de *quadrillage systématique* ou *aléatoire*, afin d'éviter l'inconvénient de favoriser les situations les plus fréquentes par rapport aux plus rares.

Tout en insistant sur sa supériorité relativement à l'échantillonnage aléatoire, Westhoff & van der Maarel (1978) parlent de *stratification subjective*. Ce qui revient à une *stratification mentale implicite* (Rameau, 1988) ou plus simplement à une *stratification floristique* (Guinochet, 1973). *In fine*, un « échantillonnage préférentiel » suivi d'une « stratification floristique », nous semble un bon compromis pour l'objectif visé.

Dans la démarche phytosociologique sigmatiste, après cette revue préliminaire du terrain, on s'attache habituellement à échantillonner des individus d'association *a priori* typiques, en laissant de côté les zones de *transition* comme le recommandait Guinochet (1973). En réalité, dans le cas d'une recherche appliquée (par ex. régénération naturelle d'une essence), l'échantillonnage doit rendre compte de la grande diversité des situations écologiques ; il ne peut ignorer toutes les stations « non parfaitement homogènes », dites *atypiques*, *transitoires* ou *fragmentaires* (Peltier, 1988), qui couvrent une étendue souvent importante des massifs forestiers (Rameau, 1985). Dans le même sens, Béguinot *et al.* (1987) font remarquer que l'étude des *formes de transition* entre associations adjacentes est loin d'être secondaire, car elles sont susceptibles de couvrir une part appréciable, voire majoritaire, du territoire étudié et ne peuvent, comme telles, être ignorées dans une description fine du milieu. Par ailleurs, on ne

doit pas exclure non plus les lisières et les zones perturbées par l'action de l'homme, si l'on veut mettre en évidence la dynamique forestière (Peltier, 1988). Pour Decocq (1997), l'étude phytosociologique sigmatiste ne doit plus se résumer à l'analyse des individus d'associations les plus typiques, en évitant les groupements intermédiaires (les zones de contact ou zones de transition), ce qui revient à idéaliser les associations végétales. C'est d'ailleurs ce qui l'oppose fondamentalement à la théorie du *continuum* chère aux anglo-saxons (cf. par ex. Gounot, 1969 ; Guinochet, 1973 ; Whittaker, 1973). De toute manière, selon Bouxin (2008), l'analyse approfondie du tapis végétal montre à quel point cette opposition est vaine.

Enfin, même si théoriquement on est en présence d'individus bien distincts, même si, pour des raisons statistiques, on doit rassembler le plus grand nombre possible de relevés, De Foucault (1979) conseille de ne pas réaliser un trop grand nombre de relevés dans une aire trop réduite (redondance) ; il vaut mieux en retenir un petit nombre dans différentes localités suffisamment éloignées, l'interprétation ultérieure en sera facilitée.

5.2. LE CHOIX DE L'EMPLACEMENT DU RELEVÉ

Au terrain, le phytosociologue choisit l'emplacement de ses relevés selon deux niveaux de perception successifs (Géhu, 1980) :

- une première vision à l'échelle paysagère l'amène à choisir les éléments majeurs, significatifs, représentatifs et répétitifs du paysage végétal (*formations végétales*) qu'il veut étudier ;
- une deuxième vision à l'intérieur de l'élément paysager choisi guidera le choix de l'emplacement du relevé et de ses limites.

Les critères fondamentaux de ce choix d'emplacement et de limites du relevé sont : l'homogénéité floristique et l'homogénéité écologique de la station.

- L'homogénéité floristique doit être répétitive et il faut avoir constaté la répétitivité de la combinaison floristique. Le critère d'homogénéité floristique, ou *invariant*, étant une combinaison statistiquement répétitive d'espèces (Rameau, 1985).
- L'homogénéité écologique nécessite d'abord, et en règle générale, une homogénéité dans la physionomie et la structure de la végétation. La station doit être homogène vis-à-vis des contrastes de milieu, tels que l'exposition, la lumière, la microtopographie, l'humidité du sol..., et les observations très fines à ce niveau. A l'intérieur de la surface choisie du relevé, il ne doit pas y avoir de variations significatives de composition floristique ni de milieu.

En définitive, Géhu (1980) insiste sur le fait que ce choix est non seulement un droit, mais encore une nécessité dans le travail phytosociologique. Il ajoute que l'affinement de la prise du relevé est plus décisif pour les progrès de la phytosociologie (perfectionnement du synsystème) que les améliorations techniques de traitement synthétique des données.

Cette première étape du choix de l'emplacement du relevé permet d'avoir une première idée des conditions écologiques stationnelles, en utilisant les connaissances acquises antérieurement et d'élaborer ainsi un diagnostic synécologique (Delpech & Géhu, 1988).

5.3. LA NOTION D'INDIVIDU D'ASSOCIATION

L'individu d'association, surface de végétation représentative sur le terrain d'associations végétales, est le seul objet concret de la phytosociologie (Guinochet, 1973). Celui-ci repose sur le principe implicite de l'existence de césures décelables dans le tapis végétal, dont la recherche est délibérée (Rameau, 1988). En fait, toute surface de végétation peut être considérée comme la juxtaposition de différents individus d'association, *unités discrètes*

séparées par des discontinuités plus ou moins floues (parfois nettes, souvent progressives) (Gillet, 1986 in Rameau, 1987 ; Gillet et al., 1991).

C'est De Foucault (1980), qui a introduit la notion d'*ensembles flous*, en notant que le grand intérêt de cette notion réside dans le fait que de nombreux ensembles naturels ont des limites floues ; en phytosociologie, l'individu d'association en est un. Dans tout ensemble flou, même s'il passe de façon presque continue à un ensemble contigu, on peut délimiter un sous-ensemble homogène optimal et c'est dans ce sous-ensemble qu'on doit effectuer le relevé (De Foucault, 1980). En revenant sur les détails de cette théorie, Dupouey (1988) a souligné, quant à lui, tout l'intérêt que présente cette notion en phytosociologie forestière. Il est à remarquer, enfin, que la notion d'ensemble flou apporte un élément de solution au problème du *continuum* (cf. par ex. Guinochet, 1973 ; Austin, 1985), en permettant, selon Dupouey (1988), de distinguer des types de végétation, tout en intégrant les variations continues de cette végétation (en séparant les relevés typiques des relevés intermédiaires ou hybrides).

5.4. L'HOMOGENEITE FLORISTIQUE

« Le problème de l'homogénéité est le problème central de la phytosociologie » (Nordhagen, 1927 in De Foucault, 1979). Dans la phase analytique, effectivement, au moment de réaliser le relevé, outre le problème de rechercher des discontinuités dans le tapis végétal, se pose le problème de l'homogénéité floristique d'une surface de végétation (De Foucault, 1979). Une communauté végétale est dite floristiquement homogène quand les individus de toutes les espèces y sont réparties au hasard, i.e. d'une manière purement aléatoire, ou encore lorsque la probabilité de rencontrer un individu est constante, pour chacune des espèces, dans l'ensemble de la communauté étudiée (Daget, 1976). Cependant, Dagnelie (1965) note que l'utilisation de méthodes statistiques précises semble indiquer que, même dans les communautés végétales apparemment les plus homogènes, la répartition des différentes espèces n'est jamais purement aléatoire. D'ailleurs, Bouxin (2008) a bien montré que les dispersions aléatoires (ou considérées comme telles) sont exceptionnelles. Dans ces conditions, selon Dagnelie (1965), le problème du phytosociologue n'est pas de trouver, des communautés végétales tout à fait homogènes, mais bien d'identifier des communautés « suffisamment » homogènes. En effet, Guinochet (1973) admet que dans une surface de végétation présentant une homogénéité floristique correspondant à un individu d'association, on y décèle toujours une certaine *microhétérogénéité*, liée à la sociabilité des diverses espèces. C'est ainsi que Rameau (1988) reconnaît la nécessité d'un compromis entre une *microhétérogénéité* négligeable (qui n'enlève rien à l'unité du groupement) et une *macrohétérogénéité* (*sensu* Godron, 1971) déterminante. Cette macrohétérogénéité se manifeste toujours entre deux phytocénoses adjacentes, tandis que la microhétérogénéité, qui apparaît à l'intérieur d'une phytocénose, est assez souvent le fait d'une structure en mosaïque (Guinochet, 1973). Ceci est particulièrement visible dans le cas des groupements forestiers (Gounot, 1969 ; Rameau, 1985).

Enfin, il faut bien admettre que « l'homogénéité est un concept idéal, qui n'a pas de réalité concrète, qui n'est qu'une approximation à une échelle donnée » (De Foucault, 1985).

5.5. L'AIRE MINIMALE

Il est usuel en phytosociologie de préciser la surface des relevés. Toutefois, l'indication de la surface totale du relevé ne suffit pas pour établir *a priori* ou *a posteriori* si l'aire minimale est atteinte ou si l'aire maximale est dépassée (Gillet, 2000). Un relevé ne sera considéré comme représentatif de l'individu d'association étudié que s'il est effectué sur une surface au moins égale à l'*aire minimale*, ou autrement dit une surface « suffisamment » grande pour contenir la

quasi-totalité¹⁵ des espèces présentes sur l'individu d'association (Guinochet, 1973). En effet, une surface trop petite rendrait le relevé fragmentaire et non représentatif, puisqu'il ne contiendrait qu'une partie limitée du cortège floristique habituel de la communauté considérée. A contrario, une surface trop grande rendrait le relevé hétérogène, avec le risque de contenir une proportion trop importante d'espèces des individus d'association adjacents (Gillet, 2000). Plus formellement, Gillet *et al.* (1991) précisent qu'il s'agit d'une surface minimale à partir de laquelle une aire-échantillon peut être considérée comme statistiquement représentative, i.e. renfermer une proportion suffisante (au moins 80 %) des espèces de son *ensemble spécifique maximal*. On peut noter, à titre indicatif, que sur un total de 35 000 relevés et 4 500 taxons, la banque de données phytosociologiques « Sophy » (de Ruffray *et al.*, 1989), fait ressortir qu'un relevé comporte en moyenne 25 taxons.

Classiquement, cette aire minimale est définie à l'aide de la *courbe aire-espèces*, i.e. courbe d'accroissement du nombre d'espèces en fonction de la surface (cf. Gounot, 1969 ; Godron, 1971 ; Weger, 1972 ; Moravec, 1973 ; Guinochet, 1973), bien que cette technique soit en fait très rarement utilisée (Gillet, 2000). Elle s'évalue empiriquement comme la surface de l'aire-échantillon au-delà de laquelle le nombre de taxons inventoriés n'augmente plus que d'une manière négligeable (Gillet *et al.*, 1991). Déjà critiquée par Gounot (1969), cette approche empirique traditionnelle de l'aire minimale est considérée par Gillet (2000), comme un artefact lié au choix arbitraire de l'échelle d'investigation, sur la base de cas concrets démontrant que l'accroissement du nombre d'espèces, loin de montrer une stabilisation (palier), est proportionnel au logarithme de la surface. En définitive, comme le souligne Bouxin (2008), il semble bien que l'utilisation de la courbe aire-espèces ne soit pas une méthode valable de définition de l'aire minimale et, d'autre part, il n'est même pas certain que la courbe aire-espèces présente une asymptote horizontale. Cette courbe aire-espèce ne nous donne en fait qu'une estimation de la *richesse floristique* (ou de la diversité si l'on préfère) (Bouxin, 2008). Dans la pratique, la valeur de l'aire minimale empirique est sensiblement constante pour les divers relevés d'un groupement déterminé, mais varie beaucoup d'un groupement à l'autre (Westhoff & van der Maarel, 1978 ; Ozenda, 1982). L'ordre de grandeur de l'aire minimale est fonction du type de formation ou communauté végétale et augmente corrélativement avec l'espace vital des végétaux constitutifs (Gillet, 2000).

Pour les formations ± étendues spatialement, elle est de (Gorenflot & De Foucault, 2005 ; Delpech, 2006) :

- quelques cm² pour les végétations annuelles de dalles rocheuses, des fissures de rochers ;
- 10 cm² pour les végétations flottantes de lentilles d'eau ;
- 10 à 25 m² les prairies, les pelouses maigres ou de montagne, les végétations aquatiques, roselières, mégaphorbiaies ;
- 25 à 100 m² pour les communautés de mauvaises herbes, les végétations rudérales, celles des éboulis, des coupes forestières ;
- 100 à 200 m² pour les landes ;
- 300 à 800 m² pour les forêts.

Pour les formations à caractère plus ou moins linéaire (Delpech, 2006) :

- 10 à 20 m pour les ourlets et lisières herbacées ;
- 10 à 50 m pour les végétations herbacées ripuaires ;
- 30 à 50 m pour les haies ;
- 30 à 100 m pour les végétations des eaux courantes.

¹⁵ Néanmoins, il convient de remarquer avec Guinochet (1955) que beaucoup s'imaginent que plus un relevé comporte d'espèces, i.e. est « riche », meilleur il est ; c'est au contraire souvent un indice qu'il porte sur plusieurs individus d'association et qu'il est, par conséquent, mauvais (hétérogène).

En région méditerranéenne, cette aire minimale est de l'ordre de 100 à 400 m² pour les groupements forestiers, de 50 à 100 m² pour les formations de matorral (Benabid, 1984).

Il est vrai que pour l'individu d'association forestière, l'aire minimale varie pour les différentes strates (plus réduite pour la strate herbacée que pour la strate arborescente¹⁶), mais il suffit de vérifier au cours de l'échantillonnage statistique de l'individu d'association que la surface retenue est située entre l'aire minimale et l'aire maximale pour le tapis herbacé (Rameau, 1985).

In fine, c'est sur la base d'un échantillonnage des relevés de terrain selon des critères stricts d'homogénéité globale, prenant en compte différents aspects (floristiques, synécologiques et dynamiques), un échantillonnage répétitif et rigoureux, que les tableaux analogiques de définition statistique des unités phytosociologiques de végétation doivent dorénavant s'appuyer (Géhu, 1996).

5.6. LES CRITERES ANALYTIQUES

Les espèces présentes dans chacun des relevés sont affectées de deux coefficients semi-quantitatifs :

- le premier exprimant leur *abondance-dominance* (estimation globale du nombre d'individus ou densité et surface de recouvrement). L'abondance-dominance, grandeur repérable et non mesurable, est surtout exprimée par un pourcentage, entre la surface occupée par le taxon, comparée à la surface totale de la station (Grandjouan, 1996).
- le second leur *sociabilité* ou *agrégation*, qui est une estimation globale du mode de répartition spatiale et du degré de dispersion des individus représentant un taxon dans l'aire-échantillon (Gillet, 2000).

Il convient en effet d'établir une distinction entre les espèces dominantes ou abondantes et celles dont les individus sont dispersés ou rares dans la station, de même qu'il y a lieu de distinguer les espèces dont les individus ont tendance à se grouper de celles qui ne présentent pas ce caractère (Delpech, 2006).

Divers auteurs ont proposé des échelles chiffrées pour traduire ces deux caractères analytiques : abondance-dominance et sociabilité.

Echelle mixte d'abondance-dominance de Braun-Blanquet

(van der Maarel, 1979 ; Rivas-Martinez, 1987 ; Gillet *et al.*, 1991 ; Gillet, 2000 ; Dufrêne, 2003 ; Delpech, 2006)

r : individus très rares et leur recouvrement est négligeable

+ : individus rares et recouvrement très faible

1 : individus peu ou assez abondants, mais de recouvrement faible < 1/20 de la surface

2 : individus abondants ou très abondants, recouvrant 1/20 à 1/4 de la surface

3 : nombre d'individus quelconque, recouvrant de 1/4 à 1/2 de la surface

4 : nombre d'individus quelconque, recouvrant de 1/2 à 3/4 de la surface

5 : nombre d'individus quelconque, recouvrant plus de 3/4 de la surface

Soulignons, que l'étude de la composition floristique reste purement qualitative tant qu'on utilise que le critère présence/absence¹⁷, elle devient semi-quantitative dès qu'on travaille en abondance-dominance ou en % de recouvrement (De Foucault, 1980 ; Gillet *et al.*, 1991).

¹⁶ Parce que deux arbres, pour une question d'espace vital, ne peuvent être plus proches qu'à une certaine distance (3-5 m) pour vivre normalement (De Foucault, 1985).

¹⁷ La présence d'un taxon est une variable binaire, exprimant la capacité du milieu à faire vivre le taxon. La présence d'un même taxon dans 2 stations exprime une similitude entre elles ; sa présence dans une station et son absence dans l'autre exprime une différence entre elles (Grandjouan, 1996).

A partir de cette échelle de Braun-Blanquet, plusieurs auteurs ont établi une transformation des coefficients d'abondance-dominance (AD) à des valeurs quantitatives, correspondant aux recouvrements (R%) moyens, à la médiane des classes en général (tableau 2).

Tableau 2. Comparaison et correspondances entre les coefficients d'abondance-dominance (AD) et les valeurs de recouvrements moyens (R%) selon divers auteurs

| Braun-Blanquet (1964) | | Gounot (1969) | Baudière & Serve (1975) | De Foucault (1980) | Dufrêne (1998, 2003) | Gillet (2000) |
|-----------------------|---------------|--|-------------------------|--------------------|----------------------|---------------|
| AD | Classe de R % | R % moyen (= médiane des classes en général) | | | | |
| 5 | 75-100 | 87.5 | 87.5 | 87.5 | 87.5 | 90 |
| 4 | 50-75 | 62.5 | 62.5 | 62.5 | 62.5 | 57 |
| 3 | 25-50 | 37.5 | 37.5 | 37.5 | 37.5 | 32 |
| 2 | 5-25 | 17.5 | 15 | 15 | 15 | 14 |
| 1 | 1-5 | 5 | 2.5 | 3 | 2.5 | 3 |
| + | < 1 | 0.1 | 0.5 | 0.5 | 0.2 | 0.3 |
| r | | | | | 0.1 | 0.03 |

On constate que les valeurs de Gillet (2000) s'écartent nettement de celles des autres auteurs qui retiennent en général la médiane des classes de recouvrement. En effet, Gillet (2000) préconise d'estimer ce recouvrement moyen à l'aide d'une formule dérivant de l'AD ($R = 0.034 AD^2$), qui privilégie la dominance par rapport à l'abondance dans la codification ! Plus globalement, les correspondances proposées sur ce tableau permettent de disposer de données quantitatives, avec certaines divergences entre auteurs pour les faibles coefficients (1, +, r). Il apparaît surtout une différence notable dans les valeurs du R% moyen correspondant à l'abondance-dominance désignée par le signe « + ». Or, ce coefficient est très amplement utilisé dans les relevés et tableaux phytosociologiques, comme le prouve le fait que sur les 800 000 observations de la banque de données Sophy (de Ruffray *et al.*, 1989), il constitue la moitié des observations !

Toutefois, il faut souligner qu'il est difficile d'estimer précisément les pourcentages de recouvrement des espèces et que la codification proposée par Braun-Blanquet a le mérite d'être opérationnelle sur le terrain (Dufrêne, 1998).

En outre, pour calculer la *valeur moyenne du coefficient de recouvrement* (CR%) d'une espèce donnée dans un tableau d'association, on transforme chaque abondance-dominance en pourcent de recouvrement moyen à l'aide de l'échelle ci-dessus, puis on additionne, pour cette espèce, les valeurs correspondantes ; on divise le total obtenu par le nombre de relevés du tableau et on multiplie par 100 (Gounot, 1969 ; Baudière & Serve, 1975 ; De Foucault, 1980) :

$$CR\% = (\sum \text{des R moyens} \times 100) / \text{nombre de relevés du tableau}$$

Echelle de sociabilité (ou d'agrégation) de Braun-Blanquet

(Rivas-Martinez, 1987 ; Gillet *et al.*, 1991 ; Gillet, 2000; Delpech, 2006)

- 1 : individus de l'espèce isolés (répartis de façon ponctuelle ou très diluée)
- 2 : en petits groupes (formant des peuplements ouverts, \pm étendus, à contours diffus)
- 3 : en groupes (formant des peuplements fermés mais fragmentés en îlots peu étendus)
- 4 : en colonies (formant des peuplements fermés assez étendus, à contours nets)
- 5 : en peuplements denses (formant des peuplements denses et très étendus)

Ce caractère analytique est plus subjectif que celui de l'abondance-dominance, car il n'a pas la même signification pour chaque espèce (Rameau, 1988). En pratique, la sociabilité est souvent en relation avec le *type biologique* des espèces, elle varie aussi pour une même espèce selon les conditions du milieu et les processus écologiques (Gillet, 2000). Elle possède, toutefois, une valeur informative moindre que le coefficient de recouvrement, c'est pourquoi on l'utilise de moins en moins (Géhu & Rivas-Martinez, 1981 ; Ozenda, 1982). Gillet (2000) regrette, quant à lui, l'abandon récent de cet indice par la plupart des phytosociologues, qu'il explique par le fait d'une redondance avec l'abondance-dominance.

En fait, comme l'ont bien montré les études de modélisation¹⁸ de Chessel *et al.* (1984) et Bouxin (2008), la dispersion horizontale des espèces répond à de très nombreux types de motifs horizontaux, soit simples comme *les agrégats, les plaques, les absences en agrégats ou en plaques, les variations de densité, les gradients*, soit complexes comme *les agrégats en plaques*, etc. Il est donc évident que cette échelle est loin de correspondre à toute la complexité des motifs de dispersion (« *patterns* ») horizontale des plantes.

6. ETAPE SYNTHETIQUE DE TRAITEMENT DES DONNEES

Cette deuxième étape ne peut être abordée qu'à partir du moment où l'on dispose, pour chaque formation végétale étudiée dans une région donnée, d'un nombre suffisant (au moins une dizaine) de relevés phytosociologiques (Delpech, 2006). D'après Pignatti (2000), l'association végétale est en général décrite avec 10 à 20 relevés ou plus. Quant à de Ruffray *et al.* (1989), sur un total de 35 000 relevés de la banque de données Sophy, ils calculent statistiquement qu'un tableau comprend en moyenne une douzaine de relevés.

Cette étape conduit après le tri et le classement des relevés, par une méthode de traitement des données (manuelle ou automatique), à la mise en évidence de tableaux homogènes décrivant des groupements végétaux, avec définition de leur statut (syntaxons).

6.1. LA METHODE DES TABLEAUX

Le tri manuel et la comparaison analogique des relevés se faisaient au moyen de *la méthode des tableaux*, décrite de façon très détaillée par Ellenberg (1956 *in* Gounot, 1969). Le perfectionnement de cette méthode matricielle a été poussé à l'extrême dans l'école de Tüxen, où la rigueur des techniques tabellaires qui y sont pratiquées est bien connue (Géhu, 1980).

Rappelons les différentes étapes de cette méthode traditionnelle de tri manuel des tableaux de relevés, en empruntant à Gillet (2000) et Delpech (2006), les lignes qui suivent :

i) Les relevés sont d'abord regroupés par formation et rassemblés en tableau (*tableau brut*), comportant une colonne par relevé et une ligne par espèce avec, en regard dans chaque colonne, l'indication du coefficient d'abondance-dominance ou à défaut de présence (+). On peut aussi partir d'un *tableau brut ordonné*, où les relevés sont classés par ordre décroissant du nombre d'espèces qu'ils contiennent et les espèces par ordre décroissant du nombre de relevés où elles apparaissent.

ii) Une succession de déplacements itératifs des colonnes et des lignes du tableau brut, de manière à rapprocher les relevés qui se ressemblent le plus et à regrouper les espèces selon leurs affinités sociologiques, en concentrant notre attention sur les espèces de fréquence moyenne. Les espèces les plus fréquentes (fréquence relative supérieure à 90 %) ou les plus rares (fréquence relative inférieure à 10 %), qui ne jouent qu'un rôle accessoire dans ce processus, sont ici provisoirement ignorées (Gillet, 2000). Cette manipulation permet d'aboutir à un *tableau différentiel* dans lequel apparaissent, le cas échéant, des sous-ensembles de relevés affins (les relevés de chaque sous-ensemble se ressemblent plus entre eux qu'ils ne

¹⁸ Un modèle est défini comme la représentation simplifiée mais quantitative d'un phénomène (Grandjouan, 1996).

ressemblent aux autres), i.e. qui partagent des sous-ensembles d'espèces différentielles. Un seul critère universel de ressemblance doit servir à la classification des relevés (Gillet, 2000) : la présence ou l'absence¹⁹ de taxons différentiels (espèces, sous-espèces, variétés).

iii) Un sous-ensemble suffisamment homogène de relevés de combinaison floristique sensiblement analogue constitue alors un tableau homogène (Delpech, 2006). Précisons qu'un tableau homogène (ou plus exactement *homotone*²⁰) est un tableau qui ne peut plus être scindé significativement en tableaux encore plus petits possédant des groupes d'espèces différentielles (Gillet, 2000) ; les relevés d'un tel tableau sont considérés comme équivalents, les différences existant entre eux étant de nature aléatoire (Gorenflot & De Foucault, 2005). Plus simplement, on peut dire qu'un tableau homotone ne possède pas de relevés déviants (« outliers ») ou aberrants (Mucina & van der Maarel, 1989).

iv) Un tableau homotone correspondant et devant servir à la définition d'un syntaxon élémentaire (*tableau d'association*, en général) est finalement ordonné en un *tableau élaboré*, dans lequel les espèces caractéristiques ou différentielles d'association figurent en tête, puis les autres espèces sont regroupées selon leur appartenance phytosociologique (caractéristiques ou différentielles d'alliance, d'ordre et de classe, compagnes) et suivant un rang de fréquence décroissante dans le tableau. On suppose à ce niveau que le syntaxon a été rattaché à une association (déjà décrite ou nouvelle), elle-même située dans un référentiel synsystématique (Gillet, 2000).

Il faut toutefois se garder, d'après Gillet (2000), de penser que la présence d'une seule espèce différentielle, même si elle est constante et dominante, peut être considérée comme suffisante pour différencier un syntaxon d'un autre. Et la présence de toutes les espèces différentielles n'est pas non plus nécessaire pour caractériser un syntaxon élémentaire (Delpech, 2006). Ces combinaisons d'espèces constituent, en effet, des catégories dites « polythétiques », c'est à dire basées sur des caractères dont il n'est pas suffisant que l'objet considéré en possède un seul, ni nécessaire qu'il les possède tous pour pouvoir y être rattaché (Delpech, 2006). En revanche, un syntaxon élémentaire doit posséder plusieurs espèces différentielles, dont au moins une constante, par rapport à chacun des autres ensembles homogènes de relevés (Gillet, 2000).

6.2. LES LISTES SYNTHETIQUES ET LES CLASSES DE PRESENCE

Un tableau élémentaire ordonné (tableau d'association) peut être résumé sous la forme d'une liste synthétique (à caractère abstrait) à une seule colonne dite romaine, comportant toutes les espèces du tableau dont il est issu, selon leur présence ou constance, s'il comporte au moins 5 relevés (Delpech, 2006). La présence est en fait, ici, « l'expression de la fréquence relative au sens statistique de chaque espèce dans le tableau d'association ». Les pourcentages de présence d'une espèce dans un tableau sont habituellement répartis en plusieurs catégories (5 à 7), dites *classes de présence*.

Echelle des classes de présence

(Braun-Blanquet et al., 1952 ; De Foucault, 1979 ; Géhu & Rivas-Martinez, 1981 ; Rivas-Martinez, 1987)

¹⁹ Pour Béguinot (1992), la présence d'une espèce est systématiquement porteuse d'information écologique, alors que son absence est en général dépourvue de valeur diagnostique en terme purement écologique.

²⁰ Les aspects théoriques de l'*homotonéité* (au sens de Nordhagen, 1943 in Westhoff & van der Maarel, 1978) ou *homotonité* d'un tableau ont été discutés amplement par Godron (1966), Guinochet (1973), Schmitt (1978), De Foucault (1979, 1986) et Gillet (2000). Par ailleurs, De Foucault (1979) a montré que l'homogénéité d'un syntaxon est fonction spécialement de l'*aire de distribution* des relevés composant le tableau qui le décrit.

| Fréquence relative (%) | < 6 | 6 à 10 | 11 à 20 | 21 à 40 | 41 à 60 | 61 à 80 | > 81 |
|------------------------|-----|--------|---------|---------|---------|---------|------|
| Classes de présence | r | + | I | II | III | IV | V |

i) Par comparaison de toutes les listes synthétiques d'un territoire donné, on peut juger de la « *fidélité* » de chaque espèce pour l'association envisagée (Braun-Blanquet *et al.*, 1952). Ce critère de fidélité a la même forme que le critère traditionnel ; c'est une *fréquence relative* (Brisse *et al.*, 1995). Par exemple, une espèce *constante* est définie par un haut niveau de fréquence relative²¹, elle est présente dans plus de 60 % de l'ensemble des relevés (Gillet, 2000). Néanmoins, lorsqu'à l'examen des listes synthétiques typifiant deux associations voisines, on constate une totale absence d'une espèce dans l'une des associations, il n'est pas pour autant permis de conclure à son caractère de *différentielle absolue* de l'autre association, en raison de l'aléa statistique d'échantillonnage lié à l'effectif fini de relevés dans la liste (Béguinot, 1989). Par ailleurs, toutes les espèces possédant *a priori* la même valeur dans la comparaison des relevés, aucune importance particulière ne doit être attachée subjectivement à telle espèce en fonction des connaissances préalables (de nature écologique ou autre) du phytosociologue (Gillet, 2000).

ii) Cette comparaison des listes synthétiques permet, en outre, de dégager des unités de rang hiérarchique de plus en plus élevé, caractérisées à chaque niveau par une combinaison spécifique (De Foucault, 1980). En effet, plusieurs listes synthétiques apparentées peuvent être réunies à leur tour en un *tableau synthétique* de deuxième ordre qui est traité statistiquement de la même manière que précédemment pour aboutir à une unité de niveau supérieur et ainsi de suite. On aboutit de cette façon à une série d'unités syntaxonomiques emboîtées selon un système hiérarchisé à 4 niveaux principaux d'amplitude socio-écologique croissante (associations, alliances, ordres et classes) (Delpech, 2006)²². Les unités phytosociologiques de divers niveaux ayant été mises en évidence, on constate que certaines espèces sont strictement ou, plus souvent, préférentiellement liées à des unités définies qu'elles permettent de ce fait de caractériser. De Foucault (1997) constate qu'on peut effectivement déduire des grands tableaux phytosociologiques synthétiques, des ensembles sociologiques d'espèces, à déterminisme écologique et historique, coïncidant le plus souvent avec des lots d'espèces caractéristiques d'unités synsystématiques supérieures (alliances, ordres et classes).

iii) On peut, d'autre part, représenter l'évolution synfloristique de différents syntaxons d'une série selon un gradient dynamique, au moyen par exemple d'un « *tableau en escalier* » (Decocq, 1997). Celui-ci consiste à porter en lignes les taxons végétaux et en colonnes les syntaxons ordonnés selon le gradient dynamique, à l'intersection entre lignes et colonnes se trouvent les classes de présence des taxons ; ces taxons doivent eux aussi être ordonnés de manière à faire apparaître les liens synfloristiques reliant les syntaxons d'une série dynamique entre eux, d'où la forme en escalier du tableau (Decocq, 1997).

Ces méthodes tabellaires, manuellement longues, fastidieuses et non sans risques d'erreurs sont aujourd'hui réalisées automatiquement à l'aide d'une pléiade de logiciels de traitement des données, spécialisés ou non (par ex. Statitcf, Statistica, StatBox, SAS, XLstat, R, etc.).

²¹ Cependant, selon Chytry & Tichy (2003), les valeurs-seuils de fréquence pour les espèces constantes sont établies inégalement en fonction du niveau hiérarchique des syntaxons, soit pour les classes (25 %) et pour les alliances et sous-alliances (40 %).

²² Bien que l'intention initiale de la synsystématique est d'utiliser une procédure de classification polythétique, en fait, elle opère plus souvent à travers une méthode de classification monothétique. Les syntaxons supérieurs ne sont pas définis en fonction des *niveaux de similarité de listes synthétiques*, comme on l'a expliqué plus haut, mais plutôt, sur la base de la *présence d'un certain nombre d'espèces considérées comme caractéristiques* de ces unités supérieures, dépendant de la préférence et du point de vue personnels des auteurs (Feoli, 1977). En outre, l'affiliation phytosociologique d'un syntaxon élémentaire est plus souvent établie mentalement, selon la procédure classique du *diagnostic à vue*, non exempte de subjectivité (Béguinot, 1992).

6.3. LES METHODES NUMERIQUES : ORDINATION ET CLASSIFICATION

Il existe une profusion de techniques numériques permettant de traiter des tableaux floristiques ; elles sont traditionnellement classées en deux catégories (Greig-Smith, 1980 ; Bouxin, 1987 ; Kent & Ballard, 1988), à savoir :

- les *méthodes d'ordination* (analyses factorielles), qui sont des techniques d'analyse directe ou indirecte de gradient (*sensu* Whittaker, 1973), utilisant les propriétés des espaces vectoriels euclidiens pour décrire les individus et les variables (Bouxin, 2008),
- les *méthodes de classification* (*sensu* Goodall, 1954), qui peuvent être monothétiques, polythétiques, agglomératives ou divisives, et qui consistent à classer les unités et les variables statistiques à l'aide d'algorithmes préalablement établis (Bouxin, 2008).

Et le choix d'une méthode particulière peut se poser (Gauch *et al.*, 1977 ; Kent & Ballard, 1988). En réalité, selon Podani *et al.* (2000) et Bouxin (2008), une dizaine de méthodes est utilisée dans la grande majorité des publications.

6.3.1. Introduction

Depuis Goodall (1954), à qui revient le mérite de la première application de l'Analyse Factorielle proprement dite en phytosociologie, et Dagnelie (1960 a & b, 1962, 1977), qui l'a développée dans l'étude des communautés végétales, les techniques d'analyse multivariées employées dans le traitement des données de végétation sont fort nombreuses, citons :

- l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), avec les travaux pionniers de Roux & Roux (1967) et Lacoste & Roux (1971) [ou Reciprocal averaging (RA)/ Correspondence analysis (CA) et sa variante l'analyse des correspondances 'detrended' (DCA) (Hill, 1973)],
 - l'Analyse en Composantes Principales (ACP) (un exemple est donné par Timbal, 1973) [ou Principal Components Analysis (PCA) (Gauch *et al.*, 1977)],
 - l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) [ou Canonical correspondence analysis (CCA)] (voir e.g. ter Braak, 1986),
 - l'Analyse Factorielle des Correspondances Multiple (ACM) (Bouxin, 2008),
- ... ou encore les multiples méthodes de classification automatique (Bouxin, 1986).

L'une des meilleures techniques d'ordination appliquée au traitement des données phytosociologiques est certainement celle de l'Analyse Factorielle des Correspondances, introduite et développée très tôt par l'équipe du Professeur Guinochet (Géhu, 1980).

En effet, dès 1967 Roux & Roux, dans leur premier essai, notent tout l'intérêt de l'AFC dans le traitement des données pour les phytosociologues sigmatistes. L'efficacité de cette méthode pour l'individualisation et la caractérisation des associations végétales a été démontrée par la suite, dans les innombrables applications dont elle a fait l'objet, citons notamment Guinochet (1973), Lacoste (1975), Allier & Lacoste (1980), Carrière (1984), Bonin & Tatonni (1990), et plus récemment De Foucault *et al.* (1999), Senterre (2005), Bouxin (2008), Volkert (2008) et bien d'autres. C'est sûrement la méthode la plus appropriée pour la discrimination des groupements végétaux et la plus fréquemment utilisée en phytosociologie (Bouxin, 1986, 2008 ; Dupouey, 1988 ; Dufrêne, 1998 ; Chessel *et al.*, 2003).

Cependant, comme l'écrivent Leps & Smilauer (1999), "*It should be noted that the results of numerical classifications are objective in the sense that the same method gives (usually) the same results; however, it should be kept in mind that the results of numerical classifications are dependent on the methodological choices*". Et, dans le cas d'un mélange statistique de relevés de diverse nature (relevés trop étendus, complexes, fragmentaires...), l'ordination ne peut aboutir qu'à l'élaboration d'unités virtuelles de végétation sans réalité synécologique (Géhu, 1996).

6.3.2. Principes et interprétation de l'AFC

Indépendamment des moyens mathématiques impliqués (calcul matriciel), qui sont par ailleurs exposés en détail dans de nombreux ouvrages et publications (Bouroche & Saporta, 1980 ; Benzecri & Benzecri, 1984 ; Tomassone, 1988 ; Dervin, 1988 ; Palm, 1993 ; Legendre & Legendre, 1998 ; Leps & Smilauer, 1999 ; Chessel *et al.*, 2003), l'Analyse Factorielle des Correspondances est un outil privilégié pour le traitement des données floristiques.

Cette technique a pour objet de décrire (en particulier sous forme graphique) le maximum d'information contenue dans un tableau de données²³, croisant des variables et des individus (relevés et espèces), i.e. à visualiser la structure générale des données. Bien que voisine de l'ACP, elle en diffère par le fait qu'elle part non pas d'une matrice de corrélation usuelle, mais d'une matrice de distance du χ^2 (Binet *et al.*, 1972 ; Tomassone, 1976 ; Gauch *et al.*, 1977). Autrement dit, la raison principale pour laquelle l'AFC est préférée à l'ACP comme méthode d'ordination des relevés, c'est que dans la première la mesure de la ressemblance (similarité ou distance) est basée sur un indice *asymétrique*, qui ne tient pas compte des doubles absences, inversement à la seconde utilisant la distance euclidienne, un indice *symétrique* (Legendre & Legendre, 1998). L'originalité de l'AFC réside de ce fait dans l'utilisation d'une forme quadratique pour le calcul des corrélations, la métrique du χ^2 ou khi², qui conduit à comparer non des valeurs mais des *profils*, i.e. des données divisées par leur effectif total ou poids (pondération marginale) (Dervin, 1988 ; Chessel *et al.*, 2003). Ce profil pondéré sous-entend que les valeurs relatives des variables vont être mises en évidence plus que les valeurs absolues (Tomassone, 1976). L'intérêt des profils pondérés est de mettre en évidence les relations - les correspondances - entre variables et individus, i.e. relevés et espèces en phytosociologie (Dufrêne, 1998). De plus, les relevés et les espèces sont plongés dans le même espace à l'aide d'une fonction canonique et y jouent des rôles symétriques (Lacoste & Roux, 1971). L'AFC consiste ensuite en une extraction des *valeurs propres* les plus grandes, en valeur absolue, et des *vecteurs propres* correspondants de la matrice de corrélations, opération mathématique permettant de dégager les directions d'allongements privilégiés du nuage de points étudié (axes abstraits d'inertie) (Lacoste & Roux, 1971).

Les représentations graphiques sont les projections du nuage de points sur les axes principaux, en se souvenant que ce sont les premiers axes qui représentent le mieux le nuage (Dervin, 1988). En pratique, le nombre d'axes retenus est fixé *a posteriori* par les contributions à l'inertie totale des valeurs propres et la signification écologique des axes (Bouxin, 1987). Les pourcentages d'inertie associés aux axes permettent d'évaluer le nombre d'axes à prendre en considération ; quand les pourcentages cumulés des 2 ou 3 premiers axes sont importants (sans qu'il soit possible de fixer une norme), l'analyse multivariée est généralement considérée comme utile (Bouxin, 2008).

Pour visualiser chaque nuage, on le projette donc sur un nombre restreint d'axes (ou de plans) principaux d'inertie, tel que soit reconstitué au mieux les traits dominants de sa structure et de telle sorte qu'apparaissent les affinités naturelles des deux ensembles pris en considération. Dans l'analyse floristique, les données sont représentées par un nuage de points-relevés et par un nuage de points-espèces qui sont parfaitement symétriques (superposables) (Binet *et al.*, 1972 ; Gauch *et al.*, 1977), c'est pourquoi on utilise leur représentation simultanée sur un même graphique (Dervin, 1988).

« Le gros avantage que nous voyons dans la méthode d'analyse factorielle [AFC] est qu'elle donne directement la figure représentative de l'ensemble à classer et ce avec une totale objectivité évidente » (Roux & Roux, 1967).

²³ Ce tableau peut être soit un *tableau de contingence*, contenant des effectifs ou des fréquences, soit un *tableau logique* ou *disjonctif complet*, composé de données logiques (codées 0 ou 1) (Dervin, 1988). En phytosociologie, seules les données d'abondance-dominance (ou de recouvrement) sont utilisées, on ne tient pas compte du degré de sociabilité et des autres informations stationnelles (Dufrêne, 1998).

L'interprétation des graphiques (plans factoriels) issus de l'ordinateur est faite en plusieurs temps :

- *Interprétation des proximités des espèces et des relevés* : ce qui est intéressant à étudier sur les graphiques, ce sont les proximités des points (Dervin, 1988). Si deux points-relevés sont proches dans l'espace factoriel, cela signifie que les profils des espèces représentés par ces relevés sont voisins (Bachacou *et al.*, 1979). Les espèces qui sont proches sur le graphique sont des espèces qui présentent un profil similaire dans les relevés (stations) où elles sont présentes (Dufrêne, 1998).
- *Réunion des groupes de relevés sous une même enveloppe*, puis d'espèces selon leurs proximités, sur le plan des axes 1 et 2 surtout, qui contient le maximum d'information. Il faut vérifier que ces groupes existent également dans le plan des axes suivants (1-3, 2-3, 2-3, etc.).
- *Interprétation des axes factoriels* : l'interprétation de chaque axe n'est évidemment pas simple ; en ce sens qu'un axe ne représente pas, en général, un seul facteur (gradient) environnemental, mais plusieurs en proportions variables (Binet *et al.*, 1972 ; Greig-Smith, 1980). Ceci se traduit par des nuages de points obliques par rapport aux axes (Béguin *et al.*, 1974). C'est surtout par un retour aux données observées qu'on pourra éventuellement analyser leur signification. On doit donc tenir compte de certains paramètres (topographiques, édaphiques, climatiques) non introduits dans l'ordinateur. Ce qui démontre bien la valeur discriminante de la composition floristique, celle-ci intégrant en définitive l'ensemble des caractères stationnels (Lacoste, 1975).

Néanmoins, le simple examen des graphiques ne suffit pas pour les interpréter correctement, il faut tenir compte (Bouroche & Saporta, 1980 ; Tomassone, 1988 ; Bouxin, 2008) :

- d'une part, de la proximité entre points et axes principaux, i.e. de la *qualité* de leur représentation sur l'axe considéré (elle est fournie par la valeur du *cosinus carré* ou *contribution relative* (CR)) et,
- d'autre part, du rôle joué par chaque point dans la détermination d'un axe (part d'inertie du point à la définition de l'axe ou *contribution absolue* (CA)).

Les éléments qui ont les plus fortes contributions sont les explicatifs pour l'axe considéré (Dervin, 1988). Ces paramètres fournis par l'AFC sont donc des éléments prépondérants de l'interprétation (Bouxin, 1986). Mais, beaucoup d'auteurs, comme le fait remarquer Bouxin (1987), traitant des données floristiques ne semblent pas utiliser ces aides à l'interprétation et se contentent des coordonnées des relevés et espèces sur les axes factoriels, ce qui est une sous-exploitation des résultats. Or, il apparaît clairement que le fait de considérer les contributions relatives, au lieu des coordonnées factorielles sur les axes, se révèle une technique plus robuste pour interpréter les résultats (Bouxin, 2008).

6.3.3. Intérêts et avantages de l'AFC en phytosociologie

« L'AFC est une bonne méthode pour représenter les relevés à classer et une bonne méthode pour trouver des gradients » (Chessel *et al.*, 2004). Dans leur mise au point sur l'apport de l'AFC dans l'étude des communautés végétales, Bonin & Taton (1990) précisent les trois aspects majeurs constructifs de cette méthode :

- *Description ou typologie des communautés végétales* : A partir du tableau phytosociologique brut, mise en évidence de sous-ensembles, plus ou moins bien distincts, d'espèces et de relevés se rapportant à des unités phytosociologiques (de rang différent) ou description de nouveaux groupements végétaux. Le nuage des points-relevés montre dans ce type d'analyse une structuration indépendante de la valeur des espèces, ce qui atteste bien de l'objectivité de l'AFC. En travaillant sur des numéros (espèces codées), on exclut tout risque de se laisser influencer par des opinions préconçues sur la signification de telle ou telle espèce (Guinochet, 1973).

- *Les étages de végétation* : Le traitement de grands ensembles de relevés appartenant à différents étages de végétation peut apporter une répartition remarquable des points dans le nuage, tout à fait représentative de cet étagement. Ceci apparaît clairement, en général, sur le plan factoriel principal (Gamisans *et al.*, 1981 ; Bonin *et al.*, 1983 a & b).
- *Les successions dynamiques de la végétation* : A partir des données floristiques de différents faciès de végétation, il est possible de mettre en évidence dans l'espace factoriel des successions de groupements végétaux en relation avec les grands gradients écologiques (Bonin *et al.*, 1983 a & b), puisque l'ordre des différents groupements au sein de la succession est établi d'une manière indiscutable.

Dans certains cas, on peut avoir simultanément l'individualisation des groupements végétaux dans des successions dynamiques, elles même situées les unes par rapport aux autres suivant l'étagement de la végétation (Bonin *et al.*, 1983 a & b). En fait, si l'échantillonnage floristique est suffisamment représentatif, un même plan factoriel peut présenter les trois principaux pôles d'intérêt des études sur les communautés végétales (Bonin & Tatonni, 1990). L'efficacité de l'AFC est généralement maximale pour l'analyse des gradients (dynamique, altitudinal, thermique, de dégradation, etc.) (Bouxin, 1986 ; Dufrêne, 1998). En effet, depuis les travaux initiaux de Roux & Roux (1967), il s'est avéré que les groupements végétaux étudiés s'ordonnent selon des gradients de facteurs écologiques qui n'ont pas, bien entendu, été introduits dans les données (Béguin *et al.*, 1974 ; Chessel & Debouzie, 1982, 1983 ; Bonin & Tatonni, 1990). L'AFC est riche de possibilités aptes à restituer la multiplicité des structures observées dans la nature (Chessel *et al.*, 2003).

Par ailleurs, des essais de synthèse développés à partir de l'AFC ont permis de comparer plusieurs centaines de relevés concernant, soit les divers groupements végétaux d'une même région (cf. e.g. Schmitt, 1978), soit le même type de groupement sur une grande aire, comme par ex. la Hêtraie en France et en Espagne (Comps *et al.*, 1986), ou bien la Zéenaie au Maroc (Zine El Abidine, 1988). Une telle synthèse par les méthodes d'ordination aboutit au recadrage d'unités phytosociologiques antérieurement décrites (Dupouey, 1986). Plus encore, il a été montré dans le cas des marais salants d'Europe, pour lesquels plus de 7 000 relevés ont été réunis, que de nouveaux syntaxons peuvent « émerger » de cet imposant matériel, à la suite de leur traitement par l'analyse numérique (van der Maarel *et al.*, 1987 ; Mucina & van der Maarel, 1989). Toutefois, Géhu (1998, 2000) met en garde contre de telles synthèses informatiques, lorsqu'elles sont pratiquées sur du matériel hétérogène (relevés trop grands ou trop petits, complexes ou fragmentaires), tant d'époques que d'auteurs ou de lieux différents, qui donneront un système de syntaxons « virtuels » non reconnaissables sur le terrain, qu'il qualifie de « syntaxons de laboratoire ».

6.3.4. Critères de présence/absence vs. abondance-dominance en AFC

Un problème souvent discuté en phytosociologie est celui de savoir si l'on peut utiliser de simples données de présence (rapidement collectées) ou s'il est indispensable de traiter des données d'abondance-dominance (dont la collecte est plus longue) (Bouxin, 1987).

A ce propos, Guinochet (1954, 1955, 1973) insistait sur la nécessité de fonder l'analyse phytosociologique sur le critère de présence/absence uniquement et non sur celui de l'abondance-dominance, qui logiquement ne devait pas intervenir, du moins au stade initial, pour la discrimination des associations végétales. De nombreux phytosociologues sigmatistes donnent, pour cette raison, la préférence au critère de présence/absence (codage 0 ou 1, données dites *binaires* ou *booléennes*), sans pondération des espèces en fonction de l'abondance-dominance (Gillet, 2000), pour une première reconnaissance des groupements végétaux. Toutefois, il a été montré (Vedrenne, 1982 *in* Bonin & Tatonni, 1990 ; Bonin *et al.*, 1983a) que la prise en compte de la seule présence des espèces végétales ou de leur abondance-dominance, ne constitue pas un élément déterminant pour la typologie des

communautés végétales, puisqu'on retrouve, à quelques nuances près, la même organisation du nuage des points-relevés. L'abondance-dominance, selon Bonin & Tatonni (1990), ne fait que « polir » la représentation des résultats, en accentuant ou en atténuant parfois certaines tendances.

D'après Carrière (1984), il n'est pas inconcevable d'envisager une analyse en abondance-dominance, dès lors que l'on cherche à identifier des unités de végétation subordonnées à des ensembles de relevés, déjà prétraités en présence/absence, ainsi qu'en témoigne Orloci (1968 in Carrière, 1984) : "It may be appropriate to implement cluster analysis in two successive stages : First, the sites may be analysed into floristic types utilizing presence/absence scores and, second, further hierarchies may be produced within each floristic type on the basis of quantitative data, potentially more informative than the presence/absence species scores".

D'ailleurs, l'intérêt d'utiliser l'abondance numérique des espèces afin de définir un aspect particulier de leur écologie, à l'intérieur d'une affinité générale, a été reconnu par plusieurs auteurs (Timbal, 1973 ; Becker, 1979 ; de Ruffray et al., 1989), spécialement pour les groupements forestiers. Gillet (2000) note que la considération de l'abondance-dominance est particulièrement déterminante dans le cas des communautés arborescentes paucispécifiques. Volkert (2008) estime également que l'abondance-dominance reflète mieux la réalité écologique des phytocénoses forestières.

En fin de compte, lorsque la végétation est organisée par des facteurs écologiques généraux (bioclimat, lithologie), l'analyse des données en présence/absence est généralement suffisante ; mais pour mettre en évidence des groupements stationnels dans le cas de forêts homogènes notamment (M'Hirit, 1982 ; Bouxin, 1987), de discriminer des faciès de végétation (Carrière, 1984 ; Gillet, 2000) et afin de mieux révéler les successions dynamiques (Gamisans et al., 1981), la considération des coefficients d'abondance-dominance donnerait des résultats plus nuancés. Or, à ce niveau d'organisation, il paraît plus avantageux d'analyser la matrice d'abondance-dominance, ou plus exactement des coefficients de transformation de ce critère.

Justement, aux notes d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (échelle à 6 ou 7 degrés), on associe habituellement pour les besoins du traitement dans les analyses numériques (AFC ou autre), une note d'intensité après *transformation ordinale* ou par *codage logique* (Dagnelie, 1960 ; van der Maarel, 1979 ; Chessel & Debouzie, 1983 ; Dufrêne, 1998 ; Gillet, 2000). On peut rendre ainsi quantitatif le coefficient semi-quantitatif d'abondance-dominance (Tableau 3).

Tableau 3. Transformation des notes d'abondance-dominance (AD) en valeurs ordinales

| AD | R% moyen (Dufrêne, 1998) | Dagnelie (1960) | Van der Maarel (1979) | Chessel & Debouzie (1983) | Gillet (2000) |
|----|-----------------------------|--------------------|--------------------------|------------------------------|------------------|
| 5 | 87.5 | 5 | 9 | 7 | 5 |
| 4 | 62.5 | 4 | 8 | 6 | 4 |
| 3 | 37.5 | 3 | 7 | 5 | 3 |
| 2 | 15 | 2 | 5 | 4 | 2 |
| 1 | 2.5 | 1 | 3 | 3 | 1 |
| + | 0.2 | 0.2 | 2 | 2 | 0.5 |
| r | 0.1 | - | 1 | 1 | 0.1 |

D'après Dufrêne (1998), la médiane des classes de recouvrement peut sembler la plus logique, mais elle donne une très forte importance aux recouvrements élevés : la classe 5 est six fois plus élevée que la classe 2 et près de 40 fois plus élevée que la classe 1. C'est pour cela que van der Maarel (1979) propose une échelle qui donne plus de poids à la présence de l'espèce dans la station, puisqu'elle pondère légèrement sa présence par une échelle de 1 à 9 correspondant à sa dominance. Il est aussi, selon Dagnelie (1965b) possible de retenir

directement l'échelle de Braun-Blanquet, en substituant simplement la valeur 0.2 au signe + (après une transformation en arc sin). Chessel & Debouzie (1983), lui associent une note d'intensité allant de 1 à 7 (codage logique). Pour Gillet (2000), il suffit de remplacer le code 1 par la valeur 0.1 et le code + par la valeur 0.5.

6.3.5. Le cas des espèces rares ou accidentelles et l'effet Guttman

i) Dans les grands tableaux de relevés, on est souvent confronté à quelques *relevés pauvres* ou présentant des *espèces rares ou accidentelles* et dans les analyses multivariées (cas de l'AFC), on les retrouve fort éloignées (excentrées) le long des axes factoriels, ce qui entraîne corrélativement une agglutination des autres relevés autour de l'origine des axes (Gauch et al., 1977 ; Bouxin, 1987). On peut atténuer ou supprimer les effets de ces données localisées, en éliminant les espèces rares ou accidentelles, ce qui n'est pas arbitraire, *pour autant que l'information qu'elles apportent, soit préalablement exploitée* (Bouxin, 1987). En effet, la cooccurrence d'espèces rares a souvent une signification phytosociologique aisément utilisable (cas des espèces *sténo-écologiques*) et leur suppression du tableau de relevés n'entraîne alors aucune perte d'information (Bouxin, 1986). On peut éliminer les espèces qui apparaissent en dessous d'une certaine valeur minimale de relevés, par ex. 5 % du nombre total de relevés (Hill & Gauch, 1980). Pour Gillet (2000), les espèces accidentelles ont une fréquence relative dans le tableau strictement inférieure à 10 %. Ceci permet de réduire un grand nombre de « 0 » de la matrice de similarité (van der Maarel, 1982) et, corrélativement, de supprimer d'éventuelles sources de *bruit de fond* (« noise reduction ») (Mucina & van der Maarel, 1989 ; Bouxin, 2008). D'autant, qu'il a été montré que le nombre d'espèces accidentelles croît à peu près linéairement avec le nombre de relevés, tandis que le nombre des autres espèces tend à se stabiliser à partir d'un nombre fini de relevés (Westhoff & van der Maarel, 1978). Enfin, l'analyse des correspondances est, comme cela est bien connu, très sensible aux espèces peu fréquentes en conséquence, le traitement du tableau simplifié sans les espèces rares ou accidentelles donne parfois de meilleurs résultats (Bouxin, 2008). Une autre solution consiste, selon Roux (1976), à les mettre en éléments supplémentaires.

ii) Lors du traitement de tableaux importants par l'AFC (tableaux avec notamment beaucoup plus de lignes que de colonnes), on observe souvent des nuages de points ayant un aspect habituel en V ou en fer à cheval²⁴, dans le plan factoriel 1-2 (voir e.g. les études de Bonin & Roux, 1978, et de Bouxin, 2008), c'est l'effet Guttman (Dervin, 1988). Cela arrive en particulier quand il y a dépendance totale entre l'ensemble des lignes et celui des colonnes (Dervin, 1988). Cet effet arche est du au fait que le second axe montre une forte relation avec le premier axe (Hill & Gauch, 1980) et apparaît comme une fonction polynomiale de ce dernier (axe 1), rendant l'interprétation des gradients peu commode (Peet et al., 1988). Ce qui se traduit, selon Bouxin (1986), par l'augmentation de l'importance relative de la seconde valeur propre par rapport à la première et qui donne à certaines espèces des valeurs très élevées sur les axes factoriels. Lorsque cet effet est marqué, il est parfois utile de ne considérer que les axes 1 et 3 (Bouxin, 2008). Cette distorsion est considérée par certains auteurs comme un inconvénient majeur de cette méthode d'ordination (Bouxin, 2008). Pourtant, van der Maarel (1980) insiste sur le fait que cet arc ne pose pas toujours de problème dans l'interprétabilité des axes factoriels.

Ces deux « défauts » ont ainsi conduit Hill & Gauch (1980) à proposer une version améliorée de l'AFC, appelée *Detrended Correspondence Analysis* (DCA) ou analyse des correspondances détendancée, qui est censée corriger et aplatir le nuage en fer à cheval et étaler les extrémités des axes (Bouxin, 1987 ; Peet et al., 1988). Mais, dans cette technique, les valeurs propres ne peuvent plus être considérées comme des proportions expliquées de la variance

²⁴ «arch effect» ou «horseshoe effect» (Hill & Gauch, 1980).

(Bouxin, 2008). Des applications à l'aide de cette méthode, très utilisée surtout dans les pays anglophones, ont été fournies en Algérie par Benhouhou (1991), notamment.

63.6. Intérêt et complémentarité de la classification numérique (CAH notamment)

Le lien entre *classification numérique* et carte factorielle (ordination) est apparue très tôt et de manière intéressante (Chessel *et al.*, 2004). En effet, les techniques d'analyse de données complémentaires que sont l'AFC et la *classification ascendante hiérarchique* (CAH) ou *classification agglomérative hiérarchique*, notamment, sont employées dès 1967 par Roux & Roux au laboratoire d'Orsay, dans le domaine de la phytosociologie (Briane *et al.*, 2000).

Indiquons que la classification porte le plus souvent sur les relevés, en vue de définir des groupements végétaux ou des associations végétales (Westhoff & van derMaarel, 1978). En plus de l'AFC, il devient utile, à cause du volume des données, de procéder à une classification numérique des relevés (Bouxin, 1987). De leur côté Brisse & Grandjouan (1971 *in* Whittaker, 1973) conseillent une ordination initiale comme guide pour une classification. Selon Kent & Ballard (1988), l'utilisation conjointe des méthodes d'ordination et de classification est une stratégie bénéfique, quand l'objectif est non seulement la description et l'analyse des types de végétation et des communautés végétales, mais aussi une appréciation des gradients environnementaux qui les déterminent. Enfin, Dupouey (1988) indique la parfaite complémentarité de l'AFC et de la classification numérique, souvent proclamée mais très rarement mise en application.

i) L'objectif principal des méthodes de *classification automatique* est de répartir les éléments (relevés ou espèces) d'un ensemble en groupes (*clusters*) ou classes, c'est-à-dire d'établir une *partition* de cet ensemble. Chaque groupe devant être le plus homogène possible et les groupes devant être les plus différents possibles entre eux (Chessel *et al.*, 2004). De plus, on ne se contente pas d'une partition, mais on cherche une *hiérarchie* de partitions, qui constituent un arbre binaire de classification appelé le *dendrogramme* (Podani *et al.*, 2000). Une partition étant obtenue par troncature du dendrogramme à un certain niveau de similitude (Chessel *et al.*, 2004). La recherche d'une hiérarchie évaluée s'appelle une classification hiérarchique (*hierarchical clustering*), elle peut être ascendante (*agglomérative, agrégative*), quand elle associe les objets et les groupent les uns avec les autres pour terminer par un seul groupe ou descendante (*divisive*), quand elle subdivise les groupes jusqu'à obtenir autant de groupes qu'il y a d'objets (Dufrêne, 1998 ; Podani *et al.*, 2000).

La *classification ascendante hiérarchique* (CAH) consiste à agréger progressivement les individus selon leur ressemblance, mesurée à l'aide d'un *indice de similarité* ou de *dissimilarité*. L'algorithme commence par rassembler les paires d'individus les plus ressemblants, puis à agréger progressivement les autres individus ou classes d'individus en fonction de leur ressemblance, jusqu'à ce que la totalité des individus ne forme plus qu'une seule classe. Les classes à un niveau de similarité donné sont des sous-classes de classes d'un niveau supérieur. Autrement dit, le niveau d'agrégation pour 2 paires d'individus n'est jamais inférieur à celui de la troisième paire (Podani *et al.*, 2000). Au total, la racine du dendrogramme obtenu correspond à la classe regroupant l'ensemble des individus.

ii) Cette classification nécessite le calcul d'un *indice de similarité* ou de *distance* (ou *dissimilarité*, estimation inverse de la similarité) entre les paires d'entités à classer, qui sont soit des groupes de relevés ou de simples relevés (Bouxin, 2008). Dans toutes les méthodes de *classification agglomératives*, le choix de l'indice de similarité ou de dissimilarité est décisif car les résultats obtenus sont très différents selon l'indice utilisé (Mucina & van der Maarel, 1989). Il existe en effet de nombreux indices de similarité ou de distance. Ces indices dépendent de la nature des données qui sont de types *binaires, ordinales* ou *quantitatives* (Dufrêne, 1998) : les données binaires, comme on l'a déjà vu, correspondent à des données de présence/absence codées en 0 et 1 ; les données ordinales correspondent généralement à des classes ou à des intervalles,

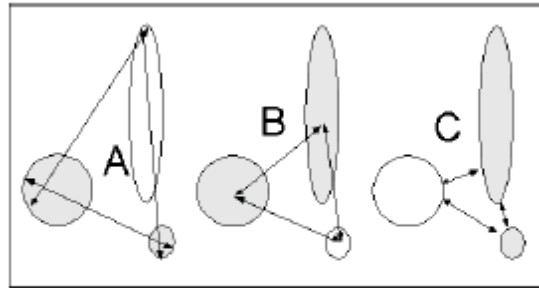
dont le rang est codé par des chiffres allant de 0 ou 1 au nombre de classes (ex. échelle ordinale de van der Maarel) et les données quantitatives correspondent, par ex., à des données de fréquences relatives des espèces dans des stations.

La mesure de similarité pour les données binaires peut se calculer par plusieurs indices, dont les plus utilisés sont *l'indice de simple concordance*, *l'indice de Jaccard* (ou coefficient de communauté) et *l'indice de Sørensen* ; le premier tient compte des doubles absences pour le calcul de la similarité, alors que les 2 autres les excluent²⁵ (Dufrêne, 1998). La valeur 1 représente la similarité maximale, le 0 étant la valeur minimale. La mesure de similarité pour les données quantitatives est calculée par plusieurs indices, dont les plus utilisés sont *l'indice de Steinhaus*, *l'indice de Kulczynski* et *l'indice de Gower* (Dufrêne, 1998). Tous ces indices produisent des valeurs bornées entre 0 (les 2 relevés sont complètement différents) et 1 (les 2 relevés sont identiques). D'autres indices sont parfois utilisés, comme les *coefficients de corrélation*, de point de Pearson, ou de rang de Spearman et Kendall, qui oscillent entre - 1 (complètement différents) et 1 (totalement identiques) (Dufrêne, 1998). Par ailleurs, quand on utilise un tableau dans lequel les espèces ont été remplacées par des variables transformées par une technique d'ordination, la *distance euclidienne* s'impose (Bouxin, 2008). Pour plus de détails sur ces indices on peut se référer à Meddour (1996).

iii) La réunion entre deux groupes d'objets peut être calculée selon différents *critères d'agrégation*, chaque critère déterminant la structure de la hiérarchie binaire produite par l'algorithme de CAH. Parmi les nombreux critères d'agrégation existants, citons (Chessel *et al.*, 2004 ; Bouxin, 2008) :

- Le *lien simple* (ou lien du voisin le plus proche ou saut minimum ; *single linkage, nearest neighbour, neighbor joining*) : la CAH du lien simple tient compte de la distance du *saut minimum* et montre les effets de chaîne (voir e.g. l'étude de Podani *et al.*, 2000). Elle tend à agréger un point à un groupe existant plutôt qu'à donner naissance à un nouveau groupe. La procédure ne donne pas satisfaction si on trouve des points intermédiaires, présents entre deux *clusters*, qui sont considérés comme du bruit aléatoire.
- Le *lien complet* (ou lien d'agrégation par le diamètre ; *complete linkage, furthest neighbour*) : dans la CAH à lien complet, la distance d'un relevé à un groupe est définie comme la distance à l'échantillon le plus éloigné de ce groupe ; quand deux groupes de relevés fusionnent, la distance est égale à la plus grande distance parmi toutes les paires de relevés prises dans les deux groupes en fusion.
- Le *lien moyen* (ou lien d'agrégation UPGMA = *Unweighted Pair Group Method of Agregation ; average linkage, group average method*) : la CAH à lien moyen définit la distance moyenne entre deux parties au lieu de la distance maximum.
- La *méthode de Ward*, ou du moment d'ordre 2, est fondée sur l'augmentation de l'inertie, comme fonction de valeur d'une partition. Dans ce dernier cas, on agrège deux groupes de sorte que l'augmentation de *l'inertie (variance) intraclasse* soit la plus petite possible, afin que les classes restent homogènes (deux parties dont le regroupement augmente peu l'inertie intraclasse sont proches). On peut alors retenir la partition finale rendant minimal le moment intraclasse ou encore rendant optimal le moment interclasse (Roux, 1985 *in* Bouxin, 2008). Ce critère ne peut s'utiliser que dans le cas des distances quadratiques (*distance euclidienne* et *distance du khi²*), en particulier à partir d'un tableau d'ACP (normée ou de coordonnées factorielles) ou d'AFC.

²⁵ Ce qui évite de considérer comme indicatrice de similitude une double absence et donc d'attribuer une haute valeur de similarité aux différentes paires de relevés paucispécifiques (Meddour, 1996). En effet, si la présence commune d'une espèce dans 2 relevés doit toujours être considérée comme une ressemblance entre les 2 relevés, l'absence commune d'une espèce dans 2 relevés est loin d'être aussi significative (Gillet, 2000).



CAH sur distances entre parties. A lien du diamètre. B lien moyen. C lien du saut minimum. La distance minimum est la valeur du groupement.

Contrairement aux méthodes d'ordination, avec les méthodes de classification, on n'a en général pas unicité des solutions obtenues : le plan factoriel F1 x F2 de l'AFC d'un tableau est unique, et indépendant des algorithmes de calcul des éléments propres, ce qui n'est pas le cas d'un dendrogramme. La première difficulté vient du fait que les trois méthodes de CAH basées sur des distances induites entre parties donnent des arbres qui peuvent avoir des formes très différentes : la méthode du saut minimum conduit en général à des arbres très aplatis, avec accrochages successifs des objets un à un, ce qui conduit à la formation de chaînes. La méthode du diamètre a au contraire tendance à former des arbres très éclatés, avec formation de groupes isolés. Dans le cas général, d'après Bouxin (2008), il vaut donc mieux utiliser la méthode de la distance moyenne (UPGMA). Mais, l'arborescence de la méthode de Ward est d'une lecture relativement plus aisée ; c'est d'ailleurs la plus utilisée.

iv) Maintenant, si on veut faire une classification compatible avec une ordination, il faut que les distances soient compatibles. En AFC, on utilise la distance du χ^2 . On aura donc à calculer les distances entre relevés, en faisant une CAH sur distances du χ^2 , i.e. en réalisant une classification sur le tableau de l'ensemble des coordonnées factorielles de l'AFC (à partir du fichier résultat). En gardant tous les facteurs, on récupère la distance du χ^2 globale et donc on complète la représentation en dimensions réduites par un résumé (les classes), qui utilise toute la variabilité (Chessel *et al.*, 2004). Cette méthode est préconisée par Roux & Roux (1967), comme complément à l'AFC.

v) Le choix du nombre de groupes (classes) est laissé à l'appréciation du classificateur. Toutefois, les dendrogrammes de classification présentent habituellement une bonne ségrégation (partition) des groupes et laissent peu de liberté à l'interprétation, contrairement aux plans factoriels issus de l'AFC, par ex. Les groupes de relevés issus de cette procédure peuvent être assimilés à des *syntaxons élémentaires* et les espèces discriminantes de chaque groupe à des *espèces différentielles*, voire à des *caractéristiques régionales* (Gillet, 2000).

7. LES AUTRES METHODES PHYTOSOCIOLOGIQUES

Deux autres approches, se situant à des niveaux de perception et d'intégration différents, se sont développées depuis quelques décennies en Europe occidentale.

7.1. LA SYMPHYTOSOCIOLOGIE OU PHYTOSOCIOLOGIE PAYSAGERE

La symphytosociologie est la « science qui étudie les complexes de communautés végétales » (Géhu, 1991) ; elle s'applique à des niveaux d'intégration plus élevés que le niveau stationnel, tels que les paysages ou les écosystèmes, au sens de Blandin & Lamotte (1988 in Géhu, 1991). La symphytosociologie ou phytosociologie paysagère a été présentée à maintes reprises par divers auteurs, tels que Géhu (1974, 1979, 1987, 1988), Rivas-Martinez (1976,

1987), Béguin *et al.* (1979, 1982), Géhu & Rivas-Martinez (1981), Béguin & Theurillat (1984), Deil (1990), notamment.

La symphytosociologie est une approche inductive du paysage, effectuée sur 3 niveaux consécutifs de complexité et d'intégration (Deil, 1990). Voici la description succincte de la méthodologie qu'en donne Delpech & Géhu (1991), Géhu (1993) et Deil (1990) :

- Tout d'abord, il est nécessaire pour l'utilisation de cette méthode que tous les groupements végétaux qui composent une région, aient été préalablement définis avec une finesse suffisante, par la méthode classique des relevés phytosociologiques.
- Ensuite, on constitue alors des ensembles de *relevés sériels* (sigmarelevés). Les relevés sériels comprennent tous les syntaxons (des groupements pionniers aux groupements climaciques, lorsqu'ils existent), représentés localement dans une même *série dynamique de végétation* ou *chronoséquence végétale*. On doit joindre toutes les surfaces de végétation à une unité décrite et tenir compte des groupements fragmentaires voire basaux. A ce niveau, l'aspect dynamique de la végétation et les effets anthropogènes sont pris en considération (Deil, 1990 ; Géhu, 1991).
- Enfin, les *relevés paysagers* (géosigmaterelevés) comprennent tous les syntaxons représentés au sein d'une même unité géomorphologique ou *toposéquence* (par ex. fond de vallée, terrasses alluviales, versant d'exposition homogène, plateau...). Chaque syntaxon du sigmarelevé ou géosigmaterelevé est affecté d'un indice proportionnel à sa représentation spatiale dans la série ou le paysage (de r à 5)²⁶, selon l'échelle de Braun-Blanquet, directement transposée des associations aux sigmassociations, comme l'a proposé Tüxen (1973 *in* Gillet, 2000). Cet indice, qui indique le taux de recouvrement des divers syntaxons, nous renseigne d'après Deil (1990), sur la naturalité du paysage ou au contraire de son degré d'artificialisation (importance relative des différentes étapes de dégradation) et sur la biodiversité (nombre de groupements sur les physiotopes identiques). Géhu (1991) précise que, suivant la nature des séries de végétation et l'histoire du territoire, le nombre et la diversité des étapes sériales pourront varier, de même que leur ventilation à travers le gradient natur(al)ité-artificialisation. On indique également la forme de répartition du groupement dans l'aire étudiée, en utilisant les *symboles spatiaux* introduits par Géhu (1974), devant le coefficient de recouvrement : forme spatiale [o], forme linéaire continue [/], forme linéaire discontinue [;], forme ponctuelle [·], forme spatio-linéaire, en frange large [Ø]. Cette figuration symbolique des formes des sigmassociations rend aussi compte de leur agencement dans le paysage étudié (Julve, 1985 *in* Géhu, 1991).

Le traitement statistique de ces ensembles aboutit à définir des unités formelles (Delpech & Géhu, 1988), i.e. les complexes répétitifs des associations d'associations (Deil, 1990) :

- Des *sigmeta* (*sigmataxons*, *sigmassociations*) ou ensemble des groupements d'une même chronoséquence végétale (ou *tesela*²⁷, *tessella*, *tésèle*, au sens de Rivas-Martinez, 1976) ;
- Des *geosigmeta* (*geosigmataxons*) ou ensemble des groupements d'une même toposéquence végétale (ou *catena*, au sens de Rivas-Martinez, 1976).

Ces derniers représentent des *ensembles paysagers* définis selon des critères scientifiques (et non plus seulement physiologique ou esthétique) (figure). On peut ainsi développer une *typologie du paysage végétal* possédant la propriété et la possibilité d'extrapoler les informations relatives à une unité paysagère donnée à toutes les unités du même type.

²⁶ Echelle préconisée par Géhu (1991) : 5 (75-100 % de recouvrement), 4 (50-75 %), 3 (33-50 %), 2 (20 à 33 %), 1 (10 à 20 %), + (5 à 10 %) et r (1 à 5 %).

²⁷ En typologie forestière, ce niveau d'intégration équivaut à la notion de « *type de station* », qui correspond à des conditions écologiques homogènes et à la chronoséquence végétale, aboutissant à un stade forestier climacique (Rameau, 1985).

Précisons à la suite de Géhu (1991), que le *sigmetum* (ou la *synassociation* au sens de Rivas-Martinez, 1976) est l'unité typologique fondamentale de la symphytosociologie. Elle correspond à l'expression spatiale quantifiée de tous les groupements végétaux d'une même série de végétation, i.e. existant à l'intérieur d'une portion de territoire suffisamment homogène écologiquement et dynamiquement, pour ne porter qu'un seul groupement mûr (climax climatophile ou édaphophile), ou une tesela (Géhu & Rivas-Martinez, 1981 ; Géhu, 1991). Par exemple, la plupart des surfaces de subéraie sont une juxtaposition de phases ou de stades donnant un exemple illustratif d'individus de synassociation (Rameau, 1985).

Il faut de la sorte noter que la phytosociologie paysagère s'est développée à la fois dans une optique phytodynamique ou sériale (symphytosociologie) et phytotopographique ou caténale (géosymphytosociologie). La phytosociologie paysagère sériale étudie spatialement des ensembles de groupements végétaux liés dynamiquement entre eux à l'intérieur d'une série de végétation (*sigmetum*). La phytosociologie paysagère caténale s'attache à analyser les phénomènes caténaux et géographiques des relations entre groupements végétaux, ou entre séries de végétation, au sein d'unités phytotopographiques du paysage (géosérie ou géosigmetum, unité de base) ou de leurs complexes (macrogéosérie) (Géhu, 1991, 1993). Selon le principe du parallélisme entre le degré de complexité des objets concrets étudiés et le niveau d'intégration des unités abstraites correspondantes, il est possible de définir plusieurs types de systèmes phytosociologiques, plus ou moins complexes : les systèmes unistrates, phytocoenotiques, téselaires et caténaux (ou caténales) (Gillet *et al.*, 1991).

Enfin, selon Rivas-Martinez (1985, 1987), la dénomination correcte d'une synassociation (ou série de végétation quantifiée) se fait à l'aide d'une diagnose indiquant les facteurs écologiques et géographiques les plus significatifs (unité chorologique, étage de végétation, type d'ombroclimat, caractère édaphique), l'espèce dominante de l'association mûre de la série, et le nom de celle-ci construit d'après le nom phytosociologique de cette communauté finale suivie du suffixe *sigmetum*. Par ex. série mésoméditerranéenne subhumide acidophile de Catalogne à Chêne liège (*Quercus suber*) [= *Carici depressae-Querceto suberis sigmetum*].

7.2. LA PHYTOSOCIOLOGIE SYNUSIALE INTEGREE (PSI)

La *phytosociologie synusiale intégrée* est née dans les années 80 à partir des travaux de trois chercheurs en phytosociologie : De Foucault (1986b), Gillet (1986) et Julve (1986). Elle puise ses racines dans les concepts développés au début du XXe siècle par Lippmaa, Braun-Blanquet, Gams, Du Rietz, Tüxen, Raunkiaer ... (voir la synthèse de leurs travaux dans Barkman, 1973), mais se développe sous une forme renouvelée par l'introduction de l'intégration paysagère, des concepts systémiques et structuralistes, l'apport de méthodologies précisées (analyse dynamique, architecturale, écologique...).

On pourra, pour plus de détails, se reporter à la publication de Gillet *et al.* (1991), au guide méthodologique de Gillet (2000) et à la présentation faite par Julve (2002) sur le site Tela-Botanica, sur cette nouvelle approche de la phytosociologie.

Selon ses auteurs, depuis plus de 20 ans, la méthode sigmatiste a été affinée pour tenir compte de la structure particulière complexe de certaines formations végétales (forêts pluristratifiées, par ex.) (Delpech, 2006). Il a semblé indispensable, dans de tels cas, de procéder, sur le terrain, à des analyses séparées des différentes surfaces où domine une forme biologique donnée (thérophytes, géophytes, hémicryptophytes, chaméphytes, phanérophytes). Pour Gillet (2000), le principe fondamental qui l'a distingué de la phytosociologie sigmatiste est que les communautés végétales élémentaires sont situées au niveau d'organisation de la *synusie*²⁸ (généralisation d'une conception synusiale de l'association végétale, découlant d'un

²⁸ Le terme *synusie* a été proposé pour la première fois par Rübél en 1917 (Barkman, 1973).

affinement progressif des méthodes d'analyse de la végétation). En effet, l'un des concepts centraux de la phytosociologie synusiale repose sur la définition des synusies végétales, c'est-à-dire « des ensembles de populations de différentes espèces présentant la même forme biologique, qui partagent à un moment donné un habitat relativement homogène vis-à-vis de leurs modes d'occupation de l'espace et d'utilisation des ressources ; elles ont des stratégies de vie et un rythme de développement similaire » (Delpech, 2006). Les synusies sont donc des communautés biologiques très homogènes du point de vue de leur structure (dynamique, formelle et architecturale) et de leur fonctionnalité écologique (ex. les strates).

La discrimination des synusies s'appuie essentiellement sur des *critères structurels biologiques* (types morphologiques végétatifs, formes biologiques, stratification verticale, espace vital, phénologie) et *écologiques* (microtopographie, nature du substratum géologique et pédologique, microclimat) que l'on met empiriquement en corrélation avec des variations répétitives de la composition floristique (Gillet, 2000). La première discrimination, d'ordre biologique, concerne les 4 grandes catégories fondamentales de synusies végétales pour les forêts tempérées : *arborescentes*, *arbustives*, *herbacées* et *muscinale*. Leur définition fait intervenir l'espace vital et donc la taille des végétaux, mais s'appuie sur les *types biologiques* et les *groupes taxonomiques*. Bien que Gillet (2000) recommande de ne pas confondre les catégories de synusies et les strates, il écrit plus loin « qu'il existe un lien évident entre les catégories de synusies et la stratification aérienne ». Il en est ainsi pour les forêts où l'on distingue les strates muscinale, herbacée annuelle, herbacée vivace, arbustive basse (0.5-2 m), arbustive haute (2-8 m), arborescente basse (8-18 m) et arborescente haute (18-35 m) (Gillet, 2000). Toutes ces unités forment des synusies décrites indépendamment l'une de l'autre et les relations entre elles sont étudiées après cette analyse fine. Lippmaa (1935 in Peltier, 1988) considérait déjà chaque strate de la forêt comme une association stricte, qu'il appelait les « *associations unistrates* ». Mais, les arguments de cet auteur étaient surtout basés sur l'indépendance sociologique et non pas écologique, entre la végétation des diverses strates (De Foucault, 1985).

La première étape, *synusiologique*, vise à décrire, classer et comprendre le déterminisme des synusies végétales (Gillet, 2000). Les relevés d'une même formation qui en résultent sont traités séparément (i.e. par strate ou synusie), *relevés synusiaux*. Chaque synusie est affectée de deux indices permettant de quantifier son importance spatiale et sa distribution dans la surface du relevé (Gillet, 2000) : le premier est un indice d'abondance-dominance (de r à 5), selon l'échelle de Braun-Blanquet directement transposée des espèces aux associations synusiales, le deuxième est l'indice d'agrégation (ou coefficient de dispersion), s'inspire du coefficient de sociabilité de Braun-Blanquet. Ensuite, les groupements monosynusiaux d'une même formation complexe sont rassemblés en phytocénose. Ces ensembles sont traités de la même façon que précédemment en utilisant pour dénommer les unités qui en résultent une nomenclature particulière. Plus exactement, lors de la deuxième étape, *phytocénologique*, les complexes de synusies en interaction sont considérés comme des *coenotaxons* (Gillet, 2000).

Il est intéressant de noter avec Bouxin (2008), que dans *l'analyse factorielle des correspondances multiple*, les calculs opérés à partir d'un tableau de relevés d'une *phytocénose*, permettent tout d'abord d'appréhender la structure multivariée de la *phytocénose* ; la scission du tableau en plusieurs sous-ensembles, comprenant chacun des espèces d'une *strate* particulière (ou d'un *type biologique*), redonne à chacune son importance relative dans la compréhension du système complet (Bouxin, 2008).

En définitive, cette approche synusiale (ou *synusiologie* sensu Géhu, 1998, 2000) permet de mieux appréhender les aspects structuraux des associations décrites et de prévoir l'évolution possible de l'association végétale présente.

8. CONCLUSION

En guise de conclusion, on peut paraphraser Géhu (1993), en soulignant « qu'un groupement végétal bien décrit est aujourd'hui porteur de nombreuses et précieuses informations (bio-indications), non seulement d'ordre floristique et structural (il exprime l'état du patrimoine végétal et phytogénétique), mais encore coenotique et écosystémique (il est le fondement des biocoenoses et de leur fonctionnement écosystémique), mésologique (il correspond à des conditions précises du milieu physique, telles que topographie, géomorphologie, édaphisme, climat et microclimat...), biotique (il est conditionné tout autant par les pressions anthropozoogènes et correspond aux modalités d'usage anciennes ou actuelles du sol), historique (il peut être le résultat d'un passé lointain (groupement relictuel) ou des conditions présentes), dynamique (il est le maillon d'une série évolutive), biogéographique (la grandeur de son aire peut varier beaucoup) ».

Par la qualité intrinsèque (floristique, synécologique, dynamique, chorologique...) de ses groupements végétaux, la phytosociologie est un instrument pertinent de biodiagnostic, apportant d'irremplaçables informations sur la valeur biologique des terrains, la bio- et biocoenodiversité des sites, la préciosité de leur végétation, etc. Elle permet d'orienter et d'objectiver les choix d'aménagement et de gestion appropriés (Géhu, 1993).

La phytosociologie actuelle, à condition d'être basée sur une approche analytique très fine du tapis végétal, est devenue un outil d'application extrêmement précieux dans de nombreux domaines de l'aménagement du territoire, y compris là où le tapis végétal est dégradé et appauvri, car elle permet l'interprétation des groupements fragmentaires et basaux, qui couvrent aujourd'hui de plus en plus d'espaces (Géhu, 1993).

Il faut encore préciser que parallèlement aux lois de structuration et d'évolution du tapis végétal qu'elle a su dégager par son analyse affinée, la phytosociologie a su prendre au cours des dernières décennies, une large dimension paysagère qui élargit singulièrement ses possibilités d'utilisation pratique (Géhu, 1993).

La phytosociologie est finalement parvenue à un stade suffisamment avancé dans ses résultats, ses réflexions et ses raisonnements pour entrevoir des lois régissant les relations entre les objets qu'elle étudie (De Foucault, 1986b). Or qui dit loi dit prévision des phénomènes, c'est à dire possibilité de gestion raisonnée (Delpech & Géhu, 1988). Le caractère prédictif de la phytosociologie actuelle et son intérêt pour la bio-évaluation et la gestion des systèmes écologiques sont de ce fait indéniables.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Allier C. & Lacoste A., 1980. Maquis et groupements végétaux de la série du chêne vert dans le bassin du Fango (Corse). *Ecol. Medit.*, 5, 59-82.
2. Austin M.P., 1985. Continuum concept, ordination methods and niche theory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 16, 39-61.
3. Bachacou J., Chessel D. & Croze J.P., 1979. Etude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. III. Dispersion interspécifique et analyse des correspondances. *Oecol. Plant.*, 14 (3), 371-388.
4. Barkman J.J., 1973. Synusial approaches to classification. In: Whittaker R.H. (ed), *Handbook of vegetation science*. Part V. *Ordination and classification of vegetation*. Dr. W. Junk B.V., Publ., The Hague, 437-491.
5. Barkman J.J., Moravec J. & Rauschert S., 1986. Code de nomenclature phytosociologique. 2^e éd. *Vegetatio*, 67, 145-195.

6. Baudière A. & Serve L., 1975. Les groupements végétaux du Pla de Gorra-Blanc (massif du Puigmal, Pyrénées Orientales). Essai d'interprétation phytosociologique et phytogéographique. *Nat. Monsp., sér. Bot.*, 25, 5-21.
7. Becker M., 1979. Une étude phytoécologique sur les plateaux calcaires du Nord-Est (Massif de Haye 54). Utilisation de l'analyse des correspondances dans la typologie des stations. *Ann. Sc. For.*, 36 (2), 93-124.
8. Béguin C., Ritter J. & Roux M., 1974. Application de l'analyse factorielle des correspondances à la phytosociologie de quelques groupements végétaux culminaux du secteur delphino-jurassien. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 84 (3), 218-242.
9. Béguin C., Géhu J.M. & Hegg O., 1979. La symphytosociologie : une approche nouvelle des paysages végétaux. *Doc. Phytos.*, N.S., 4, 49-68. Lille.
10. Béguinot C., 1989. Une méthode d'exploitation probabiliste de la typologie phytosociologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 130, 21-32.
11. Béguinot C., 1992. Une méthode d'approche quantifiée du diagnostic phytosociologique. *Bull. Ecol.*, 23 (3-4), 139-149.
12. Béguinot J., Desbrosses A. & Notteghem P., 1987. Contribution à l'étude locale des lichénocénoses corticoles en ambiance rudérale au moyen de l'analyse fréquentielle des affinités interspécifiques. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 123, 15-26.
13. Benabid A., 1984. Etudes phytosociologique et phytodynamique et leurs utilités. *Ann. Rech. Forest. Maroc*, 24, 3-35.
14. Benhouhou S.S., 1991. *Vegetation studies in the Algerian Sahara*. Ph. D. thesis, Sheffield University, 291 p.
15. Benzecri J.P. & Benzecri F., 1984. *Pratique de l'analyse des données. I. Analyse des correspondances et classification*. Dunod, Paris, 456 p.
16. Binet D., Gaborit M., Dessier A. & Roux M., 1972. Premières données sur les copépodes pélagiques de la région congolaise. II. Analyse des Correspondances. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 10 (2), 125-137.
17. Bonin G. & Bourouche J.M., 1978. Utilisation de l'analyse discriminante dans l'étude écologique des pelouses de l'Apennin méridional. In : J.M. Legay & R. Tomassone, (éds.), *Biométrie et écologie*, Paris, 37-43.
18. Bonin G. & Roux M., 1978. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phytoécologique de quelques pelouses de l'Apennin Lucano-calabrais. *Oecol. Plant.*, 13 (2), 121-138.
19. Bonin G., Gamisans J. & Gruber M., 1983a. Etude des successions dynamiques de la végétation du massif de la Sainte-Baume (Provence). *Ecol. Medit.*, 9 (3-4), 129-171.
20. Bonin G., Aubert G., Barbero M., Gamisans J., Gruber M., Loisel R., Quézel P., Sandoz H., Thinon M. & Vedrenne G., 1983b. Mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers aux étages méditerranéens s.l. à l'aide de taxons indicateurs. *Vegetatio*, 54, 79-96.
21. Bonin G. & Taton Th., 1990. Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement. *Ecol. Medit.*, 16, 403-414.
22. Bourouche J.M. & Saporta G., 1980. *L'analyse des données*. Presses Universitaires de France, Paris, 127 p.
23. Bouxin G., 1986. Le traitement statistique des tableaux de relevés de végétation. 1. Les petits tableaux. *Biom.-Praxim.*, 26, 49-72.
24. Bouxin G., 1987. Le traitement statistique des tableaux de relevés de végétation. 2. Les ensembles de tableaux et les grands tableaux. *Biom.-Praxim.*, 27, 65-97.
25. Bouxin G., 2008. Analyse statistique des données de végétation. 577 p. Disponible sur Internet à l'adresse suivante : <http://users.skynet.be/Bouxin.Guy/ASDV.htm>.
26. Braun-Blanquet J., 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde*. 3^e éd., Springer, Wien-New York, 865 p.
27. Braun-Blanquet J., 1979. *Fitosociologia*. (révisé par O. Bolos). Ed. Blume, Barcelona.

28. Braun-Blanquet J., Roussine N. & Nègre R., 1952. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. *Dir. Carte Group. Vég. Afr. Nord*, CNRS, 292 p.
29. Briane J.P., Blaise S., Roux G. & Lacoste A., 2000. La banque de données phytosociologiques d'Orsay : état et perspectives. *Coll. Phytosoc.*, XXVII, *Données de la phytosociologie sigmatiste*, 1997, 857-869.
30. Brisse H., de Ruffray P., Grandjouan G. & Hoff M., 1985. European vegetation survey. La banque de données phytosociologiques « Sophy ». *Annali di Botanica*, LIII, 191-223.
31. Carrière M., 1984. *Les communautés végétales sahéliennes en Mauritanie. Analyse de la reconstitution annuelle du couvert herbacée*. Thèse Doc. en Sciences, Univ. Paris-Sud, centre d'Orsay, 235 p.
32. Chessel D. & Debouzie D., 1982. Rôles de l'analyse factorielle des correspondances en écologie factorielle. XIe Congrès International de Biométrie, Toulouse, 11 p.
33. Chessel D. & Debouzie D., 1983. Analyse des correspondances et écologie : causes et conséquences du succès. Actes du 12^e Colloque des « Méthodes Mathématiques Appliquées à la Géographie », Besançon, 117-137.
34. Chessel D., Dufour A.B. & Thioulouse J., 2003. Analyse des correspondances simples. Fiche de Biostatistique-Stage 4, 34 p. Disponible à l'adresse Internet : <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/stage/stage4.pdf>
35. Chessel D., Thioulouse J. & Dufour A.B., 2004. Introduction à la classification hiérarchique. Fiche de Biostatistique-Stage 7, 56 p. Disponible à l'adresse Internet : <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/stage/stage7.pdf>
36. Chytry M. & Tichy L., 2003. Diagnostic, constant and dominant species of vegetation classes and alliances of the Czech Republic: a statistical revision. *Folia, Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biol.*, 108, 1-231.
37. Comps B., Letouzey J. & Timbal J., 1986. Etude synsystématique des hêtraies pyrénéennes et des régions limitrophes (Espagne et piémont aquitain). *Phytocoenologia*, 14 (2), 145-236.
38. Daget Ph., 1976. Répartition des présences dans une série d'unités d'échantillonnage. Application à l'analyse de l'homogénéité. *Naturalia monspeliensia*, sér. Bot., 26, 95-108.
39. Dagnelie P., 1960a. Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. *Bull. Serv. Carte Phytogéogr.*, série B., 5 (1), 7-71 et (2), 93-195.
40. Dagnelie P., 1960b. Quelques problèmes statistiques posés par l'utilisation de l'analyse factorielle en phytosociologie. *Bull. Inst. Agron., Stat. Rech., Gembloux, H.S.*, 1, 430-437.
41. Dagnelie P., 1962. L'application de l'analyse multivariable à l'étude des communautés végétales. *Bull. Inst. Intern. Stat.*, 39, 265-275.
42. Dagnelie P., 1965. Quelques méthodes statistiques d'étude de l'homogénéité et de caractérisation de la végétation. 1^{er} Colloque Intern. sur les « Ecosystèmes », 30 juillet 1965, Copenhague, 1-7.
43. Dagnelie P., 1977. Factor analysis. In: R.H. Whittaker (ed.), *Handbook of vegetation science*. Part V: *Ordination and classification of communities*. W. Junk, The Hague, 1-25.
44. Deil U., 1990. Approches géobotaniques pour l'analyse des structures végétales anthropiques à travers des exemples marocains. In: A. Bencherifa & H. Popp (éd.), *Le Maroc, espace et société (= Passauer Mittelmeerstudien)*, vol. spéc. 1, 157-165.
45. Delpech R., 1996. Vocabulaire de phytosociologie et de synécologie végétale. Conseil International de la Langue Française. *La banque des mots*, 51, 49-87.
46. Delpech R., 2006. La phytosociologie. http://www.tela-botanica.org/page:menu_407
47. Delpech R. & Géhu J.M., 1988. Intérêt de la phytosociologie actuelle pour la typologie, l'évaluation et la gestion des écosystèmes. In: « *La gestion des systèmes écologiques : des progrès de la recherche au développement des techniques* », 4^e colloque national de l'AFIE & Société d'écologie, Bordeaux, 14-16 mai 1987, 39-52.
48. Dengler J., Berg C. & Jansen F., 2005. New ideas for modern phytosociological monographs. *Annali di Botanica*, nuov. Ser., vol. V, 193-210.

49. Dervin C., 1988. Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances ? ITCF-INAPG, Paris, 75 p.
50. Dierschke H., 1994. *Pflanzensoziologie. Grundlagen und methoden*. Ulmer, Stuttgart, 683 p.
51. Dufrêne M., 1998. Cours de Phytosociologie. Partie « analyse de données ». version β . 1 – 1/12/98. Adresse : <http://www.biol.ucl.ac.be/ecol/cours/phytosocio/home.html>
52. Dufrêne M., 2003. Méthodes d'analyse des données écologiques et biogéographiques. version du 11/05/03. Adresse : <http://biodiversite.wallonie.be/outils/methodo/home.html>
53. Dupouey J.L., 1986. Essai de synthèse sur les groupements végétaux des pelouses calcicoles pyrénéennes. In : J.J. Amigo, A. Baudière & A. Muscat, (éds.), "Colloque International de Botanique Pyrénéenne", Société Botanique de France, 399-412.
54. Dupouey J.L., 1988. Intérêt de la notion d'ensemble flou en phytosociologie forestière. Application à la classification des relevés de végétation. *Coll. Phytosoc.*, XIV, *Phytosociologie et foresterie*, Nancy, 1985, 43-53.
55. Feoli E., 1977. A criterion for monothetic classification of phytosociological entities on the basis of species ordination. *Vegetatio*, 33 (2/3), 147-152.
56. Feoli E. & Lausi D., 1981. The logical basis of syntaxonomy in vegetation science. In: H. Dierschke (ed.), *Ber. der Intern. Symp. der Intern. Verein. für Vegetationsk., Syntaxonomie*, Rinteln 1980, 35-42.
57. Foucault B. (de), 1979. Eléments pour une théorie statistique du tableau phytosociologique homogène. *Vegetatio*, 40 (3), 163-174.
58. Foucault B. (de), 1980. Les prairies du bocage virois (Basse-Normandie, France). Typologie phytosociologique et essai de reconstitution des séries évolutives herbagères. *Doc. Phytosoc.*, N.S., 5, 1-109.
59. Foucault B. (de), 1981. Réflexions sur l'appauvrissement des syntaxons aux limites chorologiques des unités supérieures phytosociologiques et quelques-unes de leurs conséquences. *Lazaroa*, 3, 75-100.
60. Foucault B. (de), (1985) 1986. Fractals, géomorphologie et phytosociologie fondamentale. *Coll. Phytosoc.*, XIII, *Végétation et géomorphologie*, Bailleul, 1985, 85-100.
61. Foucault B. (de), 1986a. *Petit manuel d'initiation à la phytosociologie sigmatiste*. Société Linnéenne du Nord de la France, CRDP, Amiens, mémoire n° 1, 51 p.
62. Foucault B. (de), 1986b. *La phytosociologie sigmatiste : une morphophysique*. Lille, 147 p.
63. Foucault B. (de), 1987. Nouvelles recherches sur les structures systématiques végétales : caractérisation, ordination, signification. *Phytocoenologia*, 15 (2), 159-199.
64. Foucault B. (de), 1997. Nouvelles réflexions sur les lois quantitatives du monde végétal et leur valeur heuristique. *Acta Bot. Gallica*, 144 (1), 129-144.
65. Foucault B. (de), Akpagana K., Batawila K. & Bouchet Ph., 1999. Contribution à l'étude phytosociologique des végétations inondables du Sud Togo. *Belg. Journ. Bot.*, 132 (2), 141-152.
66. Gamisans J., Gruber M. & Bonin G., 1981. Mise en évidence des principaux stades de la dynamique de la végétation dans les étages sylvatiques de la vallée du Taravu (Corse). *Ecol. Medit.*, 7 (2), 45-77.
67. Gauch H.G. Jr., Whittaker R.H. & Wentworth T.R., 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *J. Ecol.*, 65, 157-174.
68. Géhu J.M., 1974. Sur l'emploi de la méthode phytosociologique sigmatiste dans l'analyse, la définition et la cartographie des paysages. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 279, 1167-1170.
69. Géhu J.M., 1979. Pour une approche nouvelle des paysages végétaux : la symphytosociologie. *Bull. Soc. Bot. France, Lettres bot.*, 126 (2), 213-223.
70. Géhu J.M., 1980. La phytosociologie d'aujourd'hui. Méthodes et orientations. *Not. Fitosoc.*, 16, 1-16, Pavia.
71. Géhu J.M., 1987. Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. *Inf. Bot. Ital.*, 18 (1-3), 53-83. Firenze.

72. Géhu J.M., 1991. L'analyse symphytosociologique et géosymphytosociologique de l'espace. Théorie et méthodologie. *Coll. Phytosoc.*, XVII, *Phytosociologie et paysages*, Versailles, 1988, 12-46.
73. Géhu J.M., 1993. La phytodynamique : approche phytosociologique. *Coll. Phytosoc.*, XX, *Phytodynamique et biogéographie historique des forêts*, Bailleul, 1991, 15-28.
74. Géhu J.M., 1992. Réflexions sur les fondements syntaxonomiques nécessaires à une synthèse des végétations à l'échelle du continent européen et esquisse d'un synsystème dans l'optique de la phytosociologie Braun-Blanqueto-Tüxenienne. Ebauche de synsystème pour la France. *Annali di Botanica*, 1, 131-147.
75. Géhu J.M., 1993. Phytosociologie et aménagement du territoire. *Coll. Phytosoc.*, XXI, *Ecologia del paesaggio*, Camerino, 1992, 13-50.
76. Géhu J.M., 1996. Epistémologie de la territorialité en phytosociologie. *Giorn. Bot. Ital.*, 130 (1), 189-199.
77. Géhu J.M., 1998. Epistémologie de la typologie phytosociologique de la végétation. *Itinera Geobotanica*, 11, 65-83.
78. Géhu J.M., 2000. Principes et critères synsystématiques de structuration des données de la phytosociologie. *Coll. Phytos.*, XXVII, *Données de la phytosociologie sigmatiste*, Bailleul, 1997, 693-708.
79. Géhu J.M. & Rivas-Martinez S., 1981. Notions fondamentales de Phytosociologie. In: H. Dierschke (ed.), *Ber. der Intern. Symp. der Intern. Verein. für Vegetationsk., Syntaxonomie*, Rinteln 1980, 5-33.
80. Gillet F., Foucault B. (de) & Julve Ph., 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 46, 315-340.
81. Gillet F., 2000. *La Phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique*. Université de Neuchâtel, Institut de Botanique. Doc. Labo. Ecol. Vég., 1, 68 p.
82. Godron M., 1966. Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Oecol. Plant.*, 1, 187-197.
83. Godron M., 1971. Comparaison d'une courbe aire-espèces et de son modèle. *Oecol. Plant.*, 6, 189-193.
84. Goodall D.W., 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Austr. J. Bot.*, 2, 304-324.
85. Gorenflot R. & De Foucault B., 2005. Initiation à la phytosociologie. Complément au chapitre 23. In : *Biologie végétale, les Cormophytes*. Dunod, éd., 1-27.
86. Gounot M., 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson éd., Paris, 314 p.
87. Grandjouan G., 1996. Transposition géométrique ou simulation probabiliste ? Choix d'un modèle statistique des relations écologiques en milieu naturel. In : *Actes des journées du programme environnement, vie et sociétés, « Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement »*, CNRS, 71-76.
88. Greig-Smith P., 1980. The development of numerical classification and ordination. *Vegetatio*, 42, 1-9.
89. Guinochet M., 1954. Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques unes de leurs conséquences. *Veröff. Geobot. Inst. Rübél*, 29, 41-67.
90. Guinochet M., 1955. *Logique et dynamique du peuplement végétal*. Masson éd., Paris, 144 p.
91. Guinochet M., 1973. *La phytosociologie*. Collection d'écologie I. Masson éd., Paris, 227 p.
92. Hill M.O. & Gauch H.G. Jr., 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42, 47-58.
93. Julve Ph., 1986. Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Coll. Phytosoc.*, XIII, *Végétation et géomorphologie*, Bailleul, 1985, 65-84.
94. Julve Ph., 2002. Découvrir la phytosociologie synusiale. Disponible à l'adresse Internet: http://www.tela-botanica.org/page:menu_145.

95. Kent M. & Ballard J., 1988. Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio*, 78, 109-124.
96. Lacoste A., 1975. La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Application de l'analyse multidimensionnelle aux données floristiques. *Phytocoenologia*, 3 (1), 83-122.
97. Lacoste A. & Roux M., 1971. L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes-Maritimes. I. L'analyse des données floristiques. *Oecol. Plant.*, 6, 353-369.
98. Lacoste A. & Salanon R., 2001. *Eléments de biogéographie et d'écologie*. Nathan, Paris. 2e édition, 318 p.
99. Lahondère C., 1997. Initiation à la phytosociologie sigmatiste. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*. N° h.s., 16, 47 p.
100. Legendre P. & Legendre L., 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, 2nd ed., 853 p.
101. Leps J. & Smilauer P., 1999. *Multivariate analysis of ecological data*. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, 110 p.
102. Meddour R., 1996. *Cours de Biocénologie*. Institut d'Agronomie, Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou, 127 p.
103. Meddour R., 2008. La méthode phytosociologique sigmatiste. http://www.tela-botanica.org/page:methode_phytosociologique_sigmatiste.
104. M'Hirit O., 1982. Etude écologique et forestière des Cédraies du Rif marocain. *Ann. Rech. Forest. Maroc*, 22, 1-502.
105. Moravec J., 1973. The determination of the minimal area of phytocenoses. *Folia Geobot. Phytotax.*, 8, 23-47.
106. Mucina L. & van der Maarel E., 1989. Twenty years of numerical syntaxonomy. *Vegetatio*, 8, 1-15.
107. Mueller Dombois D. & Ellenberg H., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley, New York, 547 p.
108. Ozenda P., 1982. *Les végétaux dans la biosphère*. Doin éd., Paris, 431 p.
109. Palm R., 1993. Les méthodes d'analyse factorielle : principes et applications. *Notes de Statistique et d'Informatique* 93/1, Gembloux, 38 p.
110. Peet R.K., Knox R.G., Stephen Case J., Allen R.B., 1988. Putting things in order: the advantages of detrended correspondence analysis. *The American Naturalist*, 131 (6), 924-934.
111. Peltier J.P., 1988. Remarques sur la méthode phytosociologique sigmatiste appliquée au milieu forestier. *Coll. Phytosociol.*, XIV, *Phytosociologie et foresterie*, Nancy, 1985, 93-97.
112. Pignatti S., 1980. Reflections on the phytosociological approach and the epistemological basis of vegetation science. *Vegetatio*, 42, 181-185.
113. Pignatti S., 2000. La phytosociologie braun-blanquetiste et ses perspectives. *Coll. Phytos.*, XXVII, *Données de la phytosociologie sigmatiste*, Bailleul, 1997, 1-15.
114. Podani J., Csontos P. & Tamas J., 2000. Additive trees in the analysis of community data. *Community Ecology*, 1, 1-9.
115. Rameau J.C., (1985) 1988. Phytosociologie forestière : caractères et problèmes spécifique, relations avec la typologie forestière. *Coll. Phytosociol.*, XIV, *Phytosociologie et foresterie*, Nancy, 1985, 687-738.
116. Rameau J.C., 1987. *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France*. Thèse Doct. ès Sc. Nat., Univ. de Besançon, 344 p.
117. Rameau J.C., 1988. *Le tapis végétal. Structuration dans l'espace et dans le temps, réponses aux perturbations, méthodes d'étude et intégrations écologiques*. ENGREF, Centre de Nancy, 102 p. + annexes.

118. Reichling L., 1949. Introduction à la phytosociologie. *Bull. Soc. Nat. Lux.*, n.s., 43, 219-241.
119. Rivas-Martínez S., 1976. Síntitosociología, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 33, 179-188.
120. Rivas-Martínez S., 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot., Madrid*, 37 (2), 215-268.
121. Roux M., 1976. Analyse factorielle des correspondances. In : "Séminaire sur l'étude des statistiques appliquées à l'agriculture", *Ann. Inst. Nat. Agron. Alger.*, n° spécial, 6, 125-131.
122. Roux G. & Roux M., 1967. A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Rev. Stat. Appl.*, 15, (2), 59-72.
123. Ruffray P. (de), Brisse H., Grandjouan G. & Hoff M., 1989. « Sophy », une banque de données phytosociologiques. Actes Brest BRG, *Plantes sauvages menacées*, 129-150.
124. Schmitt A., 1978. Apport des méthodes numériques à l'établissement de synthèses phytosociologiques régionales. Application aux forêts du Jura. *Doc. Phytosoc.*, N.S., 2, 401-408.
125. Ter Braak C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67 (5), 1167-1179.
126. Timbal J., 1973. La végétation de la forêt de Sainte-Hélène (Vosges). Exemple d'analyse floristico-statistique de phytocénoses forestières. *Vegetatio*, 27 (4-6), 267-321.
127. Tomassone R., 1976. Présentation générale des méthodes d'analyse multidimensionnelle. In : "Séminaire sur l'étude des statistiques appliquées à l'agriculture", *Ann. INA*, 6, n° spécial, 61-99.
128. Tomassone R., 1988. Conférences sur l'analyse des données. 4. Analyse factorielle des correspondances. Univ. Agron. d'état de Gembloux, 25-29 avril 1988, 14-19.
129. van den Berghen C., 1982. *Initiation à l'étude de la végétation*. Jardin botanique national de Belgique, Meise, 3^e éd., 263 p.
130. van der Maarel E., 1975. The Braun-Blanquet approach in perspective. *Vegetatio*, 30 (3), 213-219.
131. van der Maarel E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity. *Vegetatio*, 38, 97-114.
132. van der Maarel E., 1980. On the interpretability of ordination diagrams. *Vegetatio*, 42, 43-45.
133. van der Maarel E., 1982. On the manipulation and editing of phytosociological and ecological data. *Vegetatio*, 50, 71-76.
134. Werger M.J.A., 1972. Species area relationship and plot size: with some examples from South African vegetation. *Bothalia*, 10 (4), 583-594.
135. Werger M.J.A., 1974. The place of the Zürich-Montpellier method in vegetation science. *Folia Geobot. Phytotax.*, 9, 99-109.
136. Westhoff V. & van der Maarel E., 1978. The Braun-Blanquet approach. In: R.H. Whittaker (ed.), *Classification of plant communities*. W. Junk, The Hague, 289-399.
137. Whittaker R.H., 1973. Numerical methods of classification. In: R.H. Whittaker (ed.), *Handbook of Vegetation Science*. Part 5. *Ordination and classification of vegetation*. W. Junk, The Hague, 577-615.
138. Zine El Abidine A., 1988. Analyse phytoécologique des forêts du chêne zéen (*Quercus faginea* Lam.) au Maroc. *Bull. Inst. Sci., Rabat*, 12, 69-77.