

UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE SAINT-JEROME

T H E S E

présentée par

VIGNES Pierre

pour obtenir le grade de Docteur en Sciences

de l'Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'AIX-MARSEILLE

(AIX-MARSEILLE III)

Spécialité : Biologie des populations et écosystèmes

MODELES STRUCTURAUX POUR LA BIOGENOSE

RECHERCHES SUR DES GROUPEMENTS VEGETAUX TERRESTRES ET MARINS
DU SUD-EST DE LA FRANCE

soutenue le 21 Juin 1988 devant la Commission d'examen

MM. G. BONIN Rapporteur
C.F. BOUDOURESQUE Rapporteur
R. LOISEL
P. QUEZEL

UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE

Président : L. CAPELLA
Vice-Président : R. COULON
Doyen : R. COULON

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE SAINT-JEROME

PROFESSEURS - CLASSE EXCEPTIONNELLE

MM.	M. BERTRAND	Chimie
	P. BOUSQUET	Physique
	M. DUSSARDIER	Physiologie animale
	R. KERN	Physique
	J. METZGER	Chimie
	R. PETIT	Physique
	P. QUEZEL	Botanique
	J. SOUGY	Géologie

MM.	R. BEDOS	Physique I.U.T.
	J.C. BERTRAND	Physique
	A. BIANCHI	Physiologie
	F. BICOUARD	Physique I.U.T.
	C. BOULESTELX	Physique
	C. BOULIN	Géologie
	L. BOUSCASSE	Chimie
	A. CAR	Physiologie

Melle M. CAR Mathématiques

PROFESSEURS - 1ère CLASSE

MM.	P. BILLARD	Mathématiques
	J. CABANE	Chimie
	L. CAPELLA	Physique
	H. CARCHANO	Physique I.U.T.
	H. CHANTREL	Physique
	J.L. CHEVALIER	Chimie I.U.T.
	R. COULON	Physique
	G. CONRAD	Géologie
	J.P. DAVID	Physique
	M. GILLET	Physique
	J.C. MAIRE	Chimie
	G. MARCHIS-MOUREN	Chimie biologique
	M. NAUDET	Chimie
	R. NEGRE	Biologie Végétale
	P. NEVILLE	Biologie Végétale
	J.L. PETIT	Physique-Automatique
	P. PESTIEIL	Physique
	R. PHILIP	Physique
	A. FONS	Botanique
	G. RASIGNI	Physique
	C. ROMAN	Physiologie
	J.M. SURZUR	Chimie organique
	J. TROMPETTE	Physique
	E.J. VINCENT	Chimie
	B. WAGELL	Chimie

MM.	A. CARLAN	Physique
	M. CHANON	Chimie
	F. CHOPIN	Chimie I.P.S.O.I.
	L. COMEAU	Chimie biologique
	C. COULON	Pétrologie
	E. GAYDOU	Chimie I.U.T.
	R. GALLO	Chimie I.P.S.O.I.
	R. CARRON	Physique
	N. GIAMBASI	Automatique
Mme	E. GILLET	Physique
MM.	J. GIUDICELLI	Biologie animale
	H. GOUIN	Mécanique
	Y. GOUSTY	Chimie I.P.S.O.I.
	A. JEAN	Physio Neurobiologie
	L. LENA	Chimie I.P.S.O.I.
	G. LESCARDS	Chimie
	J. LIEIO	Chimie I.P.S.O.I.
	R. LOISEL	Botanique
Mme	Y. MAIRE	Chimie
MM.	S. MARTINUZZI	Physique
	F. MINARI	Physique
	F. MOYA	Chimie
	J. OUALID	Physique E.N.S.P.
	J. PAILLE	Physique E.N.S.P.
	H. PATIN	Chimie
	G. PEIFFER	Chimie I.U.T.
	J.P. PETRAKIAN	Physique
	C. ROUSSEL	Chimie I.P.S.O.I.
	J. ROUSSEL	Géophysique
	M. SANTELLI	Chimie
	A. SIOUFFI	Chimie
	J. VALLIER	Physique I.U.T.
	N. VICENTE	Biologie marine
	J.P. ZAHRA	Chimie organique

PROFESSEURS - 2ème CLASSE

MM.	R. AMAR	Zoologie
	J.P. AUNE	Chimie I.P.S.O.I.
	B. BALLET	Mathématiques
	A. BARONNET	Minéralogie
	M. BARBERO	Botanique
	J.M. BERMOND	Physique

AVANT-PROPOS

Je tiens à exprimer ma gratitude à Monsieur le Professeur QUEZEL à plusieurs titres. Tout d'abord, c'est à ses vifs encouragements, lors de ma soutenance de Diplôme d'Etudes Supérieures en 1964, que je dois d'avoir développé mes recherches dans la perspective d'une Thèse de Doctorat. Par la suite, il a su me dissuader sans complaisance de conclure prématurément, pressentant que la banque des données que j'avais collectées devait faire l'objet d'une exploitation quantitative plus poussée et mieux construite que je l'envisageai initialement. Puis il a bien voulu m'accueillir dans son Laboratoire, en dépit de ses nombreuses charges. Enfin il a accepté de présider le Jury chargé de juger les fruits de mon travail.

Je sais gré à Monsieur le Professeur BOUDOURESQUE de m'avoir, en plusieurs circonstances, fait bénéficier de son expérience incomparable du milieu marin, avec compétence et simplicité. Cette aide a débuté, il y a vingt-cinq ans, par de nombreuses déterminations de Systématique algale au profit de mes collaborateurs et de moi-même, avec le souci d'intégrer les multiples informations ponctuelles en une approche chargée de signification. Plus tard, ses publications documentées et illustrées ont continué à guider ma réflexion à distance. Enfin j'ai tenu le plus grand compte de ses ultimes remarques, précises et pertinentes, destinées à optimiser mon travail, en apportant à ma Thèse les amendements qui s'imposaient.

Je remercie Monsieur le Professeur BONIN de la confiance précieuse qu'il me témoigne, de l'intérêt attentif qu'il porte depuis quelques années aux thèmes que je privilégie, notamment aux aspects mathématiques qu'ils entraînent, en m'exprimant son approbation quant à mes orientations. Je lui suis donc redevable d'une part notable de l'audace qui m'anime aujourd'hui, en m'aventurant hors des limites de compétence trop souvent assignées aux naturalistes par d'autres scientifiques.

De Monsieur le Professeur LOISEL, je dirai simplement pour résumer ma pensée que je regrette de ne pas m'être placé plus tôt sous sa tutelle scientifique. La somme de ses descriptions d'associations végétales de la région Sud-Est de la France est si riche qu'elle fournit l'aliment principal de la présente étude. Les travaux que nous avons menés à bien ensemble et qui ont fait l'objet de publications appréciées, m'ont permis d'acquérir à son contact de nouvelles habitudes de rigueur de pensée et de précision d'écriture. La matière et l'esprit de cette Thèse reviennent donc pour une part décisive à mon Directeur de Thèse.

Je ne saurais terminer cet avant-propos sans évoquer, parfois globalement et anonymement, bien d'autres personnes dont je reste le débiteur : le regretté Professeur René MOLINIER et le Professeur Roger MOLINIER qui ont été mes initiateurs en Ecologie et Phytosociologie ; mes collègues enseignants associés aux recherches sur les biocénoses portuaires varoises ; d'autres enseignants d'Université ou de Lycée dont les noms apparaîtront le moment venu ; les centaines de grands élèves qui m'ont apporté leur concours massif dans "le maquis" et "la garrigue" ; les amis, les parents, dont l'aide matérielle et le soutien moral m'ont souvent porté en avant, avec une mention exceptionnelle de tendre reconnaissance à DELIA, ma femme à qui je dois tant.

Summary

Through the study of 143 group-units in SouthEastern France, essentially vegetal, most of which being terrestrial but some also marine ones, the concept of biocenosis is to be examined in a new light. Developing appropriate data processing, four models provide a contrasted illustration of the existing variety of biocenoses and the unity of biocenosis. The description of biocenotic conditions and changes prepares their environmental interpretation while taking into account the discriminating influence of the physical and chemical factors, as well as the competitive relationship between the species. The first three models, algebraically expressed, characterized by a close appropriateness to the experimental data, are given with regard to the conditions of the distribution of the species through space and through time - along the yearly cycle - and also to the dividing of organic matter between them. The fourth model, qualitative, based on a standardized classification of the biological types belonging to the vegetable kingdom on earth and in the sea, indicates that, whenever the prevailing conditions in the environment are improving, all the space sequences (zoning) and all the time ones (dynamic series) come within the scope of the same progressive, three-gradient diagram (regarding living matter, life expectancy and taxonomic grading of the dominant species).

Keywords : Earth and sea biocenoses, space and time structures, statistics and patterning, South-East of France.

Zusammenfassung

Ausgehend von 143 Beispielen von Lebensreichen aus dem Südosten Frankreichs, die überwiegend auf dem Land lebende und zumeist pflanzliche Gattungen repräsentieren, zeigt sich der Begriff "Biozönose" in einem neuen Licht. Vier Modelle, die in statistisch geeigneter Weise erarbeitet wurden, zeigen in ihren Widersprüchen die "Verschiedenheit" und zugleich die "Einheitlichkeit" der Biozönose. Die Beschreibung von Zuständen und Veränderungen bereitet ihre ökologische Interpretation vor, die nicht nur die diskriminierenden Einflüsse physikalischer und chemischer Faktoren des Mineralreichs, sondern auch die von der Konkurrenz bestimmten Beziehungen zwischen den Gattungen einbeziehen muss. Die ersten drei Modelle, die experimentell geprägt sind und sich gleichzeitig algebraisch formulieren liessen, betreffen die Bedingungen, unter denen sich die zusammenlebenden Gattungen in Zeit - im Lauf des jährlichen Zyklus' - und Raum verteilen und die Materie untereinander aufteilen. Das vierte Modell ist qualitativer Art. Es ist begründet auf einer vereinheitlichten Klassifizierung der im Meer oder auf dem Land lebenden pflanzlichen Typen. Es zeigt, dass, wenn sich die Bedingungen des Lebensraumes verbessern, alle Reihen des Raums (Zonungen) und der Zeit (dynamische Serien) sich in ein progressives Schema mit einer dreifachen Skala einfügen (Biomasse, Langlebigkeit und taxonomischer Rang der beherrschenden Gattungen).

Schlüsselwörter : Land- und Seebiozönosen, Raum- und Zeitstrukturen, Statistik und Erstellung von Modellen, Südostfrankreich.

1

INTRODUCTION ET GENERALITES

1. INTRODUCTION ET GENERALITES

11. PROBLEMATIQUE

En un quart de siècle environ, mon travail de recherche a connu de multiples rebondissements quant aux thèmes d'étude, aux collaborations, aux fortunes fluctuantes qui l'ont sanctionné. Cependant, du point de vue de la problématique, il s'articule autour de deux interrogations distinctes qui se relaient en fondu enchaîné sur deux périodes successives.

Dans un premier temps, ce sont des biocénoses marines de milieux portuaires varois qui sont soumises à nos investigations ; l'accent est mis sur leur diversité. Dans un deuxième temps, c'est la biocénose qui est disséquée, à partir d'un plus grand nombre de groupements et des descriptions qui en sont déjà publiées par d'autres auteurs ; l'accent est mis sur son unité.

Une relation concise de ce cheminement justifiera les options qui ont fini par prévaloir.

111. Problématique initiale : caractérisation de biocénoses particulières

De 1963 à 1969, Roger MOLINIER m'a confié l'animation d'une recherche en équipe concernant les biocénoses de dix petits ports varois *. Ce travail prolongeait celui qui avait déjà été accompli sur les ports du Cap Corse (Roger MOLINIER 1958) et au Brusac dans le Var (Roger MOLINIER et M. VIDAL 1963).

Les directives suivantes nous étaient notifiées. Dans trois "stations" situées à l'intérieur des bassins portuaires, récolter par grattage la totalité de la biomasse sur une surface conventionnelle de 625 cm² ; trier au laboratoire et identifier les espèces de la flore algale et de la faune associée à l'exclusion des unicellulaires ; quantifier les espèces végétales à l'aide des principaux paramètres de l'Ecole phytosociologique "zuricho-montpelliéraine" (abondance-dominance et sociabilité), les espèces animales par dénombrement des individus ; répéter les mêmes opérations tous les trimestres pendant un an en déplaçant de quelques décimètres le lieu de prélèvement tout en le maintenant dans les limites présumées du même groupement.

J'ai été conduit à me distancier de ces instructions, soit volontairement en me fiant à ma conviction profonde, soit contraint par des circonstances hostiles dont l'une mérite d'être rapportée dès à présent.

1111. Restrictions au programme initial

La principale difficulté rencontrée dans cette entreprise ambitieuse qu'est une approche biocénotique est la détermination taxinomique des espèces des deux règnes. Aucun chercheur ne jouit d'autonomie pour mener à bien une telle tâche. L'appel aux spécialistes de la Systématique s'impose, mais l'absence de véritable réciprocité dans le service rendu fait se fermer des portes et, dans le meilleur des cas, interdit au demandeur de se montrer exigeant et encore moins pressé.

* Salins d'Hyères (P.VIGNES 1964), St-Pierre d'Hyères (M.SICSIC 1966), St-Elme (E.GADEA 1967), St-Raphaël (S.BERTHIER 1967), Les Lecques (A.CARVOU 1967), Bandol (E.BENSIMON 1967), St-Mandrier (P.MAGGI 1967), Carqueiranne (J.GASQUET 1968), La Coudourière (A.MEZE 1968), St-Aygulf (A.DAVID 1969). Mes collaborateurs, membres de l'Enseignement Secondaire comme moi-même, préparaient à cette occasion des Diplômes d'Etudes Supérieures.

Pour la flore algale, nous avons constamment bénéficié de l'expérience et de la complaisance amicale de P.HUVE, H.HUVE et C.F.BOUDOURESQUE, Algologues qui nous ont procuré une double assistance :

- en nous initiant à l'identification de bon nombre d'espèces, macroscopiquement (ex. *Caulerpa prolifera*), ou au microscope à l'aide de techniques simples (sans préparation pour *Ceramium ciliatum*, après coupe pour *Ulva rigida*, après écrasement pour *Codium vermilara*...);
- en déterminant eux-mêmes l'identité des formes les plus sujettes à confusion, telles les différentes espèces du genre *Cladophora* et les algues rouges filamenteuses.

Pour la faune, des échantillons en nombre considérable avaient été répartis dans des piluliers immatriculés et placés en attente. En raison de délais incompressibles, les D.E.S. des membres de mon équipe s'achevaient sur les phytocénoses, la dimension biocénotique des groupements devant faire l'objet d'un rattrapage et de publications ultérieures. Grâce à G.BELLAN et D.BELLAN-SANTINI, l'identification des Polychètes et des Amphipodes était bien amorcée. Mais, lors du transfert du Laboratoire dont je dépendais, de la Faculté de Marseille St-Charles à celle nouvellement créée de Luminy, nos précieuses collections animales, fruit d'années de travail, devaient malencontreusement disparaître en totalité ! Notre projet biocénotique était instantanément anéanti, du moins sous la forme envisagée, et les descriptions données sont restées cantonnées aux limites de la phytocénose.

1112. Extension du programme initial

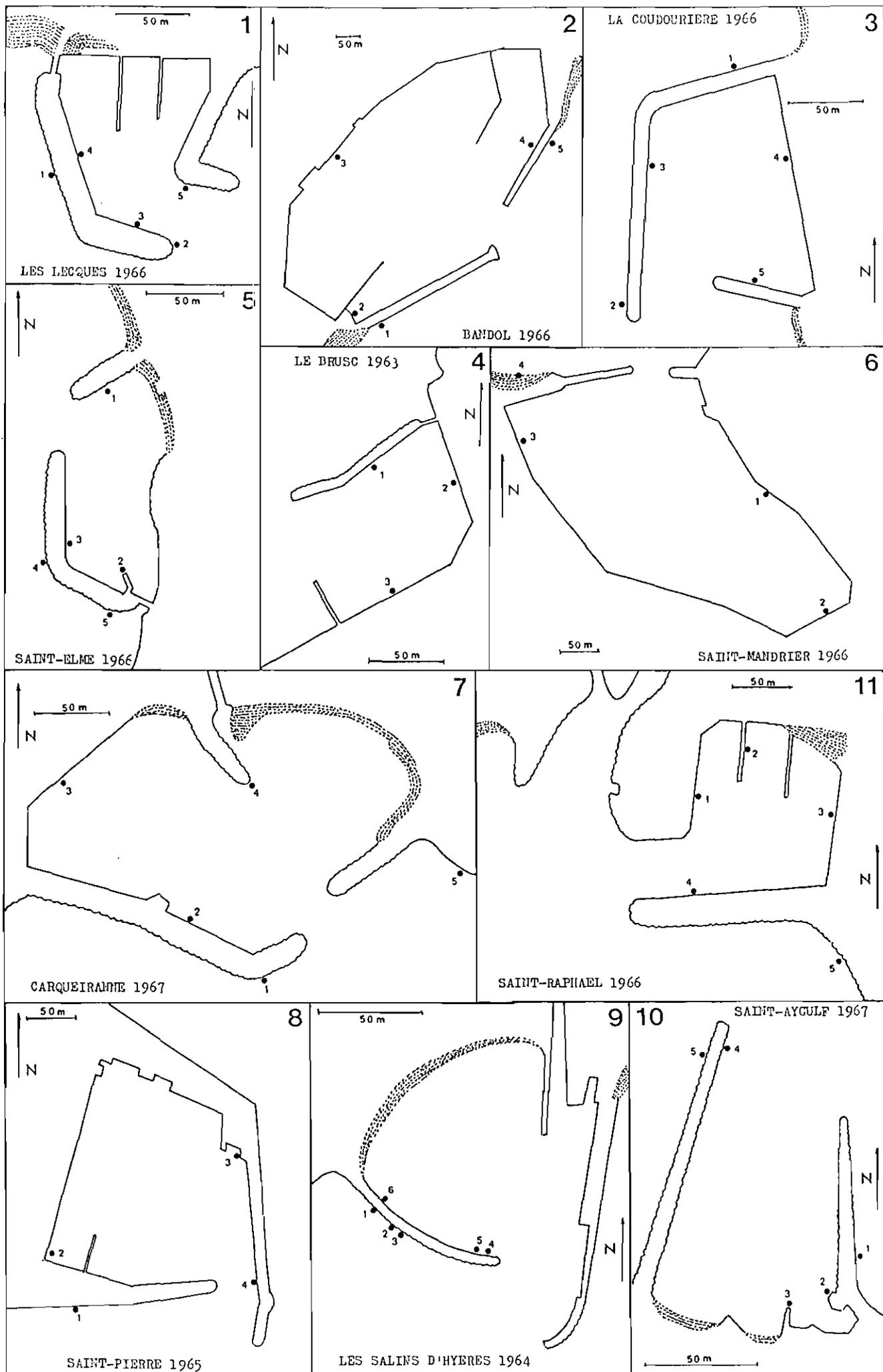
11121. Caractérisation spatiale des peuplements

Dès 1963, il m'est apparu que les petits ports présentaient un intérêt exceptionnel, moins en raison des effets de la pollution qui n'y sont, ni nécessairement écrasants, ni uniformes, que du fait de leur géométrie simple et accusée (M.SICSIC et P.VIGNES 1966). Celle-ci se traduit dans la répartition des espèces par une schématisation spontanée, presque caricaturale. Chaque type de formation s'étend sur une longueur de quai ou d'enrochements suffisante pour ne pas apparaître comme "accidentelle", c'est-à-dire déterminée par des conditions écologiques très particulières et difficiles à cerner.

D'autre part la "disposition horizontale" des espèces et de leurs associations recoupe une "zonation verticale" riche et serrée de part et d'autre du niveau zéro. Au total les êtres vivants qui colonisent les milieux portuaires s'organisent selon un quadrillage d'une lecture écologique facilitée. En première approximation, telle espèce sera cataloguée comme photophile, de mode battu sur substrat compact, préférentielle d'eaux propres et en outre sténotherme ...

Une telle étiquette souffrant, semble-t-il, d'une subjectivité abusive, un onzième chercheur (J.SPIGA 1969) a effectué de multiples mesures saisonnières, physiques et chimiques, dans les localités précédemment étudiées du seul point de vue des flores et faunes. Les résultats de ce complément d'enquête sont apparus, soit un peu décevants, soit satisfaisants, selon les priorités envisagées :

- certains facteurs, ailleurs puissamment discriminants comme l'est le pH dans les sols, paraissent ne pas intervenir du fait de leur remarquable constance (pH compris entre 8,4 et 8,5) ;



①

LES ONZE PORTS VARIOIS ETUDIES SUR 52 "STATIONS"

. d'autres facteurs se sont révélés éminemment variables et sans doute actifs quant à la distribution des espèces. Mais les conditions de récolte de telles données, même renouvelées de nombreuses fois, ne procurent pas les garanties statistiques qui permettraient d'établir des "normales", au sens des météorologistes entre autres. Cependant les mesures confirment toutes, d'un biotope à un autre dans les limites d'une même localité, le sens d'inéquation que nous avons prévu pour chaque facteur, en nous fiant à notre intuition, compte tenu de la topographie.

Ainsi validée, l'exemplarité des milieux portuaires justifie deux méthodes complémentaires d'analyse sur le terrain, l'une continue, l'autre discontinue.

111211. Prélèvements ponctuels

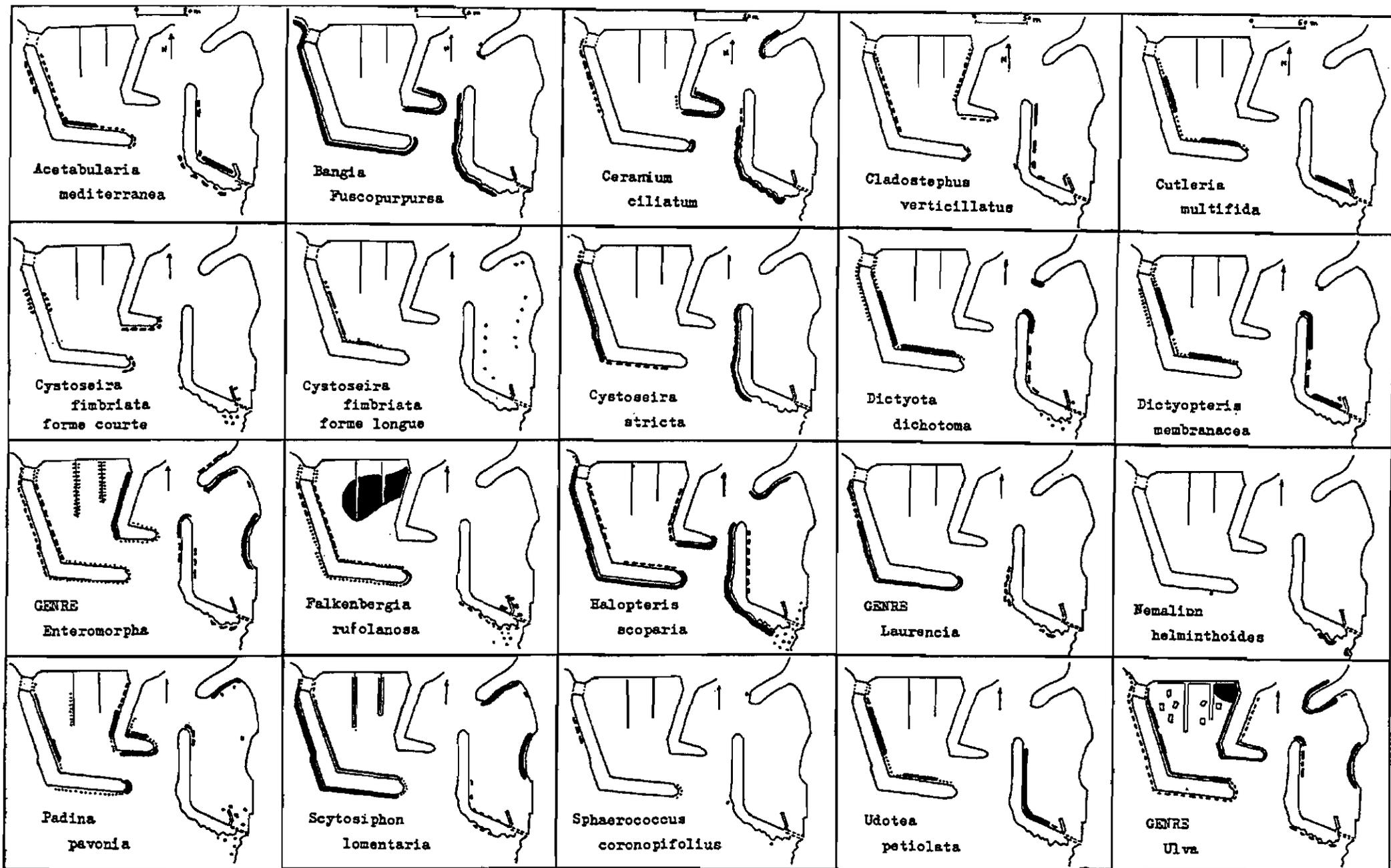
A l'encontre des directives d'origine, le nombre des "stations" de référence dans chaque port a été relevé de trois à cinq en moyenne et ces stations ont été ventilées à l'intérieur et à l'extérieur des aménagements portuaires, afin d'étaler le plus possible l'éventail des conditions écologiques pour des peuplements dont le seul trait commun est la situation superficielle (planche 1). Les stations les plus nombreuses sont celles des bassins ; en second lieu viennent celles de l'extérieur des jetées principales et, au troisième rang seulement, celles de l'extérieur des contre-jetées. Ces expositions connaissent des modes d'agitation respectivement calme, battu et semi-battu. L'effectif des stations de chacune des trois catégories ainsi définies est en gros proportionnel à la longueur cumulée des superstructures correspondantes.

Les prélèvements ponctuels sont précédés d'une lecture du peuplement en place, soit en plongée, soit par transparence à travers le plan d'eau superficiel. Ils sont opérés à l'aide d'un engin composé d'un cylindre métallique inoxydable surmonté à l'avant d'une lame coupante, à l'arrière d'un manche robuste, et prolongé en dessous par une poche de tissu où s'accumulent les organismes détachés du substrat. Une finition au couteau peut s'avérer nécessaire. Les manipulations qui suivent la récolte se déroulent en laboratoire ; elles exigent du temps puisque le tri, à lui seul, s'étale sur plusieurs jours.

111212. Cartographie à grande échelle

Afin de compenser la discontinuité vraiment lâche des prélèvements ponctuels, chaque membre de notre équipe s'est attaché à dresser des cartes monographiques de distribution des espèces végétales et animales les plus manifestes, dominantes au sens large qui marquent de leur empreinte la physionomie des peuplements (planche 2).

Eventuellement réduits par la suite, les fonds de carte utilisés sur le terrain étaient le plus souvent à l'échelle du 1/1000. Cette faible réduction fait l'objet de certaines critiques. Premièrement, elle n'est pas généralisable ; on ne peut raisonnablement songer à couvrir de la sorte la totalité de l'espace terrestre. Deuxièmement, les documents constitués sont rapidement voués à péremption, faute d'une remise à jour permanente comme c'est le cas pour les plans cadastraux ; précisément les ports étudiés, pour la plupart, ont été agrandis et remodelés au moment où nos recherches s'achevaient, cet essor rapide répondant alors à l'explosion de la plaisance.



2

DISTRIBUTION COMPAREE DE 20 ESPECES MARINES DANS LE PORT DES LECQUES ET LE PORT DE SAINT-ELME (VAR) EN 1966 (d'après un document de A.CARVOU, E.GADEA et P.VIGNES)

Cependant je suis très attaché à cette méthode d'analyse porteuse d'une information critique irremplaçable dans des localités où les biotopes contigus s'intègrent en un ensemble clairement architecturé. Je l'ai mise à l'épreuve à différentes reprises, non seulement en milieu marin, mais encore en milieu terrestre (P.VIGNES 1966, 1967..).

Pour toutes les espèces dont la niche écologique est bien connue, la cartographie à grande échelle ne fait que corroborer ce que l'on sait déjà, avec une notable capacité de persuasion accélérée dans le cadre de la pédagogie ou de la vulgarisation. Pour les espèces dont les exigences et tolérances écologiques sont moins évidentes, elle oriente des recherches fines étayées par des mesures de facteurs climatiques ou édaphiques. Mais elle offre aussi une possibilité de rebondissement pour des investigations nouvelles concernant des espèces sur lesquelles on pensait, un peu trop hâtivement, ne plus rien avoir d'essentiel à découvrir.

C'est le cas de celles, fréquemment mais non nécessairement parentes, dont les aires locales se juxtaposent sans hiatus ni chevauchement, comme deux pièces voisines d'un puzzle. J'ai signalé ce comportement pour les Graminées *Agropyrum junceum* et *A. pycnanthum** dans plusieurs localités littorales du Var (P.VIGNES 1966, R.MOLINIER et P.VIGNES 1971). Ces phénomènes de relais parfait dont on observe l'équivalent en milieu marin soulèvent des problèmes originaux dont la solution ne pourra que faire progresser la compréhension de l'écosystème.

Du point de vue de la technique cartographique, les cartes levées en milieu terrestre ou marin dans des étages de grande amplitude se différencient de celles qui sont levées de part et d'autre de la ligne littorale, dans les ports notamment. Dans le premier cas, les taches situant l'espèce s'étalent en surface ; le tracé de leur contour et la superficie enveloppée sont significatifs. Dans le second cas (si l'on excepte, au fond des bassins portuaires, herbiers et "épaves vivantes" d'algues arrachées) seule la longueur des tracés linéaires qui bordent les superstructures est porteuse d'information objective ; par contre l'épaisseur des mêmes tracés, délibérément exagérée pour raison de lisibilité, a été de surcroît modulée par les auteurs pour traduire un degré de réussite de l'espèce figurée inégal d'un point à un autre. Malgré l'absence d'une codification des règles sur ce point, un consensus spontané s'est instauré entre les membres de notre équipe. L'exemple choisi (planche 2) est d'autant plus démonstratif de cette convergence que A.CARVOU et E.GADEA ne se connaissaient pas et travaillaient de manière autonome.

11122. Caractérisation temporelle des peuplements

Le rythme trimestriel des prélèvements devait permettre de préciser la phénologie des différentes espèces en présence et de révéler des faciès saisonniers des biocénoses.

Aussi bien pour mes collaborateurs que pour moi-même, les paramètres "zuricho-montpelliérains" sont apparus d'emblée inadaptes dans cette perspective. Je considère actuellement qu'il s'agit d'éléments caducs de nos archives, laminés par une banque de données plus fiables et convenant beaucoup mieux au traitement mathématique, statistique et modélisation.

* Pour les espèces phanérogamiques, la nomenclature utilisée sera celle des "Quatre Flores de France" de P.FOURNIER.

En effet, sur mon initiative et malgré le scepticisme ambiant qu'il a fallu surmonter, nous avons méthodiquement noté, pour chaque espèce végétale et dans chaque relevé :

- . la longueur du plus **grand** individu, depuis le centre de la base fixatrice jusqu'au point du thalle le plus éloigné ;

- . la masse de l'ensemble des individus après égouttage, dite "poids égoutté".

111221. Longueur maximale

Cette notion correspond à peu de chose près, pour les algues, à celle de hauteur maximale pour les végétaux aériens, à la différence qu'elle n'est pas forcément mesurée dans le sens vertical. Dans les deux cas il ne s'agit que d'un record individuel, supérieur bien entendu à la mensuration moyenne de la population, avec en outre un déphasage de périodicité par rapport à cette dernière. En effet un développement paroxysmal peut être le fait d'individus sursitaires au moment où une régression s'amorce dans le gros de la population.

La longueur maximale présente un double intérêt théorique et pratique puisqu'elle nous informe sur les potentialités saisonnières de chaque espèce au prix d'une seule mesure.

111222. Masse collective

Une étude méthodologique comparative (E.VIGNES et P.VIGNES 1969) a conduit à rediscuter des méthodes classiques de pesée dans le cas particulier des algues :

- . Le "poids sec" est obtenu par dessiccation complète sous vide en présence d'acide sulfurique concentré, suivie d'un séjour dans une étuve de 100 à 110 °C. Bien que cette méthode ait été recommandée par le Colloque "Méthodes d'étude du benthos et échelle dimensionnelle des benthontes", réuni à Marseille en 1963, elle nous a semblé ne pas s'imposer dans le cadre de cette étude. Compte tenu du nombre élevé d'échantillons qui transitaient entre nos mains, elle eût été trop accaparante au détriment d'autres démarches, pour une rentabilité douteuse. Elle convient mieux aux préoccupations de physiologistes en quête de bilans nutritionnels ou de bionomistes attachés à la quantification de biomasse de végétaux aériens dont on sait l'extrême variabilité pondérale par plasmolyse ou turgescence, selon l'état hygrométrique de l'atmosphère ou la teneur en eau du sol.

- . Le "poids essoré" est celui d'organismes débarrassés du film d'eau superficiel par diverses contraintes mécaniques modérées (balancement, torsion, foulage dans un emballage absorbant) ou essuyage soigné à l'aide d'un tissu fin pour les formes les plus fragiles. Cette technique conduit en principe à la connaissance du poids réel ou poids net. Pourtant elle s'avère encore inadéquate en raison de son inconvénient et du manque d'unité de la manipulation.

- . Le "poids égoutté" est celui de l'organisme suspendu à l'air libre et de l'eau d'imprégnation retenue par les forces capillaires. Des courbes de séchage à l'air libre,* construites à partir d'échantillons algaux appartenant à onze espèces différentes, montrent des tendances constantes. Les événements s'enchaînent comme suit, dans le cas de *Halopteris scoparia*** Phéophycée touffue, lorsqu'on l'extrait d'un aquarium pour la suspendre à l'air libre :

* Voir annexe 1 pour les courbes de séchage.

** Voir annexe 2 pour les synonymies dans la nomenclature algale.

A l'instant précis de l'émersion, l'algue qui jusque là flottait épanouie, comme en apesanteur, se compacte et perd instantanément une énorme quantité d'eau qui la baignait intimement, eau extérieure par rapport au thalle, mais incluse dans les limites fictives de son enveloppe géométrique. La partie correspondante de la courbe de séchage est un segment vertical à l'abscisse $t=0$; l'ordonnée initiale P_0 ne peut être établie que par une méthode indirecte, basée sur l'évaluation du volume brut en immersion.

Pendant une minute environ se produit l'égouttage proprement dit, d'abord très rapide, puis ralentissant et cessant quand s'équilibrent la sollicitation des forces capillaires et celle de la pesanteur. Le tronçon de courbe correspondant est d'allure hyperbolique ; en fait il part d'une asymptote verticale pour aboutir à un faux-plat subhorizontal.

Ensuite, pendant deux heures environ, l'eau capillaire s'évapore lentement. Le tronçon de courbe qui traduit ce phénomène est un palier de pente très faible (perte de poids limitée à 15 %).

Puis l'évaporation s'accroît lorsque les cellules se plasmolysent irréversiblement, pendant trois jours environ. Le nouveau tronçon de courbe dessine un talus particulièrement pentu si l'on opte pour une échelle logarithmique du temps (perte de poids de 84 % pendant cette étape).

Le poids ne varie plus pendant les jours suivants. Ainsi la courbe s'achève par un palier horizontal pour un poids qui représente environ sept fois moins que le "poids égoutté" à $t = 1$ minute.

Deux remarques critiques s'imposent :

Premièrement le "poids égoutté" est indépendant de l'hygrométrie et il coïncide avec un état d'imbibition du thalle uniforme de haut en bas ; inversement les phénomènes ultérieurs n'ont pas même durée en atmosphère sèche ou humide et ils s'enchaînent plus vite à la partie supérieure qu'à la partie inférieure des thalles suspendus, comme c'est le cas pour des lainages épinglés sur une corde à linge après la lessive (du fait de ce décalage, les tronçons successifs de la courbe de séchage ne s'articulent pas en des points nettement individualisés, mais au niveau de zones d'inflexion souples).

Deuxièmement la quantité d'eau extérieure retenue par capillarité en fin d'égouttage reste d'autant plus élevée que les thalles sont plus divisés.

Nous avons opté pour le "poids égoutté" parce qu'il s'agit d'une méthode rapide (durée de l'ordre de la minute) et pratique, appliquée indistinctement à toutes les espèces. Le fait que les algues les plus finement divisées fassent l'objet d'une surestimation par rapport aux autres consacre l'avantage objectif dont elles bénéficient dans la concurrence naturelle, en accaparant un plus grand volume d'espace et en développant une plus grande surface d'échanges.

Pour chaque espèce prise séparément, l'erreur de pesée due au reliquat d'eau capillaire représente en première approximation une fraction constante et autorise toutes les comparaisons entre les populations observées dans deux stations à une même date ou dans une même station à deux dates différentes.

1113. Bilan du programme initial

En résumé, la flore algale de dix petits ports varois a fait l'objet :
 . de levés cartographiques continus pour chaque espèce aisément identifiable
 . de prélèvements ponctuels dans des stations battues, semi-battues et calmes, suivis de tris, de déterminations et de mensurations (longueur maximale et "poids égoutté"), ainsi que de notations qualitatives se rapportant notamment aux relations d'épiphytisme.

L'exploitation attentive de la banque de données ainsi constituée débouche sur des enseignements à deux niveaux.

11131. Enseignements au niveau des espèces algales

La phénologie et la niche écologique sont cernées avec une précision nouvelle comme le prouvent les trois exemples choisis (planche 3).

111311. Périodicité des espèces algales

Les prélèvements saisonniers ont été effectués avec plus ou moins d'avance ou de retard sur les dates-types (15 janvier, 15 avril, 15 juillet, 15 octobre). Les courbes phénologiques peuvent donc être construites à partir de 4 points ou de 12 points, selon que l'on amalgame les relevés pour chacune des 4 saisons qui se succèdent ou pour chacun des 12 trimestres qui se chevauchent au cours d'une année. Il s'agit dans le second cas de moyennes amorties et mobiles qui offrent l'avantage de rattraper les points "aberrants" des courbes avec un effet de lissage, mais l'inconvénient d'écraser quelque peu les creux et les bosses "légitimes" des mêmes courbes. Cette pratique donne des résultats performants pour les espèces de haute fréquence, ce qui signifie malheureusement qu'elle demeure de portée limitée.

Une deuxième option concerne le recours ou non à la péréquation pour le calcul des moyennes. Ainsi l'algue rouge *Falkenbergia rufolanosa* peut être prise en compte de deux façons, en limitant la démonstration qui suit à trois localités parmi les huit où nous l'avons recensée.

. "Poids égoutté" en grammes :

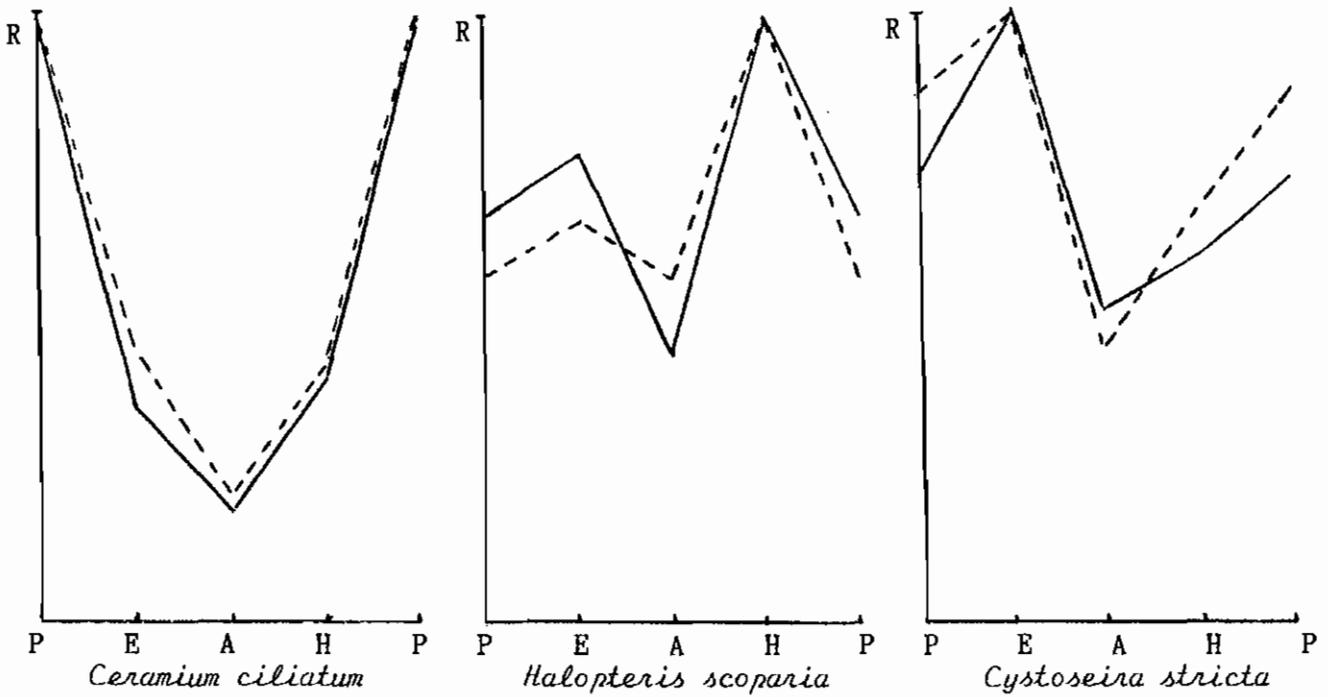
	<u>Printemps</u>	<u>Été</u>	<u>Automne</u>	<u>Hiver</u>
Les Lecques	37,6	15,0	9,0	29,0
Bandol	25,2	37,2	3,8	12,0
St-Aygulf	22,0	0,0	0,0	29,7

. Indices (100 = record saisonnier de poids dans la localité)

Les Lecques	100	39,9	23,9	77,1
Bandol	67,7	100	10,2	31,9
St-Aygulf	74,1	0,0	0,0	100

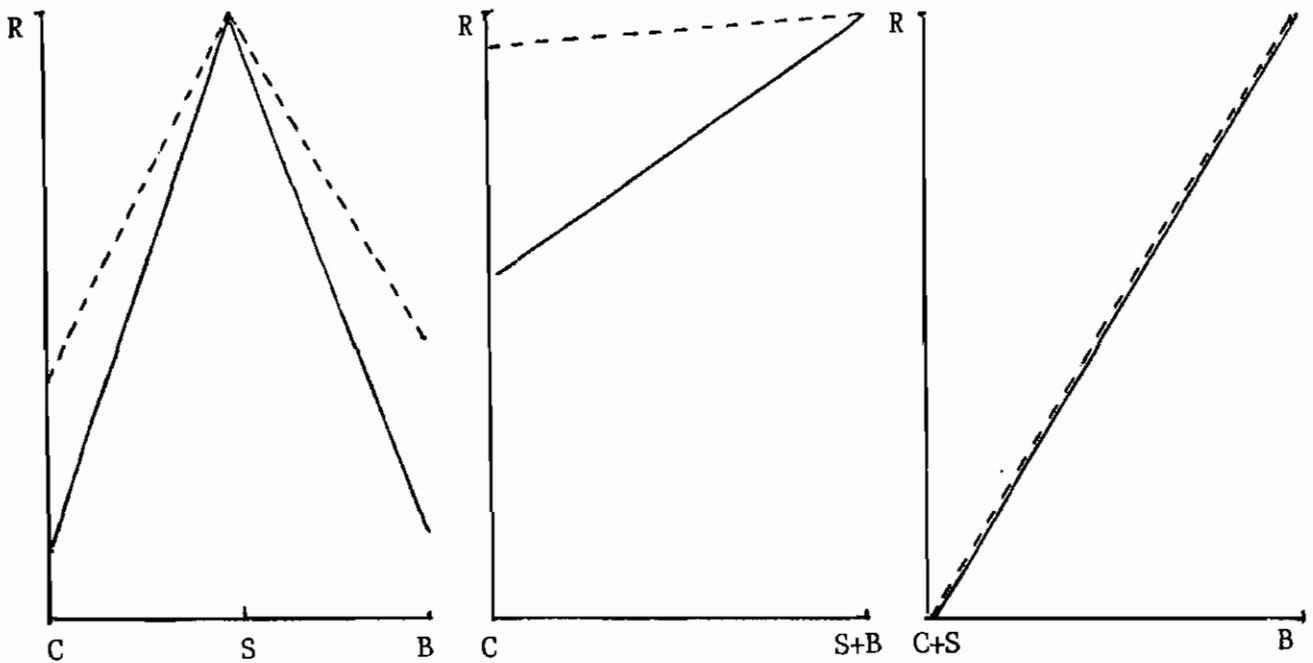
La péréquation écrase certaines aberrations en dégageant des normes. Plutôt que les valeurs absolues des données dont une seule parfois, en raison de sa démesure, suffit à renverser la tendance dominante, c'est le sens et la vitesse du changement qui sont ainsi privilégiés.

Nous admettons comme probante l'image obtenue de la phénologie d'une espèce algale quand les tendances saisonnières sont identiques ou voisines pour les cinq variables suivantes, rapportées à 10 localités toutes stations confondues :



EXEMPLES DE PERIODICITE D'ESPECES ALGALES (toutes stations confondues)

P = printemps E = été A = automne H = hiver



EXEMPLES D'AFFINITES STATIONNELLES D'ESPECES ALGALES (toutes saisons confondues)

C = mode calme S = mode semi-battu B = mode battu
(mêmes espèces)

L'indice R représente dans tous les cas la valeur du record annuel

—— poids égoutté - - - - longueur maximale

- . Fréquence saisonnière
- . Record pondéral saisonnier
- . Moyenne pondérale saisonnière
- . Record de longueur saisonnier
- . Moyenne saisonnière des longueurs maximales

A défaut d'une concordance parfaite, c'est la moyenne pondérale qui est retenue comme critère prioritaire. Seule ou conjointement avec les autres variables, elle nous a permis d'établir les formules de périodicité de 140 espèces, formules dans lesquelles la saison du record supérieur est soulignée, celle du record inférieur placée entre parenthèses et, de surcroît, barrée si l'espèce connaît alors une éclipse totale. Ainsi pour *Falkenbergia rufolanosa* observée dans huit des dix ports varois étudiés, la formule de périodicité s'écrit $\underline{P} E (A) \overline{H}$. Pour *Asparagopsis armata* qui alterne avec la précédente et représente la génération sexuée d'une même espèce, la formule se radicalise sous la forme $\underline{P} (\overline{E} \overline{A}) \overline{H}$. Dans la majorité des cas d'espèces, cette représentation sommaire de la périodicité suffit, compte tenu de la modicité des bases statistiques. On peut d'ailleurs aller plus loin dans le sens de la prudence, en ne lui reconnaissant qu'une valeur provisoire jusqu'à plus ample information.

Quand les tendances saisonnières des cinq variables de référence sont compatibles, ce qui se vérifie selon l'attente chez les espèces de haute fréquence, la fiabilité des indicateurs autorise le tracé de graphiques davantage porteurs d'information qu'une formule sèche. Quarante-sept graphiques ont été élaborés. Dans la majorité des cas, de même que pour les trois algues choisies à titre d'exemple, la lecture des courbes confirme des notions déjà plus ou moins connues des algologues, mais en les enrichissant.

Les trois espèces suivantes enregistrent une récession automnale, comportement aligné sur celui de bon nombre de leurs concurrentes. Pour le reste, elles diffèrent nettement entre elles :

. *Ceramium ciliatum* var. *robustum* est une méditerranéenne printanière, alors que la variété typique peut culminer en été dans la Manche et l'Atlantique. Contrairement à d'autres annuelles, elle ne subit pas d'éclipse à la mauvaise saison (pour elle l'automne) ; en fait l'allure des courbes suggère un enchaînement souple des générations successives.

. *Halopteris scoparia* est une espèce vivace dont les thalles arborent alternativement une forme *aestivalis* et une forme *hiemalis* distinctes par leurs silhouettes et qui n'ont pas les mêmes aptitudes. Seule la forme hivernale dispose d'organes reproducteurs, asexués le plus souvent. Manifestement, les changements qualitatifs s'accompagnent de sursauts quantitatifs, du fait du bourgeonnement de pousses de remplacement et de pousses adventives. Deux pics inégaux rendent compte de ces phases de fièvre créatrice.

. *Cystoseira stricta*, comme la précédente, varie à peu près du simple au double quant au poids. C'est une hémiphanérophycée pour J.FELDMANN, c'est-à-dire une espèce vivace amputée une fois par an de ses rameaux les plus longs, remplacés ensuite par bourgeonnement à partir de la base. On constate une dissymétrie des courbes, la régression allant plus vite que la régénération.

111312. Affinités stationnelles des espèces algales

Nous avons distingué dans les ports trois types de stations. Les stations **B** (= battues) correspondent à des enrochements accumulés obliquement à l'extérieur des jetées principales. Généralement peu polluées, elles sont en outre bien éclairées par mer calme (sauf dans les anfractuosités entre les blocs), avec les écarts thermiques les plus modérés. Les stations **S** (semi-battues) leur ressemblent à ce détail près qu'elles occupent l'extérieur des contre-jetées, moins exposées. Les stations **C** (calmes) sont localisées sur les quais verticaux des bassins. Ce sont en général les plus polluées et les plus envasées, les plus sombres, et celles qui connaissent les plus grands écarts thermiques comme l'ensemble de la cuvette portuaire qu'elles bordent.

Les coïncidences signalées se vérifient dans la plupart des cas, mais seul le degré d'agitation épouse exactement la classification sommaire "C - S - B".

Des formules d'affinités stationnelles, conçues comme les formules de périodicité, ont été établies tout aussi prudemment pour les mêmes 140 espèces (exemple : (C) S B pour *Ceramium ciliatum*). Des graphiques plus précis ont été établis pour 46 d'entre elles. Dans les graphiques comme dans les formules, deux catégories de stations (C et S ou bien S et B) sont amalgamées quand l'espèce considérée ne s'y comporte pas différemment de manière significative.

Les mensurations stationnelles sont à prendre en compte conjointement avec les cartes monographiques chaque fois que celles-ci existent. Ainsi la consultation des planches 2 et 3 permet d'esquisser la niche écologique de trois espèces algales :

. *Ceramium ciliatum* var. *robustum* est observé, soit épilithe au bas de l'étage médiolittoral, soit épiphyte dans les horizons supérieurs de l'étage infralittoral, sur une douzaine d'espèces porteuses au premier rang desquelles figurent *Halopteris scoparia* et *Cladophora prolifera* toutes deux formes buissonnantes. Sa prédilection pour les stations semi-battues des contre-jetées est alors marquée au point d'en faire une caractéristique d'association comme nous le verrons plus loin. C'est une algue photophile, supportant assez bien la pollution, ainsi que la dessiccation à laquelle elle s'oppose par capillarité tant que l'émersion est courte, mais mal la hausse des températures estivales qui accompagne son déclin.

. *Halopteris scoparia* est épilithe, indifférente au mode d'agitation mais localisée un peu plus profondément dans les stations battues que dans les autres où elle peut remonter très superficiellement. Elle préfère les eaux propres mais accepte une pollution modérée. D'une manière générale, c'est une espèce tolérante, le préfixe "eury" s'appliquant pour elle à tous les principaux facteurs du milieu. Dans le même ordre d'idée, il convient de rappeler que ses deux pics de végétation se situent aux moments respectivement le plus chaud et le plus froid de l'année.

. *Cystoseira stricta* est de caractère opposé, malgré un apparentement écologique qui la place, dans l'étagement vertical, juste au-dessus de populations de la précédente. Elle cumule des exigences étroites soulignées par le préfixe "sténo". Elle réclame l'éclairement le plus fort, la plus forte agitation, le substrat le plus compact,

la plus faible pollution (elle est absente des jetées balayées par les effluents d'émissaires voisins), le plus faible écart thermique avec son optimum dans les eaux les plus chaudes de l'été, la plus faible variation de chlorinité. C'est donc une espèce aux besoins pointus, la parfaite caractéristique exclusive d'association.

Les trois exemples choisis ci-dessus soulignent l'intérêt de courbes ou à défaut de formules, phénologiques et écologiques, qui s'intégreraient judicieusement aux monographies algales.

11132. Enseignements au niveau des groupements végétaux

111321. Identification d'unités sociologiques nouvelles

L'exploration des milieux portuaires nous a permis de retrouver un certain nombre d'ordres, alliances et associations, déjà décrits, notamment - pour les plus typiques des milieux pollués - l'ordre des *Ulvetalia* Roger MOLINIER 1958 et l'association du *Pterocladio pinnatae Ulvetum lactucae* R.M. 1958. Nous avons été amenés à décrire de nouvelles unités sociologiques : alliance de l'*Ulvo lactucae Corallinion mediterraneae* Roger MOLINIER et P.VIGNES 1971, association du *Ceramio ciliati Ulvetum lactucae* E. BENSIMON 1967, alliance de l'*Ulvion rigidae* R.M. et P.V. 1971, association de l'*Ulvo rigidae Antithamnetum plumulae* R.M. et P.V. 1971, group. à *Codium fragile* qui accèdera peut-être par la suite au rang d'association s'il se révèle être plus qu'un faciès temporaire et si son adaptation assez récente aux milieux portuaires résiste à l'épreuve du temps.*

Parmi les remarques critiques que nous avons entendues (mais jamais lues) et que j'estime non fondées, la première est que nous aurions enfoncé des portes ouvertes. Il faut admettre que les peuplements portuaires tombent si souvent sous le regard des habitants de la côte ou de ceux qui la fréquentent pendant les vacances qu'ils leur sont physionomiquement familiers. Après avoir pris connaissance des résultats de notre enquête, un biologiste tant soit peu averti peut penser en toute bonne foi qu'il n'en retire guère d'enseignements fondamentalement nouveaux. Cependant la plupart de nos conclusions ne figurent noir sur blanc dans aucune publication, si ce ne sont les nôtres. Il nous fallait certainement de l'abnégation et quelque humilité pour décrire méthodiquement un type de milieux ne recelant aucun mystère promis à sensation.

Une deuxième remarque est que nous promovons au rang d'unités sociologiques des groupements ou des ensembles de groupements dont aucune espèce ne peut prétendre au titre de caractéristique exclusive. Les conditions écologiques composites régnant dans les ports y amènent la cohabitation d'espèces, soit caractéristiques d'associations du littoral "sauvage", soit ubiquistes. Ceci admis, je me rallie sans réserve à cette pensée exprimée par M. BOURNERIAS à propos de milieux terrestres : "il existe des groupements végétaux parfaitement définis par leur flore et leurs conditions écologiques et qui ne possèdent pratiquement aucune caractéristique ...", de même que "ni le quartz, ni la biotite, ni l'orthose, ne sont spéciaux au granite, c'est leur coexistence dans une structure définie qui en est caractéristique."

Les diverses unités sociologiques analysées seront présentées plus en détail par la suite (cf § 121).

* Voir annexe 3 pour la caractérisation des associations nouvelles.

111322. Caractérisation de structures spatiales et temporelles des groupements

Les méthodes particulières d'analyse quantitative mises en oeuvre, pesées et mesures de longueur répétées trimestriellement, ont fait émerger des structures et des devenir propres à chaque association, par sommation de ceux des espèces qui la composent. Ces comportements collectifs s'avèrent simples, pris séparément. Mais en outre ils s'intègrent solidairement à des modèles généraux. Cette percée à partir de nos recherches portuaires en représente l'aboutissement véritablement novateur. De plus elle amorce l'extension de ce type de réflexion à un domaine de plus en plus vaste, englobant de proche en proche de nombreux peuplements terrestres.

Les considérations générales sur les structures spatiotemporelles des groupements portuaires appartiennent déjà à la "problématique nouvelle" (cf § 112). Quant aux résultats obtenus, ils s'incorporent aux quatre thèmes majeurs exposés dans les chapitres suivants.

112. Problématique nouvelle : caractérisation de la biocénose

La maturation des concepts s'est opérée progressivement dans des circonstances propices, deux à deux complémentaires ou parallèles, telles les suivantes.

En premier lieu, j'ai eu le privilège, pendant quelques années, de collaborer avec Roger MOLINIER sur des milieux marins et avec René MOLINIER sur des milieux terrestres. J'ai ainsi appris à me garder d'idées préconçues qui sont monnaie courante, relatives par exemple à la distribution des végétaux dans les mers et sur les continents. Parmi les naturalistes, qu'ils soient professionnels ou amateurs éclairés, minime est la proportion de ceux qui savent l'analogie entre les séries dynamiques terrestres et marines les plus complètes : peuplements pionniers cryptogamiques sur roche compacte, climax phanérogamiques sur sol meuble (cf chapitre 5).

En second lieu, la pratique simultanée de la recherche, d'une part, de la pédagogie et de la vulgarisation, d'autre part, m'a contraint à davantage approfondir des notions usuelles qui semblent aller de soi, à tort, pour être en mesure de les communiquer à autrui. Un exemple devenu routinier est le rétablissement dans les esprits de la signification du temps, chaque fois que l'on a le bon réflexe de le prendre en compte. Un cliché tel que "de vieux murs rongés par le temps" devient après correction : "de vieux murs altérés par des facteurs physiques et chimiques ... au cours du temps". Ainsi restitue-t-on leur exacte identité aux différentes variables (cf § 11221).

Le sens général de la démarche est celui d'un aller et retour : d'abord un mouvement offensif au cours duquel sont capitalisés des matériaux nombreux et variés, sans exclusive de principe, en n'admettant d'autre limitation que celles imposées par des considérations pratiques ; ensuite un mouvement de repli vers des notions simples et générales, mais simples au second degré c'est-à-dire nullement simplistes. En effet il eût été inconcevable ou par trop téméraire de les formuler dès le départ, en l'absence de justification.

1121. Conditions du mûrissement : une démarche extensive

L'analyse des peuplements portuaires s'arrêtait à trois bornes. D'abord elle se cantonnait à des biotopes marginaux du milieu marin, par vocation, et à leurs seules phytocénoses, par accident. Ensuite les relevés, pour nombreux et répétés qu'ils aient été, souffraient de discontinuité au niveau de la carte comme du calendrier ; ils demeuraient ponctuels. Enfin le volume de la banque de données légitimait plus une approche statistique qu'une modélisation convaincante. Ce sont autant de verrous qu'il a fallu faire sauter.

11211. Des phytocénoses portuaires à la biocénose générale

Malgré son ancienneté (1877), le vocable biocénose reste d'un emploi délicat. Il en va de même d'autres fortes notions telles que celle d'espèce, dont la réalité et l'importance font l'objet d'un consensus unanime, mais dont il est malaisé de proposer une définition pleinement satisfaisante, à la fois rigoureuse et universelle.

Avec Roger MOLINIER (1966), je considère la biocénose, non comme un écosystème, mais comme la fraction vivante d'un écosystème baptisé écobiocénose. La somme des composantes biotiques et abiotiques de chaque écobiocénose est si démesurée que l'inventaire complet relève de l'utopie. En effet la constitution d'un tel catalogue exhaustif suppose des observations, prélèvements et analyses répétés au cours du temps, ainsi que la collaboration de nombreux scientifiques, surtout de taxinomistes étroitement spécialisés. Les premières esquisses de biocénoses ou d'écobiocénoses semblent avoir eu pour cadre des milieux aquatiques (exemple : les biocénoses marines du Cap Corse décrites par Roger MOLINIER en 1960). Ailleurs certaines recherches tendent à compléter de proche en proche des acquis antérieurs. C'est ainsi que L.BIGOT (1965) inventorie en Camargue les invertébrés de sansouires en les situant par référence aux associations végétales classiques.

Il faut avouer dans tous les cas que les descriptions de biocénoses, et à plus forte raison d'écobiocénoses, restent rares et incomplètes. Mais ce constat n'est pas un procès en inanité contre la notion de biocénose. Il en va de même pour d'autres volets de la biologie où certaines tentatives lourdes, consenties pour l'exemple, n'ont pas entraîné une contagion galopante. Ainsi vingt-cinq ans après la sortie de "*Fundamentals of Ecology*" (ODUM 1960), nos manuels scolaires ne peuvent proposer de plus proche exemple de pyramide alimentaire des biomasses que celui de *Silver Springs* en Floride. Certains pourtant lui attribuent la valeur de modèle universel. La notion de biocénose, elle aussi, s'est profondément ancrée dans la conscience biologique, alors que nous ne disposons à son sujet que de quelques portraits-robots assez flous.

D'autres positions plus engagées ont été formulées par la suite sur le même thème (J.GALANGAU et P.VIGNES 1977).

. Une première question était pour nous la place exacte de la biocénose dans la hiérarchie des "niveaux d'intégration" du vivant. Différents avis éminents s'étant exprimés à ce sujet, il semblait présomptueux de nous immiscer dans le débat. Parmi les modèles proposés, nous avons retenu ceux de TEILHARD de CHARDIN (1948), P.DUVIGNEAUD (1962), F.JACOB (1970), P.MAZLIAK (1972), J.de ROSNAY (1975). Or l'incompatibilité de ces modèles est flagrante, ce qui en laisse subsister au plus un seul d'acceptable. Si oui, lequel ? En outre aucun de ces modèles ne repose sur une définition normalisée du "niveau d'intégration", chaque niveau décrit s'identifiant implicitement comme une fraction indéfinie d'un niveau de rang supérieur. Imaginons la comparaison suivante. L'analyse littéraire d'un texte est sensée si elle s'applique à l'ouvrage entier, un chapitre, un paragraphe, une phrase, un mot ou un groupement radical de ce mot, mais elle ne l'est pas si elle se réfère à une ligne typographique ou à une séquence de n lettres détachée au hasard. Les sous-ensembles doivent être équisignifiants selon un certain critère. A partir de plusieurs critères dont celui d'autonomie relative, nous avons gommé plusieurs niveaux présumés, malgré la réalité des entités que l'on y rangeait (organe, tissu ...).

Nous avons retenu cinq niveaux fondamentaux, objets de superdisciplines dont chacune constitue une vaste tranche "horizontale" des sciences de la vie : biologie moléculaire, biologie cellulaire, biologie des organismes pluricellulaires, biocénologie (ou biocénotique), biologie de la biosphère. La biocénose occupe donc le quatrième niveau.

. Une deuxième question était de déterminer si la biocénologie est ou non une branche de l'écologie. Notre réponse est catégoriquement négative. Chacune des cinq superdisciplines "horizontales" recoupe des disciplines "verticales" telles que la taxinomie, l'anatomie et la physiologie, ainsi que l'écologie. L'influence discriminante de l'environnement se fait sentir à toutes les échelles dimensionnelles du vivant. A cet égard, la synécologie se place à l'intersection de la biocénologie et de l'écologie. Par ailleurs si la biocénose, comme toute entité vivante, ne devient pleinement compréhensible que sous un éclairage écologique, comme toute autre entité vivante également elle se prête à des études non écologiques et qui n'en sont pas moins fructueuses. Décrire des constantes et des variantes structurales des biocénoses, c'est certainement en préparer la compréhension en profondeur, y compris dans une perspective écologique ultérieure.

. Une troisième interrogation concernait l'identification éventuelle de chaque individu de biocénose à un superorganisme. Notre réponse est affirmative. Tout le monde s'accorde à voir dans la biocénose un ensemble d'organismes que la similitude ou la complémentarité de leurs besoins réunit habituellement dans un biotope précis. Passé ce concert unanime, les appréciations divergent. Certains auteurs s'arrêtent au constat de juxtaposition des convives tandis que d'autres admettent un changement qualitatif de l'ensemble, selon un processus d'intégration. Dans ce deuxième camp, un parti pris de répétitivité a pu inspirer des équivalences abusives telles que "strates = organes" ou "individus animaux et végétaux = cellules". C'est peut-être naïf et certainement dénué d'intérêt. L'assimilation de la biocénose à un superorganisme trouve des justifications plus décisives telles que, du point de vue anatomique, la manifestation de structures qui n'ont rien d'anarchique et, du point de vue physiologique, la propriété remarquable qu'est l'homéostasie.

Postérieurement aux publications évoquées ci-dessus, il a fallu poser le problème d'une exploration structurale de la biocénose limitée à celle de la seule phytocénose. Tout d'abord il faut reconnaître que, même si la phytocénose désigne la communauté végétale complète, la représentation que l'on en donne demeure toujours inachevée. Cette dernière, en milieu terrestre, inclut en général les spermaphytes et les ptéridophytes, mais elle exclut le plus souvent les bryophytes et les thallophytes, notamment la microflore du sol.

En deuxième lieu, bien que la phytocénose virtuellement complète soit une fraction de la biocénose clairement définie, cette fraction est hétérogène par la diversité des fonctions qu'elle assume. Envisagée sous l'angle de son économie interne, la biocénose est un empilement de niveaux trophiques dont aucun n'épouse parfaitement la phytocénose. Certes les producteurs primaires de matière organique appartiennent tous au règne végétal, mais les décomposeurs au sens strict et certains consommateurs se rattachent au même règne.

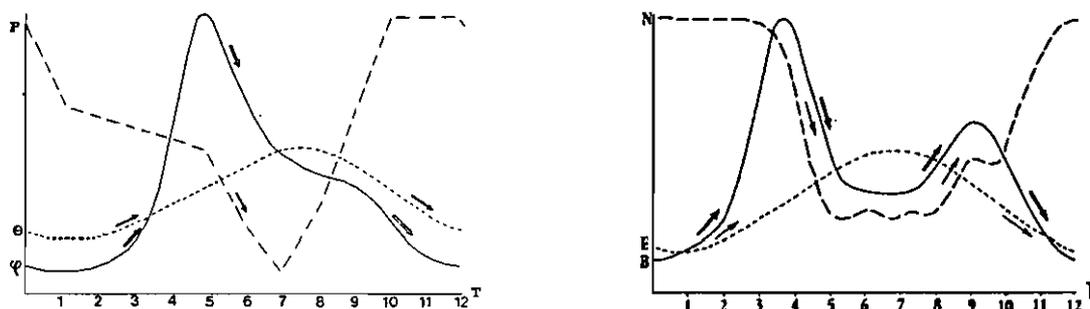
Malgré ces réserves, on ne peut que prendre acte des deux à-peu-près suivants. Premièrement les descriptions de phytocénoses, malgré leurs lacunes, englobent cependant les plantes qui capitalisent la presque totalité de la biomasse végétale. Deuxièmement la plus grande partie de la biomasse végétale se concentre au niveau des producteurs. Dans ces conditions, si des lois de structure se vérifient dans l'étage majeur de la pyramide alimentaire, la biocénose s'avère architecturée.

11212. Du ponctuel et de l'instantané aux enchaînements spatiaux et temporels

Grâce à des méthodes complémentaires (cf § 11121), une étude telle que celle menée par notre équipe sur des milieux portuaires peut être simultanément étalée et approfondie. En fait elle est étalée de façon continue mais superficielle et, par ailleurs, elle est approfondie mais de manière discontinue et même ponctuelle, l'étalement et la ponctualité étant à la fois spatiaux et temporels. L'entrecroisement des opérations de nature différente quadrille les faits sans les saisir dans leur intégralité, à l'image d'une grille de mots croisés où subsisteraient beaucoup de cases noires. Seule l'interpolation complète les lacunes.

Par ailleurs on doit se garder de confondre l'espace physique et le temps physique qui sont neutres avec l'espace géographique et le temps historique qui impliquent tout un contexte déterministe, présent comme en filigrane.

Considérons les deux cas de figure suivants :



Le cycle annuel de floraison d'un maquis des environs de Toulon (graphique de gauche) est traduit par une courbe qui indique pour chaque mois le pourcentage d'espèces fleuries (ϕ). Celle-ci ressemble au profil d'un volcan à cratère égueulé. Cette singularité s'éclaire si l'on ajoute sur le même graphique, avec des échelles d'ordonnées libres, les courbes de température (Θ) et de précipitations (P), sans changer l'échelle du calendrier sur l'axe du temps (T). Le creux majeur de la courbe de floraison, de septembre à mai, épouse les tendances de la courbe thermique pendant les mêmes mois ; l'évasement médian de mai à septembre coïncide avec le fossé estival de la courbe pluviométrique qui marque la période d'aridité. Ainsi le relais de deux facteurs limitants au cours de l'année (température et eau) ressort clairement. Le temps qui a fourni les repères communs et permis de relier les causes à l'effet devient un intermédiaire superflu.

Il en va de même pour le cycle annuel de biomasse B du phytoplancton marin (graphique de droite), en fonction des "éléments nutritifs" notés N (probablement les divers sels azotés) et de l'éclairement noté E, ce dernier admettant un tracé étroitement parallèle à celui de la courbe thermique qui n'est pas figurée (d'après J.L. MORERE 1987 modifié). L'entrée en résonance du phénomène biologique décrit avec des facteurs du milieu minéral, l'un chimique et l'autre physique, est flagrante. Dans ce cas comme dans le précédent, le temps n'endosse aucune responsabilité.

Aussi, même lorsque le temps apparaît comme un facteur algébrique dans des expressions de la forme $Y = f(T)$, gardons-nous de voir en lui un "facteur écologique" au sens étymologique ! Il n'est pas d'autre facteur actif que physique ou chimique, fait d'énergie ou de matière, quel que soit l'agent dont il procède : organisme, fraction minérale de l'air, de l'eau ou du sol.

La même appréciation vaut pour chacune des trois dimensions de l'espace terrestre. Ainsi en mer, ce n'est pas la profondeur qui absorbe les radiations solaires, mais l'eau et les matières en suspension. En montagne, ce n'est pas l'altitude qui crée l'étagement mais un gradient thermique.

Lorsqu'on considère un paysage terrestre ou marin dans sa diversité, on se doit de tenir compte de l'interférence des phénomènes suivants

- . changements périodiques spontanés (= biorythmes), annuels surtout
- . changement non périodique spontané, principalement dans le cadre de la dynamique progressive
- . zonations spontanées dont chacune épouse le gradient d'un facteur limitant
- . modifications imposées par l'homme, volontairement ou non, à des dates et en des lieux précis : incendie, déboisement favorisant les alpages, substitution de cultures à la végétation primitive, reforestation etc.

Le monde, à travers les paysages que nous traversons ou les cartes qui les reflètent, peut être ressenti comme un patchwork absurdemment confus. Or il est ordonné, mais seule une analyse attentive permet de dissocier les phénomènes simples qui le sous-tendent.

Outre les structures élémentaires, j'envisagerai quelques constructions au deuxième degré, combinant des aspects spatial et temporel ou encore deux aspects temporels distincts (biorythmes et séries dynamiques). Ce retour limité vers le complexe se justifie lorsqu'il ajoute une prime aux enseignements additionnés des deux composantes séparées.

11213. Du traitement statistique à la modélisation

Le traitement statistique des données analytiques, le plus souvent considérables par leur nombre, fait émerger des données synthétiques en quantité moindre (moyennes arithmétiques par exemple) qui expriment par définition la normalité. Lorsqu'on représente graphiquement les comportements présumés normaux de différentes associations, on ne peut qu'être frappé par deux tendances contradictoires : d'une part la diversité des courbes, d'autre part leur profonde unité quant à l'allure générale, parenté qui insuffle au chercheur le besoin de mettre au point un modèle.

A travers l'italien *modello*, "modèle" vient du latin *modulus*, de même que "module" et "moule", avec une idée de répétitivité. Par conséquent, lorsqu'un modèle provisoire a été construit dans un premier temps, l'hypothèse de généralité est posée. Dans un deuxième temps, des cas nouveaux, aussi nombreux que possible, sont confrontés au modèle pour en tester la validité. S'il n'y a pas compatibilité entre le modèle et une situation réelle, il convient d'apprécier lucidement si c'est le cas qui est aberrant ou le moule qui est inadapté, comme dans cette anecdote populaire où le costume sur mesure épouse mal la morphologie du client à l'essayage. Un modèle n'est jamais sacré ; il doit rester soumis au feu de la critique. C'est une référence commode, tant qu'il ne mérite pas d'être supplanté par un modèle plus performant.

Selon le Petit Larousse Illustré 1987, un modèle est une "structure formalisée utilisée pour rendre compte d'un ensemble de phénomènes...". Cette structure n'est pas forcément mathématique (cf chapitre 5) et, si elle est mathématique, elle n'est pas nécessairement quantifiée. Il est permis cependant d'estimer que, dans tous les cas de figure, la modélisation bénéficie de l'esprit ensembliste de la mathématique moderne.

Lorsque le modèle est une fonction algébrique (cf chapitres 2, 3 et 4), j'ai veillé à ne pas multiplier les paramètres au sens strict (lettres autres que les symboles des variables définies), pas plus que les monômes. Bien sûr un phénomène ne se traduit pas nécessairement par une expression simple. Mais, dès lors que l'écriture de la fonction devient trop sophistiquée, la validité du modèle en tant que support d'un concept général se dissout. A l'aide d'un polynôme suffisamment complexe dont on annulerait selon son gré tel ou tel paramètre, combien de cas inapparentés seraient tour à tour simulés ! La simplicité des expressions algébriques est un impératif de crédibilité.

L'adéquation d'un modèle algébrique à la réalité biologique, cas par cas, fait méthodiquement l'objet d'une double évaluation. D'une part nous disposons d'un coefficient d'adéquation calculée :

$$\text{Adq} = 1 - \sqrt{\Sigma (z - z')^2 / n} / \Sigma z/n$$

où z est l'ordonnée de chaque point expérimental, z' l'ordonnée du point modélisé correspondant, n le nombre de points expérimentaux. On peut écrire plus simplement :

$$\text{Adq} = 1 - e/m$$

où m est la moyenne des ordonnées des points expérimentaux, e le résidu moyen d'ajustement du modèle par la méthode des moindres carrés (soit un écart-type un peu particulier). Le record d'adéquation est l'unité.

D'autre part, on peut apprécier optiquement la qualité de l'adéquation car les graphiques tracés automatiquement par ordinateur, à partir de logiciels appropriés, superposent les points expérimentaux et la courbe modélisée.

L'adéquation calculée frôle souvent le maximum dans le cadre des divers thèmes traités. Je vois là une confirmation de l'existence d'un ordre naturel des peuplements et aussi une bonne présomption de validité de mes modèles. Mais nul n'est tenu de partager ces deux convictions. Compte tenu du voile de suspicion que peut jeter une démonstration presque parfaite sur la sincérité des sources, j'ai renoncé depuis quelques années à l'alimentation de banques de données personnelles. Désormais je tire parti seulement de travaux déjà publiés par d'autres auteurs qui n'en prévoyaient pas la réutilisation à des fins nouvelles. C'est la méthode dite "des deux aveugles" qui offre un maximum de garanties aux tiers.

La pratique de la modélisation m'a amené à résoudre certains problèmes délicats, en promouvant une méthode originale qui pourrait profiter à toute discipline modélisant des données réelles. Un même modèle algébrique coiffe virtuellement une infinité de fonctions. De même

forme, elles diffèrent par les valeurs des paramètres. Pour ajuster à une structure particulière la fonction la plus affine, on optimise le ou les paramètres sensibles. Quand il n'y en a qu'un, l'opération est directe ; c'est ce qui se passe quand on ajuste une droite de régression à un nuage quelconque de points. Mais dès qu'il y en a au moins deux, un tâtonnement est inévitable, qu'il soit d'ailleurs automatique ou volontaire suivant la conception du logiciel. Cela signifie qu'une variation insensible d'un paramètre n'amène pas nécessairement l'adéquation à progresser, culminer, puis régresser, comme une trajectoire balistique. Dans la zone des valeurs optimales du paramètre peuvent se succéder plusieurs pics d'adéquation inégaux et séparés par des fléchissements inattendus. Pour l'opérateur, comme pour des alpinistes dans le brouillard, subsiste un risque non négligeable de se tromper de sommet.

Si l'on fait varier alternativement deux paramètres sensibles, il devient encore plus difficile de maîtriser les fluctuations déroutantes de l'adéquation. Un logiciel spécial* effectue un double glissement automatique des paramètres dans une grille de combinaisons définie par ses bornes et par son pas. Les valeurs d'adéquation calculées pour chaque essai sont mémorisées dans un tableau bidimensionnel. En assimilant ces valeurs abstraites à des cotes topographiques, le tableau se transforme en une figure tridimensionnelle que l'ordinateur affiche en perspective. On découvre ainsi une sorte de monde imaginaire nommé paysage des adéquations, dont le relief fictif est justiciable d'un vocabulaire géographique : ballons, plateaux, crêtes, falaises, ravins, grabens ... (planche 4). Le même logiciel prévoit des contrôles de sécurité plus poussés si un doute subsiste. En changeant les bornes et le pas des paramètres sensibles soumis à variation, le champ de prospection s'élargit tout en s'éloignant ou se rétrécit tout en se rapprochant, comme avec un effet de zoom. Si le nombre de paramètres sensibles est de trois ou davantage, le logiciel n'en permet pas le traitement simultané ; d'ailleurs les figures multidimensionnelles correspondantes ne pourraient être visualisées. Mais il peut toujours traiter ces paramètres deux à deux.

En général, ce sont les valeurs des paramètres sensibles donnant la plus forte adéquation qui sont retenues pour la modélisation finale. Il subsiste cependant quelques exceptions que nous discuterons en temps utile, mais qui justifient pour le principe la préférence donnée parfois à l'ajustement volontaire, plutôt qu'automatique.

La méthode du "paysage des adéquations" peut susciter matière à investigation pour les mathématiques appliquées. Mais, d'ores et déjà, sans chercher à légitimer en théorie de telles représentations, il est commode de les exploiter pour cerner la meilleure adéquation en un laps de temps raisonnable.

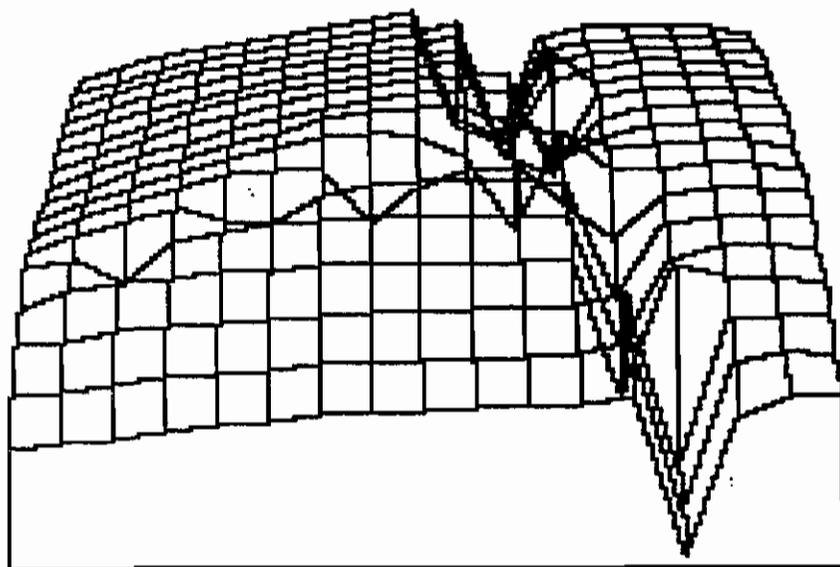
1122. Résultat du mûrissement : une démarche unificatrice

La modélisation de phénomènes est un pari sur leur unité profonde. Ce credo va dans le sens d'un large courant de la pensée scientifique actuelle qui, malgré sa jeunesse, ne devrait pas s'essouffler comme une mode banale. Dans toutes les disciplines de haut niveau, depuis quelques décennies, l'inflation des connaissances engendre, à partir d'un seuil critique, des modèles unificateurs d'une grande simplicité. En physique, des fondamentalistes américains pensent pouvoir démontrer l'existence d'un seul type de particule élémentaire

* Voir annexe 6 : logiciel "PAYSAGE".

Quercetum ilicis galloprovinciale Buxeto sua

Paysage des adequations
 E=4.825+ou-.16 G=5 M=.991+0.92a1.08 F=8.196 H=8 N=.75
 L'inclinaison est de 45 degres



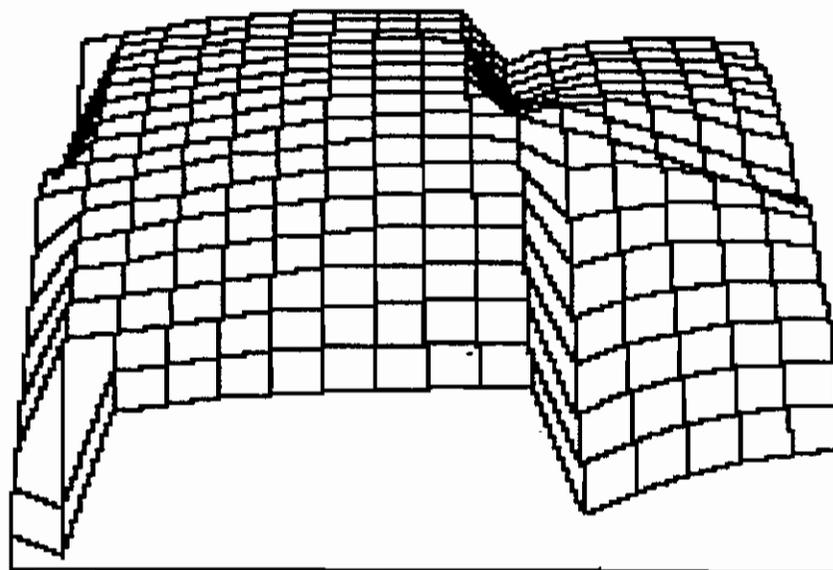
Cotes relatives des points

45	50	55	59	63	66	70	73	77	24	14	65	69	69	67	65
46	52	57	61	65	69	72	76	79	29	21	66	71	72	72	68
48	54	59	64	68	72	75	79	82	86	27	67	73	75	73	71
50	56	61	66	71	75	78	82	85	89	34	68	75	78	77	76
51	58	63	68	73	78	82	85	88	91	41	89	77	80	80	78
53	59	65	71	76	81	85	88	92	94	50	42	78	82	82	81
55	62	68	74	79	84	88	92	95	97	95	53	78	83	84	82
57	64	70	76	82	87	92	95	98	99	96	68	78	84	85	84
59	66	73	79	85	90	95	98	100	99	92	88	83	84	86	85
61	69	76	82	88	93	97	99	96	87	56	98	83	83	86	85
64	72	79	85	91	93	91	69	85	93	94	77	63	82	85	84
67	75	81	85	79	79	92	96	98	98	97	95	49	79	83	83
71	75	65	82	87	89	91	92	92	92	93	39	74	80	81	78
65	73	76	78	80	81	83	83	84	84	85	86	31	82	77	75
62	64	67	69	71	72	74	75	75	76	77	78	82	11	72	73
52	54	57	59	61	63	65	66	67	67	68	70	74	6	66	69
42	45	47	50	52	54	56	57	58	59	60	61	64	0	55	63

La cote 100 correspond a l'adequation .91501823
 La cote 0 correspond a l'adequation .680221419
 L'influence de E apparait en abscisses
 L'influence de M apparait en ordonnees

Epipactido-Quercetum ilicis

Paysage des adequations
 E=5.054+ou-.16 G=5 M=.999+.92a1.08 F=8.648 H=8 N=.356
 L'inclinaison est de 45 degres



Cotes relatives des points

65	68	71	74	76	78	79	79	79	78	54	60	65	66	66	65
29	70	74	76	79	81	82	82	82	81	56	63	67	69	69	67
32	72	76	79	81	83	85	85	85	84	59	66	71	72	72	70
36	74	78	81	84	86	88	89	89	87	63	70	74	75	74	72
40	76	79	83	86	89	91	92	92	91	67	74	78	78	77	74
45	77	81	85	88	91	93	95	95	94	73	80	82	82	79	75
52	78	82	86	90	93	96	97	97	96	81	86	87	84	80	75
61	78	82	86	90	94	97	99	99	98	96	93	88	82	76	69
73	78	82	86	90	94	97	99	100	99	97	93	87	81	74	67
72	77	81	86	90	93	96	99	99	98	96	85	87	85	82	77
57	76	80	84	88	91	94	96	97	95	73	78	80	79	77	73
46	74	78	82	85	88	91	93	94	93	92	63	69	73	74	73
37	72	75	79	82	85	87	89	90	89	88	53	60	65	68	68
29	69	72	75	78	81	83	84	85	85	84	44	52	57	61	63
22	65	68	71	73	76	78	79	80	80	79	35	44	50	54	56
15	7	63	66	68	71	72	73	74	74	73	27	36	42	47	50
9	0	58	61	63	65	66	67	68	68	68	18	27	34	39	43

La cote 100 correspond a l'adequation .953456183
 La cote 0 correspond a l'adequation .649073159
 L'influence de E apparait en abscisses
 L'influence de M apparait en ordonnees

à la limite de résolution de la matière. En géologie, le modèle de tectonique des plaques rassemble en un tout cohérent des phénomènes jusque-là inexpliqués et surtout considérés comme inapparentés. En cytologie, le modèle membranaire de SINGER et NICOLSON, même amendé de proche en proche, confère une unité naguère insoupçonnée aux divers territoires cellulaires. L'étude avancée de la mécanique moléculaire des protéines ne manquera pas, prochainement, d'éclairer et de globaliser le fonctionnement de toutes les protéines actives, enzymes, anticorps, ionophores, pompes etc. La biocénologie souffre de retard dans la recherche de modèles universels. Même les réseaux et les pyramides alimentaires, les spectres biologiques, doivent être perçus comme des schémas normalisés et non comme des modèles structuraux. On sait par exemple que les tendances lisibles sur les pyramides des biomasses d'une prairie et d'un peuplement pélagique ne sont pas réductibles à une même règle. Je souhaite que les recherches dont j'expose les résultats amorcent une avancée vers la reconnaissance de modèles universels de biocénose.

11221. Les variables prises en compte

Nous avons vu précédemment (cf § 11212) que les variables réunies dans un écosystème sont des causes, des effets ou encore des positions.

. Les variables de position sont les dimensions de l'espace au sens géographique (où ?) et le temps au sens historique (quand ?). Elles permettent à la fois de broser un tableau fidèle de situations réelles et de relier logiquement les effets aux causes en leur fournissant les repères communs. Nous trouverons dans cette rubrique l'altitude, la latitude, la date par référence au calendrier, le temps écoulé depuis un évènement précis tel qu'un incendie etc.

Il convient d'ajouter à ces localisations fondamentales un crescendo méthodologique à trois degrés dans l'espace comme dans le temps. Du point de vue spatial, les observations peuvent être ponctuelles, c'est-à-dire limitées à un individu de biocénose (premier degré), répétées sur plusieurs individus de la même biocénose (deuxième degré), ou étendues à plusieurs biocénoses en chaîne (troisième degré). De même, du point de vue temporel, elles peuvent être instantanées (premier degré), répétées au fil des saisons au sein de la même biocénose tenue pour permanente en première approximation (deuxième degré), ou étalées sur les biocénoses qui se succèdent dans le flux des séries dynamiques (troisième degré). Bien sûr toute une gamme de combinaisons s'offre à l'analyse, depuis des approches à la fois ponctuelles et instantanées jusqu'à une vaste et double dérive spatiotemporelle.

. Les variables causes, facteurs au sens strict puisqu'elles exercent une action, sont de nature matérielle ou énergétique. Non intégrées aux structures décrites, elles les déterminent du dehors. Elles seront évoquées à ce titre lorsqu'elles sont identifiées, ce qui n'est pas toujours acquis. Faut-il s'en excuser ? Des structures provisoirement inexpliquées n'en existent pas moins et méritent d'être présentées, ne serait-ce que pour tendre le relais à d'autres chercheurs.

. Les variables effets traduisent diversement le degré de réussite d'une biocénose comprise dans une série, ou des espèces qui coexistent dans une biocénose. Elles peuvent être qualitatives : place occupée dans la systématique, ou encore dans le spectre des types biologiques. Une traduction quantitative est d'ailleurs envisageable, ne serait-ce qu'à travers un rang quand le classement est orienté selon un sens présumé de progrès.

Elles sont le plus souvent strictement quantitatives : nombre d'individus ; longueur ou hauteur, superficie couverte, volume occupé ; masse, notion étroitement liée à celle de volume par le rapport (voisin de l'unité) de densité ou masse volumique ; longévité. Temps et espace sont encore sous-jacents, mais relativisés, sans repère absolu.

11222. Les problèmes posés

L'interférence de toutes les variables citées laisse prévoir un nombre potentiel élevé de thèmes structuraux. Quatre d'entre eux ont été privilégiés. Chacun d'eux s'inscrit dans un cadre spatiotemporel minimal indiqué ci-dessous, mais avec des extensions éventuelles qui seront évoquées en temps utile.

. La relation entre la superficie d'échantillons de biocénose et le nombre d'espèces de producteurs (chapitre 2) est au minimum du deuxième degré dans l'espace et du premier degré dans le temps.

. Le partage de la biomasse entre espèces concurrentes au niveau des producteurs (chapitre 3) est au minimum du premier degré dans l'espace et dans le temps.

. Les biorythmes annuels (chapitre 4) sont au minimum du premier degré dans l'espace et du deuxième degré dans le temps.

. Les séries fondamentales de biocénoses (chapitre 5) sont au minimum, soit du troisième degré dans l'espace et du premier degré dans le temps, soit du premier degré dans l'espace et du troisième degré dans le temps.

12. LES GROUPEMENTS ETUDIES

Dans les chapitres 2, 3 et 4, l'étude porte sur des groupements précis, tous localisés dans le Sud-Est de la France, alors que le chapitre 5 aborde parfois les problèmes au niveau des biomes, en débordant de surcroît sur des pays plus ou moins lointains. Pour les premiers, les associations végétales sont présentées ci-après dans le respect des règles actuelles de nomenclature phytosociologique, c'est-à-dire avec des intitulés précis et souvent très longs. Il arrivera parfois, dans la suite, que les mêmes associations soient désignées par des noms allégés, d'usage courant même s'ils sont incorrects, en sachant que les listes qui suivent font seules autorité.

Les groupements décrits ont été classés dans l'ordre chronologique, non pas celui des travaux sur le terrain et des publications correspondantes, mais celui de l'introduction dans mon chantier de modélisation. J'ai indiqué mon double souci d'expansion hors des milieux portuaires pour tendre à la généralité des modèles, et d'emprunt de matériaux à d'autres auteurs pour asseoir la crédibilité des mêmes modèles.

121. Groupements végétaux marins

Il s'agit des peuplements portuaires étudiés de 1963 à 1969 par une équipe de onze personnes dont j'étais l'animateur (cf § 111). Les grandes unités sociologiques qui se partagent les milieux portuaires sont les suivantes.

. L'ordre des *Acrochaetietalia* C.F. BOUDOURESQUE 1967 groupe les espèces médio-littorales, surtout abondantes et diversifiées à l'extérieur des jetées, avec jusqu'à cinq ceintures de végétation superposées. Ce sont des espèces préadaptées à l'agitation par leur morphologie, aux thalles soit rampants, soit dressés mais souples ou particulièrement élastiques. Quant au risque de dessiccation par basse mer pendant la saison chaude, il se traduit le plus souvent dans la phénologie avec des périodes d'éclipse plus ou moins complète.

. L'ordre des *Cystoseiretalia* R. MOLINIER 1958 groupe les espèces infralittorales photophiles, dans des eaux saines à modérément polluées, sur substrat compact. Les algues dominantes sont des Phéophycées aux thalles buissonnants, volumineux et pérennes.

. La biocénose du *Cystoseiretum strictae* R. MOLINIER 1958 occupe les stations battues, telles celles des jetées principales des ports. Elle a pour caractéristique principale *Cystoseira stricta*.

. La biocénose du *Cystoseiretum crinitae* R. MOLINIER 1958 prend le relais en mode semi-battu à calme. Elle a pour caractéristiques *Cystoseira crinita* - souvent absente d'ailleurs - ainsi que *Halopteris scoparia*, *Cladostephus verticillatus* etc. On la trouve le long des contre-jetées et dans les bassins.

. L'ordre des *Rhodymenietalia* C.F. BOUDOURESQUE 1967 groupe les algues scia-philes, avec une nette prédominance de Rhodophycées. Certaines espèces exigent de l'agitation et vivent obligatoirement dans l'étage infralittoral, tandis que d'autres, préférentielles de mode calme, trouvent leur optimum plus en profondeur, dans l'étage circalittoral. On en fait deux biocénoses distinctes dont l'une s'observe dans les anfractuosités des enrochements extérieurs des ports, l'autre le long des quais intérieurs ombragés.

. L'ordre des *Zosteretalia* (BEG. 1941) BR.-BL. et TX 1943 réunit les divers herbiers de phanérogames marines, sur substrat meuble. On peut rencontrer *Posidonia oceanica* dans les petits ports les plus sains (Le Niel à Giens), *Zostera nana* dans d'autres bassins à peine plus pollués, calmes, peu profonds, (St-Louis à Toulon). Typiquement cependant, cet ordre biocénotique n'a pas d'affinité portuaire.

. L'ordre des *Ulvetalia** R. MOLINIER 1958 est celui des groupements portuaires, caractérisés par diverses formes de pollution, un mode calme, un éclaircissement précaire, des substrats composites où les objets compacts les plus disparates disputent la place à la vase. Les pollutions sont ici de deux sortes : d'une part celles causées par des substances chimiques dont la présence dans l'eau de mer est anormale (hydrocarbures, peintures, détergents ...), d'autre part celles occasionnées par des substances chimiques dont seule l'abondance est anormale. Contrairement à l'idée reçue selon laquelle l'eutrophisation n'a pas lieu dans des eaux marines, certains bassins portuaires aux eaux mal renouvelées en sont le siège évident. L'engraissement des thalles y atteint son paroxysme (ulves de 150 cm x 80 cm à Carqueiranne) et la charge en matière organique des sédiments y favorise des processus anaérobies, telle la fermentation sulfhydrique que l'on reconnaît à l'odeur des émanations et au dépôt visible de sulfures.

En rappelant certaines réserves formulées précédemment (cf § 111321), on peut considérer avec prudence comme "caractéristiques conditionnelles" des *Ulvetalia* : premièrement certaines espèces plus ou moins ubiquistes, quand elles deviennent littéralement hypertrophiées (*Ulva*) ou envahissantes (*Codium fragile*) ; deuxièmement certaines espèces médiolittorales, quand elles descendent dans l'étage infralittoral (*Enteromorpha compressa*, *Scytosiphon lomentaria*, *Ceramium ciliatum*, *Cladophora dalmatica* ...).

* voir annexe 3

S'y adjoignent au titre de compagnes de haute fréquence : certaines espèces très tolérantes du *Cystoseiretum crinitae* (*Padina pavonia*, *Acetabularia mediterranea* ...); des espèces également tolérantes des biocénoses sciaphiles (*Dictyopteris membranacea*), remontées parfois de l'étage circalittoral (*Udotea petiolata*).

Les *Ulvetalia* se scindent en deux alliances :

. L'*Ulvo lactucae* *Corallinion mediterraneae* R.MOLINIER et P.VIGNES 1971 est un stade d'évolution régressive des *Cystoseiretalia* en mode semi-battu ou même battu, à l'extérieur des jetées balayées par des courants locaux chargés d'effluents. L'espèce dominante est *Corallina mediterranea*, flanquée d'un cortège presque exclusif d'autres Rhodophycées. Alors que le *Pterocladio pinnatae* *Ulvetum lactucae* R.MOLINIER 1958 souligne la personnalité des petits ports du Cap Corse, l'association la mieux représentée dans le Var est le *Ceramio ciliati* *Ulvetum lactucae* E.BENSIMON 1967, avec diverses espèces de *Ceramium* dont *Ceramium ciliatum* var. *robustum* en situation infralittorale et souvent épiphyte.

. L'*Ulvion rigidae* R.MOLINIER et P.VIGNES 1971 se substitue au *Cystoseiretum crinitae* en mode calme, sans nécessairement constituer un stade régressif. Du fait de l'eutrophisation, la productivité peut y être élevée, d'autant plus que la majorité des espèces subissent un renouvellement complet en cours d'année. Cette alliance est nettement dominée par les Chlorophycées : deux espèces du genre *Ulva* (surtout *Ulva rigida*), cinq du genre *Enteromorpha* (dont *Enteromorpha compressa*), sept du genre *Bryopsis*, six du genre *Cladophora*, quatre du genre *Codium*. L'association la plus remarquable est l'*Ulvo rigidae* *Antithamnetum plumulae* R.MOLINIER et P.VIGNES 1971, à biomasse souvent minime et certainement caractérisée par la présence fréquente et discrète, au côté des ulves, de diverses jolies variétés de l'algue rouge *Antithamnion plumula*. Un faciès persistant à *Codium fragile* s'observe ici ou là. Propagés à partir de l'Océan Pacifique, ces grands *Codium* aux thalles massifs et pérennes ont profondément modifié les modalités de la concurrence en milieu portuaire. Ils accaparent l'espace, bloquent le calendrier et capitalisent la majeure partie de la biomasse.

Les groupements marins, objet d'études structurales comparatives, sont :

- . Le *Cystoseiretum strictae*, peuplement "brun",
- . le *Cystoseiretum crinitae*, peuplement "brun",
- . le *Ceramio ciliati* *Ulvetum lactucae*, peuplement "rouge",
- . l'*Ulvo rigidae* *Antithamnetum plumulae*, peuplement "vert",
- . le faciès à *Codium fragile*, peuplement "vert".

122. Groupements végétaux terrestres

1221. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore

Sous mon contrôle pour les déterminations taxinomiques, 532 élèves de Première du Lycée Dumont d'Urville (Toulon) ont dressé 180 inventaires et effectué des milliers de mensurations, pendant 9 années (1973 à 1981), dans un maquis à bruyère arborescente de la Colle Noire, à Carqueiranne (Var). Ce maquis se rattache au *Quercus suberis* *Cytisetum monspessulani* *Myrtetosum communis* LOISEL 1971, faciès de dégradation à *Erica arborea*, et ce malgré l'absence locale de cytise.

Dans des conditions voisines, les mêmes élèves ont étudié une garrigue à bruyère multiflore près du Camp du Castellet (Var), de 1974 à 1982. Cette garrigue dépend de l'*Helianthemum lavandulifolium* *Ericetum multiflorae* MOLINIER 1934, variante à *Convolvulus lanuginosus* LOISEL 1975, et ce malgré une autre absence locale qui est celle du liseron.

1222. Groupements de montagne

Il s'agit de quatre pelouses alpines étudiées par Roger MOLINIER et A.PONS 1955 au Lautaret et sur le versant Sud du Galibier (Hautes-Alpes), ainsi que de quatre mélézins étudiés par A.LAVAGNE 1964 dans la vallée de l'Ubaye (Alpes de Haute-Provence) :

- . Pelouse alpine à *Alopecurus gerardi* & *Ranunculus pyrenaicus* (LIPMAA 1933) GUINOCHET 1938 ou *Alopecuro-Caricetum foetidae* BR.-BL. 1954
- . Pelouse alpine à *Nardus stricta* du *Nardion* BR.-BL. 1954
- . Pelouse alpine du *Festucetum halleri* (BR.-BL. 1926) GUINOCHET 1938
- . Pelouse alpine du *Seslerio-Sempervivietum* BR.-BL. 1926
- . Mélézin à *Deschampsia flexuosa* & *Leontodon pyrenaicum* LAVAGNE 1964
- . Mélézin sur *Ericeto-Pinetum* BR.-BL. 1939
- . Mélézin sur *Fagion silvaticae* (LOHM. et TÜXEN 1954) ELLENBERG 1963
- . Mélézin sur *Calamagrostido-Pinetum* OBERDORFER 1957

1223. Groupements du Sud-Est méditerranéen français

La thèse de R.LOISEL 1976 réunit les descriptifs de 124 groupements végétaux pris en compte pour les biorythmes (chapitre 4). Quatre-vingts d'entre eux, connus de cinq relevés au minimum, sont exploités pour préciser la relation "superficie / nombre d'espèces" (chapitre 2). Cette irremplaçable banque de données apporte sa caution à mes modèles, en raison du caractère massif des démonstrations qu'elle autorise.

12231. Groupements d'éboulis et rupicoles

- . *Brassico robertianae Galeopsidetum angustifoliae* LOISEL 1976
- . *Bufo nio willkommianae Linarietum galioidis typicum* LOISEL 1968
- . *B.w. L.g. plantaginetosum recurvatae* LOISEL 1968
- . *B.w. L.g. Saxifraga continentalis asplenietosum obovati* LOISEL 1968
- . *Linario origanifoliae Galietum pusilli* MOL. 1934
- . *Phagnalo saxatilis Cheilanthes fragrantis* (MOL. 1954) LOISEL 1968
- . *Phagnalo sordidi Asplenietum glandulosi* BR.-BL. (1931) 1951
- . *Sileno saxifragae Asplenietum fontani* MOL. 1934

12232. Groupements de pelouses

- . *Agropyretum mediterraneum* (KUNHOLTZ-LORDAT) BR.-BL. 1933
- . *Ammophiletum arenariae* BR.-BL. (1921) 1933
- . *Artemisio gallica Limonietum virgati* (K.-L.) BR.-BL. 1931
- . *Asphodelo fistulosi Stipetum retortae* LOISEL 1976
- . *Brachypodietum phoenicoidis* BR.-BL. 1924
- . *Brachypodio-Stipetum mediterraneae* O.DE BOLOS 1954
- . *Cheilanthes marantae Diplachnetum serotinae typicum* LOISEL 1970
- . *Ch.m. D.s. hyparrhenietosum hirtae* LOISEL 1970
- . *Ch.m. D.s. sedetosum anopetali* LOISEL 1970
- . *Crucianelletum maritimae* BR.-BL. (1921) 1933
- . *Cyperetum flavescens* W.KOCH 1926
- . *Diantho balbisii Brachypodietum pinnati* LOISEL 1976
- . *Festuco glaucae Koelerietum vallesianae* MOL. 1967
- . *Galactito tomentosae Echietum plantaginei typicum* MOL. 1937
- . *G.t. E.pl. festucetosum fenacis* LOISEL 1976
- . Groupement à *Artemisia molinieri* BARBERO, LOISEL et QUEZEL 1966
- . Groupement à *Crypsis aculeata* LOISEL 1976
- . Gr. à *Isoetes velata* et *Crassula vaillantii* BARBERO et PIORION 1965
- . Gr. à *Lythrum tribracteatum* et *Teucrium cravense* MOL. et TALL. 1947

- . Groupement à *Peplis erecta* et *Ranunculus revelieri* BARBERO 1965
- . *Helianthemo guttati* *Brachypodietum ramosi* AUBERT et LOISEL 1971
- . *H.g.* *Plantaginetum bellardii* AUBERT et LOISEL 1971
- . *Inulo viscosae* *Oryzopsidetum miliaceae* O.DE BOLOS 1957
- . *Isoeto durieui* *Nasturtietum asperi* BARBERO 1965
- . *Loto hispidi* *Trifolietum resupinati* AUBERT et LOISEL 1971
- . *Malcomietum parviflorae* (MOL. 1954) AUBERT et LOISEL 1971
- . *Oenantho lachenalii* *Caricetum Chaetophyllae typicum* A. et L. 1971
- . *O.l. C.ch. allietosum chamaemolyi* AUBERT et LOISEL 1971
- . *O.l. Chrysopogonetum grylli* AUBERT et LOISEL 1971
- . *Onobrychido caput-galli* *Barbuletum* BR.-BL. 1931
- . *Orchido-Brometum* BR.-BL. 1931
- . *Phlomido lychnitis* *Brachypodietum ramosi* BR.-BL. 1924
- . *Potentillo hirtae* *Geranietum lanuginosi* LOISEL 1976
- . *Preslio cervinae* *Trigonelletum ornithopodioidis* LOISEL 1976
- . *Schoeno nigricantis* *Plantaginetum crassifoliae* BR.-BL. 1931
- . *Sedo albi* *Arabidetum vernae* BR.-BL. (1951) 1952
- . *Serapio neglectae* *Oenanthetum lachenalii typicum* BARBERO 1967
- . *S.n. O.l. isoetosum hystricis* BARBERO 1967
- . *Spiranθο oestivalis* *Anagallidetum tenellae* AUBERT et LOISEL 1971
- . *Teesdalia nudicaulis* *Corynephorretum canescentis alyssetosum calycini* AUBERT et LOISEL 1971
- . *T.n. C.c. rumicetosum acetosellae* AUBERT et LOISEL 1971
- . *Trifolietum cherlero-bocconeii* AUBERT et LOISEL 1971
- . *Trifolietum scabro-tomentosi* AUBERT et LOISEL 1971
- . *Trifolio angustifolii* *Hyparrhenietum hirta-pubescentis typicum* L.1970
- . *T.a. H.h.-p. brachypodietosum ramosi* LOISEL 1970
- . *Vulpio ligusticae* *Airetum cuparianae typicum* AUBERT ET LOISEL 1971
- . *V.l. A.c. airetosum cuparianae* LOISEL 1976

12233. Groupements de matorrals calcicoles

- . *Aphyllantho monspeliensis* *Genistetum hispanicae* ARCH. et all. 1970
- . *Genistetum lobelii typicum* (MOL. 1934) MOL. et ARCHILOQUE 1967
- . *G.l.* variante à *Ptilotrichum spinosum* LOISEL 1976
- . *Helianthemo lavandulifolii* *Ericetum multiflorae typicum* MOL. 1934
- . *H.l. E.m.* variante à *Convolvulus lanuginosi* LOISEL 1976
- . *H.l. E.m.* variante orientale appauvrie LOISEL 1976
- . Junipéraie à *Juniperus oxycedrus* MOLINIER 1958
- . Junipéraie à *Juniperus phoenicea* MOLINIER 1958
- . (Gr. des) *Rosmarinetalia* dérivés des chênaies vertes à buis L.1976
- . *Rosmarino officinalis* *Lithospermetum fruticosi typicum* BR.-BL. 1924
- . *R.o. L.fr. luxetosum sempervirentis* LOISEL 1976
- . *R.o. Staehelinetum dubiae typicum* MOLINIER 1967
- . *R.o. S.d.* variante à buis LOISEL 1976
- . *Staehelino dubiae* *Dorycnietum suffruticosi* TOMASELLI 1949

12234. Groupements de matorrals calcifuges

- . Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius* peu indiv. L.1976
- . Cistaies à *C.m.*, *C.s.* et *Myrtus communis* LOISEL 1976
- . Cistaies à *C.m.* et *C.s.* des *Calluno-Ulicetea* LOISEL 1976
- . Cistaies à *C.m.* et *C.s.* issues des *Quercetea ilicis* acid. L. 1976
- . *Cistetum crispum* LOISEL 1971
- . *Cistetum ladaniferum* LOISEL 1971
- . *Erico scopariae* *Genistetum pilosae* OBERDORFER et HOFFMAN 1967
- . *pinetosum mesogeensis* AUBERT, BARBERO et LOISEL 1971
- . *Helichryso stoechidis* *Cistetum albidum* LOISEL 1971
- . Maquis thermophile à *Calluna vulgaris* AUB., BARB. et LOIS. 1971

12235. Formations préforestières sclérophylles

- . *Calycotomo spinosae Myrtetum communis* GUINOCHET 1944
- . *Oleo europaeae Pistacietum lentisci typicum* (MOL. (1936) 1954 p.p.) LOISEL 1976
- . *O.e. P.l. euphorbietosum dendroïdis* LAPRAZ 1970
- . *Pistacio lentisci Rhamnetum alaterni* O.DE BOLOS 1970
- . *Quercetum cocciferae typicum* BR.-BL. 1924
- . *Q.c. buxetosum sempervirentis* LOISEL 1976
- . *Q.c. pistacietosum lentisci* LOISEL 1976
- . *Quercu ilicis Pinetum halepensis* sur calcaire LOISEL 1976
- . *Q.i. P.h.* sur silice LOISEL 1971
- . *Q.i. P.h. juniperetosum lyciae (Juniperetum lyciae* (MOL. 1953) O.DE BOLOS 1967 p.p.) LOISEL 1976
- . *Q.i. P.h. oleo europaeae pistacietosum lentisci (Oleo-Lentiscetum provinciale* (MOL. (1934) 1954 p.p.) LOISEL 1976

12236. Formations forestières sclérophylles *sensu lato*

- . *Asplenio onopteris Quercetum ilicis typicum* RIV. G. et M. 1974
- . *A.o Q.i. quercetosum pubescentis* LOISEL 1976
- . *Epipactido microphyllae Quercetum ilicis* BARBERO et LOISEL 1982
- . *Junipero phoeniceae Quercetum ilicis* (BARBERO) LOISEL 1976
- . *Lathyro latifolii Quercetum pubescentis* (BARBERO, GRUBER, LOISEL) LOISEL 1976
- . *Lauro nobilis Quercetum ilicis* BARBERO et LOISEL 1982
- . Mimosae à *Acacia dealbata* LOISEL 1976
- . *Orno-Quercetum ilicis* HORVATIC 1953
- . *Quercu suberis Cytisetum monspessulani typicum* LOISEL 1971
- . *Q.s. C.m. myrtetosum communis* LOISEL 1971
- . *Q.s. C.m. quercetosum pubescentis* LOISEL 1971
- . *Q.s. Genistetum linifoliae* LOISEL 1971
- . *Viburno tini Quercetum ilicis typicum* RIV. G. et RIV. M. 1974
- . *V.t. Q.i. buxetosum sempervirentis* LOISEL 1976
- . *V.t. Q.i. pistacietosum terebinthi* BR.-BL. 1952

12237. Formations préforestières caducifoliées

- . *Arundino donacis Narcissetum tazettae* (MOLINIER) LOISEL 1976
- . Formation à *Viburnum tinus* et *Crataegus monogyna* LOISEL 1976
- . *Rubo ulmifolii Coriarietum myrtifoliae typicum* O.DE BOLOS 1954
- . *R.u. C.m. corylo avellanae ulmetosum campestre* LOISEL 1976
- . *R.u. C.m. ostryetosum carpiniifoliae* O.DE BOLOS 1970
- . *Spartio juncei Clematidetum vitalbae typicum* (OZENDA) LOISEL 1976
- . *Sp.j. Cl.v.* variante à *Coriaria myrtifolia* LOISEL 1976
- . *Sp.j. Cl.v.* variante à *Cornus sanguinea* LOISEL 1976
- . *Sp.j. Cl.v.* variante à *Paliurus australis* LOISEL 1976

12238. Formations forestières caducifoliées

- . *Alno glutinosae Tilietum cordati typicum* LOISEL 1971
- . *A.gl. T.c. aspidietosum aculeati* LOISEL 1971
- . *A.gl. T.c. osmundetosum plumieri* LOISEL 1971
- . Châtaigneraies de substitution LOISEL 1971
- . *Euphorbio dulcis Carpinetum betuli typicum* BARBERO et LOISEL 1970
- . *E.d. C.b. muscarietosum botryoïdis* BARBERO et LOISEL 1970
- . *E.d. C.b. quercetosum cerridis* BARBERO et LOISEL 1970
- . *Quercu pubescentis Vicio barbazitae Caricetum depauperatae* LOISEL et MERCURIN 1972

12239. Ripisylves méditerranéennes

- . *Populetum albae typicum* (BR.-BL. 1931) TCHOU 1947
- . *P.a. salicetosum* MOLINIER et TALLON 1950
- . *P.a. ulmetosum campestris* MOLINIER et TALLON 1950
- . *Rubus ulmifolii* *Nerietum oleandri* O.DE BOLOS 1956

123. Groupements animaux terrestres

La Thèse de L.BIGOT 1965 décrit les populations d'invertébrés de la sansouire camarguaise, par référence aux associations végétales suivantes :

- . *Anthrocnetum glauci* BR.-BL. 1928
- . *Brachypodietum phoenicoïdis* BR.-BL. 1924
- . *Salicornietum fruticosae* BR.-BL. 1931
- . Associations groupées dans l'alliance du *Thero-Brachypodion*
BR.-BL. 1931

Ce travail constitue une notable avancée biocénotique, puisqu'il intègre une fraction importante de la faune à des groupements définis du point de vue phytosociologique.

o o
o

2

RELATION ENTRE LA SUPERFICIE D'ECHANTILLONS DE BIOCENOSES ET LE NOMBRE D'ESPECES DE PRODUCTEURS

2. RELATION ENTRE LA SUPERFICIE D'ECHANTILLONS DE BIOCENOSSES ET LE NOMBRE D'ESPECES DE PRODUCTEURS

21. SIGNIFICATION DE CE TYPE DE RELATION

211. Signification dans le cas général

Un certain nombre de relations de même forme se nouent entre deux variables quantifiées qui s'inscrivent dans des rubriques différentes :

- . d'une part une variable déterministe Y, appréhendée en première instance au titre d'effet et recouvrant une notion de "richesse biologique". Il peut s'agir d'un nombre d'individus de même espèce ou d'un nombre d'espèces réunies dans un même ensemble (même unité sociologique ou bien même niveau trophique, même type biologique, même unité taxinomique ...)

- . d'autre part une variable spatiale X qui n'est ni cause, ni effet, bien entendu. Ce peut être le temps, une longueur de transect, une superficie, un volume. Cette variable s'exprime, soit par une mesure physique accompagnée d'une unité, soit par un nombre de sections (périodes ou parcelles) égales ou considérées comme équivalentes selon certains critères qui doivent être clairement énoncés.

Deux exemples bien différents suggéreront la diversité des cas :

- . évolution de l'effectif des individus d'une même espèce en fonction du temps, dans un même biotope et sur une surface constante, dans le cadre de la dynamique des populations ;

- . évolution de l'effectif des individus d'une association végétale en fonction de la surface, dans un même type de biotope et à une date donnée.

Dans les deux cas la méthodologie est comparable. Le traitement statistique et la modélisation algébrique donnent des courbes de même allure : talus pentu, inflexion souple et plateau. $\Delta Y/\Delta X$ diminue quand X augmente. Cet effet de freinage au sens algébrique traduit un freinage concret imposé par le milieu vivant et non vivant ; en effet il dépend à la fois de l'adaptation inégale des organismes à l'offre du milieu physique et de la concurrence interspécifique ou intraspécifique. C'est pourquoi, alors que la relation décrite $Y = f(X)$ n'inclut pas à première vue de variable causale, elle en prépare l'identification.

212. Signification dans le cas particulier

La variable-effet Y représente le nombre d'espèces chlorophylliennes macroscopiques. La variable spatiale X représente un nombre de relevés au sein d'une même association. Trois cas sont à distinguer selon les sources mises à contribution. Du fait de leur diversité, ils peuvent sembler irréductibles à un même thème, mais ils conduisent à des lectures et à des interprétations convergentes :

- . Pour 80 groupements végétaux du Sud-Est méditerranéen français (R.LOISEL cf § 1223), les relevés - au nombre de 5 au minimum - sont dispersés dans des localités relativement éloignées d'une même région. Ils peuvent être considérés cependant comme sociologiquement homogènes, car l'amalgame de sous-associations distinctes a été évité au cours du traitement. Les surfaces des parcelles ne sont pas standard mais équivalentes, chacune étant définie par cette limite empirique que l'on recherche sur le terrain et qu'il est convenu de nommer "aire minimale d'association". La courbe cumulative qui représente la relation entre le nombre d'espèces et le nombre de relevés permet d'estimer la richesse potentielle de l'association au niveau régional.

. Pour 5 groupements infralittoraux (P.VIGNES et coll. cf § 121), les relevés - au nombre de 4 au minimum - sont dispersés dans des localités plus ou moins éloignées (petits ports de la côte varoise). Ils sont cependant considérés comme sociologiquement homogènes, les faciès n'ayant pas été promus au rang de sous-associations. Les surfaces des parcelles sont toutes de 625 cm². La courbe cumulative qui représente la relation entre le nombre d'espèces et le nombre de relevés (ou la superficie) permet aussi d'estimer la richesse potentielle de l'association au niveau régional.

. Pour 2 fruticées, maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore (P.VIGNES cf § 1221), de nombreux relevés contigus ont été répétés pendant plusieurs années dans deux localités, sur des parcelles égales de 16 m². La courbe cumulative qui représente la relation entre nombre d'espèces et nombre de relevés (ou superficie) permet d'estimer la richesse potentielle de l'association au niveau local. Cette représentation classique est nommée improprement "courbe aire-espèces".

22. METHODOLOGIE

Le traitement statistique et la modélisation algébrique reposent sur des méthodes choisies parmi d'autres en raison de leur plus grande légitimité ou de leurs performances. La discussion s'appuiera sur un seul et même exemple d'autant plus acceptable qu'il est détaché d'une banque de données réelles. Il réunit 28 espèces (E1 à E28) d'un même groupement, présentes (+) ou non (.) dans 8 relevés (R1 à R8), chacune ayant une fréquence F (sur 8).

	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	F
E1	+	+	+	+	+	+	+	+	8
E2	.	.	+	+	.	+	.	.	3
E3	.	.	+	+	+	.	.	+	4
E4	.	.	.	+	+	+	.	.	3
E5	+	+	+	+	+	+	+	+	8
E6	.	+	.	.	+	.	+	+	4
E7	.	+	+	+	+	.	+	+	6
E8	+	.	.	.	+	.	+	.	3
E9	+	.	+	+	3
E10	+	+	+	+	+	+	+	+	8
E11	+	+	+	+	.	.	+	.	5
E12	+	.	.	.	1
E13	+	+	+	+	+	+	+	+	8
E14	.	+	.	+	+	.	.	+	4
E15	+	.	+	+	+	+	+	.	6
E16	+	+	+	+	+	+	.	+	7
E17	.	.	+	.	+	+	+	.	4
E18	.	+	.	.	+	.	+	+	4
E19	+	+	+	+	+	+	+	+	8
E20	+	1
E21	+	+	+	+	+	+	+	+	8
E22	+	.	+	+	+	+	+	.	6
E23	+	+	+	+	+	+	.	+	7
E24	+	+	.	2
E25	.	.	+	+	+	+	+	.	5
E26	+	.	+	2
E27	+	.	.	+	+	+	+	+	6
E28	+	.	+	+	.	+	+	+	6

De ce tableau analytique sont tirés le tableau synthétique et le graphique correspondant présentés sur la planche ci-contre.

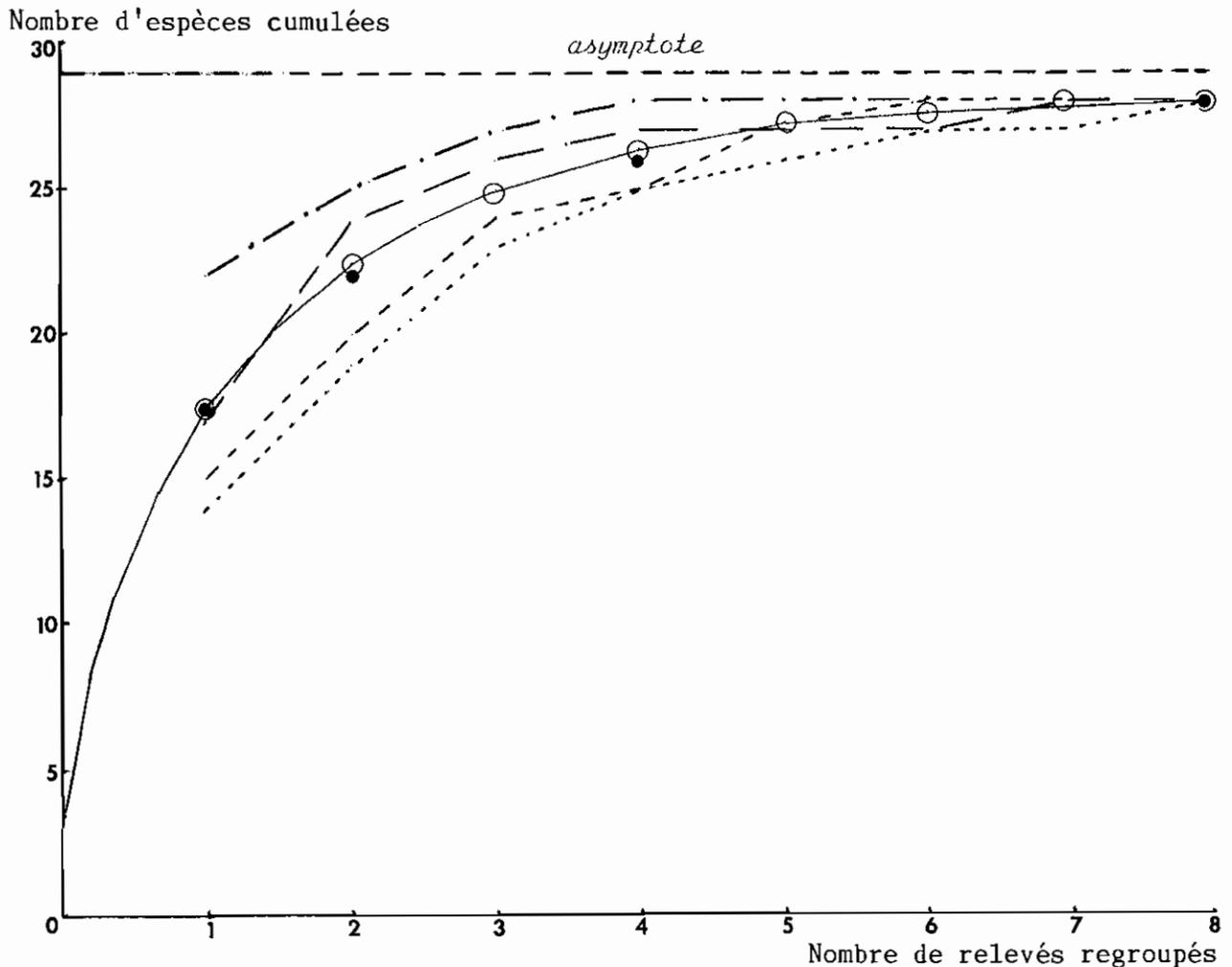
RELATION SUPERFICIE / NOMBRE D'ESPECES
EXEMPLE DE TRAITEMENTS STATISTIQUES ET DE MODELISATION

Dans le cas d'un groupement connu de 28 espèces dans 8 relevés, nombre moyen d'espèces cumulées par sous-ensembles de N relevés, calculé selon diverses méthodes ou divers modes de regroupement des relevés (A à H)

	A	B	C	D	E	F	G	H
1	15	17	14	22	17.50	17.50	17.50	17.54
2	20	24	19	25	22.25	22.54	22.54	22.58
3	24	26	23	27	?	24.93	24.93	24.94
4	25	27	25	28	26.00	26.21	26.21	26.22
5	27	27	26	28	?	26.96	26.96	26.98
6	28	27	27	28	?	27.43	27.43	27.46
7	28	28	27	28	?	27.75	27.75	27.78
8	28	28	28	28	28.00	28.00	28.00	28.00

Traitement statistique du tableau de données par colonnes

- . Cumul simple, séquence de relevés 12345678 A - - - - -
 - . Cumul simple, séquence de relevés 87654321 B — — — —
 - . Cumul simple, séquence de relevés 28173465 C ········
 - . Cumul simple, séquence de relevés 51623478 D - · - · - ·
 - . Cumul moyen partiel E ● ● ● ●
 - . Cumul moyen généralisé F) ○ ○ ○ ○
- Traitement statistique du tableau par lignes
Modélisation algébrique (adéquation 0.999) H —————



221. Traitement statistique

Quel est la valeur expérimentale de la richesse floristique dans des sous-ensembles de relevés qui vont croissant ?

2211. Traitement du tableau analytique par colonnes

Chaque relevé (une colonne) est considéré dans son intégralité alors que la répartition de chaque espèce (une ligne) est désintégrée.

22111. Cumul simple

Les relevés étant pris en compte dans un certain ordre, on dénombre les espèces présentes dans le premier, les deux premiers, les trois premiers etc. Le cheminement suivi n'est pas indifférent et pèse fortement sur les résultats. Ainsi les traitements A et B respectent l'ordre de numérotation des relevés, mais avec deux options symétriques pour le sens de lecture. Or le nombre d'espèces pour 2 relevés est de 20 dans un cas et de 24 dans l'autre. Cet écart est inadmissible pour une caractérisation des tendances de l'association. En effet, même si la séquence s'inspire d'un alignement en chapelet des relevés sur le terrain, celui-ci n'est pas polarisé. Que dire alors du rang d'entrée purement arbitraire de relevés qui seraient contigus en damier ou encore dispersés en désordre ? Ainsi obtenus, les traitements C et D accroissent la distorsion constatée précédemment.

Certains auteurs se contentent de l'exploration statistique d'une séquence, soit sur le terrain, soit lorsqu'ils mettent en forme leur banque de données. C'est alors qu'ils croient découvrir une limite. A partir de l'exemple choisi, ils la situeraient à 6 relevés avec la séquence A, à 7 relevés avec la séquence B, à 4 relevés avec la séquence D ; la séquence C, par contre, les laisserait dans le doute. Il est incontestablement nécessaire de se protéger d'accidents aussi flagrants. La méthode suivante les atténue sensiblement.

22112. Cumul moyen partiel

Dans le tableau donné en exemple, les relevés sont en nombre pair. On peut les jumeler comme suit :

relevés 1 et 2 : 20 espèces
relevés 3 et 4 : 20 espèces
relevés 5 et 6 : 25 espèces
relevés 7 et 8 : 24 espèces

L'effectif moyen pour 4 paires de relevés est de 22.25 espèces.

Une première critique vient à l'esprit à partir d'une remarque simple. Les relevés 1 et 2, riches en moyenne de 14.5 espèces, en cumulent autant que les relevés 3 et 4, riches en moyenne de 18 espèces. Ceci démontre que les relevés 3 et 4 ont plus d'affinités entre eux que les relevés 1 et 2. Cet effet de masque serait un moyen parmi d'autres d'identifier au sein d'une association des microfaciès discrets. Mais tel n'est pas l'objet de cette étude dont l'intention générale est de globaliser et non de morceler. Toujours en conséquence du fait qu'un relevé peut en cacher un autre, les effectifs par groupe de relevés tendent à rester légèrement sous-estimés.

Une deuxième critique tient au fait qu'une majorité de sous-ensembles virtuels de relevés échappe au traitement : tous ceux ne correspondant pas à un diviseur entier du nombre total de relevés.

Dans l'exemple choisi, on ne connaîtra l'effectif moyen que pour des sous-ensembles de 1, 2, 4 et 8 relevés. A partir d'un tableau de 24 relevés, on calculerait l'effectif moyen de 8 sous-ensembles, respectivement de 1, 2, 3, 4, 6, 8, 12 et 24 relevés. Proportionnellement, cela correspond à une densité de résultats moindre que pour l'exemple à 8 relevés, avec une plus longue enjambée dans le vide (de l'abscisse 12 à l'abscisse 24). Cependant un graphique à 8 points offre déjà un bon tremplin à une courbe modélisée. Malheureusement la plupart des tableaux d'association sont inadaptés à ce mode de traitement. Il faut donc sauvegarder le bénéfice de ce procédé et même radicaliser l'aspect le plus positif (gommage des accidents statistiques), tout en échappant à des contraintes arithmétiques dérisoires.

22113. Cumul moyen généralisé

Pour chaque catégorie de sous-ensembles numériques de relevés, toutes les combinaisons possibles sont tentées, avec pas variable et permutation circulaire. Toujours à partir du même tableau de référence, voici les effectifs cumulés pour les sous-ensembles de 2 relevés :

Pas de 1	Pas de 2	Pas de 3	Pas de 4
rel.1 et 2 : 20	rel.1 et 3 : 20	rel.1 et 4 : 21	rel.1 et 5 : 25
rel.2 et 3 : 21	rel.2 et 4 : 22	rel.2 et 5 : 24	rel.2 et 6 : 23
rel.3 et 4 : 20	rel.3 et 5 : 25	rel.3 et 6 : 20	rel.3 et 7 : 23
rel.4 et 5 : 25	rel.4 et 6 : 21	rel.4 et 7 : 25	rel.4 et 8 : 23
rel.5 et 6 : 25	rel.5 et 7 : 25	rel.5 et 8 : 24	
rel.6 et 7 : 24	rel.6 et 8 : 23	rel.6 et 1 : 20	
rel.7 et 8 : 24	rel.7 et 1 : 21	rel.7 et 2 : 23	
rel.8 et 1 : 22	rel.8 et 2 : 19	rel.8 et 3 : 23	

La suite de la colonne "pas de 4", les colonnes virtuelles avec pas de 5, 6 ou 7, restitueraient des appariements déjà inscrits. La moyenne des 28 couples retenus donne, à 4 décimales, 22.5357 espèces. Cette précision inhabituelle ne se justifie ici qu'aux fins de comparaison avec le traitement qui suivra. En termes probabilistes, cette approche est la meilleure. Elle gomme les linkages entre relevés affines et traduit l'état moyen de l'association. L'inconvénient de ce traitement, si on le veut rigoureux, réside dans la lourdeur de l'exécution. Pour 32 relevés, les différentes possibilités de regroupements par trois s'élèvent à plus de 6000 ! Bien entendu, le brassage généralisé et la digestion des données sont opérés par l'ordinateur dans des délais très courts. Mais le logiciel ne devient opérationnel qu'après mise en mémoire de toutes les données, au nombre de 224 dans le modeste exemple fourni ici, mais souvent de plusieurs milliers dans la réalité. Longue et fastidieuse, la dictée comporte un risque non négligeable d'erreurs. Il est donc opportun de mettre en oeuvre une méthode légère aboutissant exactement aux mêmes résultats.

2212. Traitement du tableau analytique par lignes

Chaque répartition d'espèce (une ligne) est considérée dans son intégralité alors que chaque relevé (une colonne) est désintégré. Une espèce donnée de rang Z est présente dans Q relevés, parmi un total de R relevés. La probabilité de présence de cette espèce dans X relevés est :

$$P_{Z,X} = P_{Z,(X-1)} * (1 - Q/(R - X + 1)) + Q/(R - X + 1)$$

DONNÉES EXPERIMENTALES POUR LA RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVÉS ET NOMBRE D'ESPÈCES

* ** ***	Nombre d'espèces présentes chacune dans X relevés																											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
A1	4	45	31	9	4	1																						
A2	15	87	30	19	9	5	8	2	4	3	3	1	1	0	0	1	1											
A3	12	83	30	20	13	7	3	2	4	1	0	2	0	1														
B1	9	73	30	13	13	8	3	2	1	2	1																	
B2	6	61	28	16	4	9	1	3																				
C1	22	44	7	5	4	2	3	0	3	0	1	0	1	1	0	2	5	0	0	0	2	5	0	3				
C2	20	41	8	5	1	1	2	1	1	0	5	2	0	1	2	3	1	1	1	3	1	2						
C3	20	36	7	3	1	2	0	4	0	1	2	1	1	3	1	0	1	1	3	0	1	4						
C4	20	42	9	0	3	2	3	2	2	1	0	1	1	2	1	0	2	1	2	3	3	4						
D1	25	41	6	2	2	0	4	3	0	2	1	1	1	1	2	0	4	0	1	2	1	1	1	0	4	0	2	
D2	22	37	5	1	2	4	2	2	1	1	2	1	1	0	0	1	3	0	1	3	2	1	2	2				
D3	20	41	4	3	3	5	1	1	1	1	2	1	4	0	2	1	2	2	1	3	1	3						
D4	18	37	3	3	4	2	0	0	1	3	4	0	3	3	0	3	2	4	1	1								
E1	21	28	5	3	1	1	0	0	3	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	3	3	2					
E2	20	29	7	1	0	0	1	0	0	0	1	1	4	1	0	2	2	1	2	3	1	2						
E3	20	28	3	3	2	0	1	2	1	2	0	0	1	0	0	2	0	1	2	1	3	4						
E4	35	29	5	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0
F1	18	23	2	0	1	1	0	1	0	3	0	1	0	2	1	0	3	3	1	4								
F2	12	22	1	1	1	2	1	0	3	0	3	3	3	4														
F3	18	23	0	1	0	1	2	0	0	1	3	2	1	0	2	1	0	2	1	0	2	3	4					
G1	18	38	11	5	5	4	4	3	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1								
G2	16	63	13	7	12	6	5	5	4	3	0	2	0	3	0	0	2	1										
G3	16	70	10	12	12	10	8	3	2	3	4	2	1	0	1	0	1	1										
H1	9	37	7	5	7	4	3	2	4	3	2																	
H2	6	44	9	8	13	7	6	1																				
I1	9	57	30	13	4	4	0	2	1	2	1																	
I2	8	45	21	10	5	4	1	2	0	2																		
I3	9	56	22	14	7	6	3	2	1	0	1																	
I4	13	22	7	4	3	3	1	0	1	0	1	0	1	1	0													
I5	15	39	7	5	10	5	3	1	1	2	0	3	0	1	1	0	0											
J1	12	55	17	8	3	4	6	4	8	2	0	1	0	2														
J2	12	84	21	13	11	3	7	5	6	3	1	2	2	0														
J3	10	41	9	13	6	2	4	4	1	1	0	0																
J4	6	108	41	30	17	14	4	2																				
J5	12	86	20	14	15	7	6	7	5	2	4	4	2	0														
K1	15	66	12	12	6	9	2	8	1	4	1	8	0	2	0	0	1											
K2	15	72	12	9	14	8	9	3	4	3	0	1	2	1	4	1	1											
K3	6	73	26	21	9	9	4	4																				
K4	25	81	6	12	4	7	10	7	4	6	5	2	0	6	2	0	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	2	1
K5	15	68	12	11	9	4	6	6	5	2	4	2	2	1	1	2	1											
L1	10	97	21	26	11	10	15	5	4	4	1	0																
L2	9	60	16	11	9	9	4	1	2	5	3																	
L3	8	34	10	7	4	2	4	2	2	3																		
L4	12	84	15	10	21	5	8	5	6	5	4	3	1	1														
L5	7	49	14	12	11	5	5	1	1																			
M1	16	52	2	6	11	12	6	2	2	4	2	1	1	1	1	1	0	0										
M2	10	63	13	12	9	9	7	5	4	2	3	2																
M3	17	73	7	8	14	6	17	4	5	0	6	2	2	0	0	1	0	0	1									
M4	15	99	11	13	12	7	11	11	10	10	3	5	2	1	1	1	1											
M5	12	37	4	7	7	3	4	4	1	4	1	1	0	1														

* ** ***	Nombre d'espèces présentes chacune dans X relevés																												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27		
N1	16	70	6	7	8	6	14	6	2	8	3	3	1	0	2	2	0	2											
N2	25	90	5	6	3	2	7	8	3	9	6	4	6	9	2	3	2	2	3	2	3	1	1	1	0	1	1		
N3	11	45	7	2	9	5	4	4	8	2	1	1	2																
N4	8	35	3	8	11	4	5	3	0	1																			
N5	15	51	3	5	3	6	5	8	3	6	3	1	1	3	1	1	2												
O1	15	72	16	27	8	7	2	3	3	2	0	1	0	1	1	0	1												
O2	8	39	14	13	2	4	0	3	1	2																			
O3	15	54	11	10	9	6	4	5	2	1	1	1	1	0	0	2	1												
O4	10	54	17	10	7	6	3	2	4	4	0	1																	
P1	15	105	22	15	13	14	4	17	5	3	2	1	4	0	1	1	3												
P2	16	55	9	9	6	7	7	6	1	0	1	3	1	1	0	3	0	1											
P3	20	52	7	4	7	1	4	1	2	3	2	4	5	2	3	2	1	0	2	1	0	1							
P4	15	53	6	9	6	1	6	4	4	4	3	4	2	1	1	1	1												
P5	15	59	6	8	10	3	5	4	2	2	5	6	2	3	0	1	2												
Q1	8	41	13	13	5	1	5	1	1	2																			
Q2	15	69	13	6	16	7	11	3	3	4	0	1	1	0	1	2	1												
Q3	15	36	5	11	2	4	2	1	0	1	1	2	2	1	1	2	1												
Q4	9	43	8	12	7	2	3	4	3	2	2																		
R1	10	64	15	7	8	9	10	3	4	1	3	4																	
R2	12	62	6	15	11	5	5	4	7	4	3	0	2	0															
R3	13	62	4	6	4	10	7	9	1	5	4	5	2	2	3														
S1	32	70	10	7	7	5	3	6	2	2	3	6	2	0	2	3	0	0	1	1	0	0	1	2	1	0	2	1	2
S2	9	57	17	14	8	1	3	2	4	4	4																		
S3	20	70	10	10	5	5	8	4	1	6	6	3	1	2	1	1	1	3	1	1	0	1							
S4	10	67	18	12	6	7	3	4	3	6	3	5																	
T1	6	27	9	6	3	2	2	5																					
T2	12	40	7	5	6	6	2	4	3	1	1	2	1	2															
T3	13	68	11	9	5	14	7	4	2	7	1	1	4	1	2														
U1	22	72	27	13	6	7	4	1	4	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1					
U2	15	66	24	17	2	8	3	2	1	1	0	0	2	3	1	1	1												
U3	10	66	32	9	6	4	5	3	1	1	2	3																	
U4	19	74	19	13	8	8	5	5	4	0	3	1	0	2	3	0	0	1	1	0	1								
V1	8	69	29	18	6	5	7	1	1	2																			
V2	18	71	16	16	6	6	3	3	3	3	4	4	1	2	1	0	1	0	2	0									
V3	8	62	27	10	7	5	6	4	2	1																			
V4	9	84	32	14	17	5	5	6	0	3	2																		
W1	15	34	8	5	6	2	2	2	1	0	4	1	1	0	1	0	1												
W2	15	73	11	16	13	7	5	4	4	2	6	1	1	1	1	0	1												
W3	23	69	10	7	6	6	8	5	6	1	2	5	0	1	1	2	1	1	3	2	1	0	0	0	1				
X1	15	73	9	10	6	12	5	13	4	4	3	2	0	1	2	1	1												
X2	8	45	7	8	5	6	6	4	7	2																			
X3	7	34	5	6	7	5	3	6	3																				
xx	20	42	2	4	11	1	1	1	0	5	1	2	2	0	3	2	0	1	2	2	1	1							
xy	6	24	6	6	5	2	2	3																					
Y1	7	78	28	15	8	10	7	4	6																				
Y2	10	65	15	11	11	11	4	4	5	2	0	2																	
Y3	6	79	25	17	9	9	9	10																					
Z1	24	100	4	2	13	11	8	11	6	7	1	3	3	3	3	1	4	3	4	3	2	3	1	1	1	2			
Z2	14	46	4	4	3	5	7	4	1	2	1	1	2	6	2	4													
zz	10	70	19	15	13	4	8	6	1	2	1	1																	

* groupement végétal : même nomenclature alphanumérique que sur les planches 9 à 13 avec en plus :
 xx formation à *Viburnum tinus* & *Crataegus monogyna*, xy *Auruncino donacis Narcissetum tazettae*,
 zz *Rubus ulmifolii Nerietum oleandri*) - ** nombre de relevés - *** nombre d'espèces recensées
 N.B. : Deux lignes sont incomplètes ; en F4 ajouter 1 1 1 1 0 1 3 3 et en S1 ajouter 0 0 0 1

Il s'agit d'un calcul par récurrence, la valeur de $P_{Z,X}$ découlant de celle de $P_{Z,(X-1)}$ et ainsi de suite. Le maximum est :

$$P_{Z,X} = 1 \quad \text{pour } X > R-Q$$

Le nombre le plus probable d'espèces dans X relevés est la somme des probabilités de présence des E espèces :

$$Y = \sum_{Z=1}^{Z=E} (P_{Z,X})$$

Dans l'exemple choisi, l'espèce 2 qui est présente dans 3 relevés sur 8 a une probabilité de présence qui est :

$$\text{pour 1 relevé } P_{2,1} = 3/8 \dots\dots\dots = 0.375$$

$$\text{pour 2 relevés } P_{2,2} = 3/8 * (1-3/(8-2+1)) + 3/(8-2+1) = 0.643$$

Le nombre le plus probable d'espèces dans 2 relevés est 22.5357, soit exactement le même que celui obtenu précédemment par la méthode du cumul moyen généralisé. Mais le dernier procédé de calcul nécessite seulement l'entrée de E données, non mémorisées, digérées au fur et à mesure à grande vitesse, et non plus l'implantation de E * R données, stockées en mémoire et digérées laborieusement. Le procédé d'exploitation de la grille de données par lignes a donc emporté la préférence. Il faut admettre cependant qu'il postule deux comportements nullement certains des végétaux : la dispersion uniforme de chaque espèce au sein de l'association, selon une texture "particulaire" et non "glomérulaire" ; l'absence de "linkage" entre espèces, celui-ci n'étant d'ailleurs envisageable qu'avec le deuxième terme de l'alternative précédente. La planche 6 réunit toutes les données nécessaires pour ce traitement.

222. Modélisation

Plusieurs fonctions algébriques entraînent des représentations graphiques qui ressemblent aux courbes expérimentales de la relation "superficie / nombre d'espèces", du moins en apparence. Quand X croît, Y croît aussi, d'abord rapidement, puis de plus en plus lentement. Il y a freinage.

2221. La fonction puissance

On peut écrire dans un premier temps l'équation de droite suivante :

$$\text{Log}(Y) = \alpha * \text{Log}(X) + \beta$$

On en déduit les expressions suivantes de Y, la première conservant les mêmes paramètres, la seconde les renouvelant par simplification :

$$Y = X^\alpha * e^\beta \quad \text{ou bien } Y = a * X^b$$

. Conditions d'application : $X \geq 0$ $a > 0$ $b < 1$

. Caractéristiques mathématiques : quand $X=0$, $Y=0$; quand $X \rightarrow \infty$, $Y \rightarrow \infty$.

Or la deuxième propriété est contestable et la première est fautive à coup sûr. La probabilité de présence d'espèces à la verticale d'un point (surface nulle) est positive comme la probabilité de présence d'un atome en un point de l'espace (volume nul). Ce paradoxe sera discuté en temps utile.

2222. La fonction logarithme

$$Y = a * \text{Log}(X + b) + c$$

. Conditions d'application : $X \geq 0$ $a > 0$

. Caractéristiques mathématiques : quand $X = 0$, Y peut être égal ou supérieur à 0 ; quand $X \rightarrow \infty$, $Y \rightarrow \infty$.

Travaillant sur la chênaie pubescente, J.LEPART 1984 obtient pour la "courbe de richesse spécifique cumulée" (prenant en compte tous ses relevés) une adéquation de 0.987 avec le modèle puissance et qui s'élève à 0.999 avec le modèle logarithme. C'est certainement le choix de ces deux modèles qui amène J.LEPART à formuler l'opinion suivante : "l'analyse des courbes de richesse cumulée ne permet pas de mettre en évidence l'existence d'un plafonnement dans le nombre d'espèces recensées ; il continue au contraire à augmenter régulièrement en fonction du nombre de relevés ...". Pour la raison déjà invoquée à propos de la fonction puissance, je ne partage pas cette opinion.

2223. Le modèle monomoléculaire de LEBRETON et MILLIER 1982

$$Y = c - (c - Y_0) * e^{aX}$$

. Conditions d'application : $X \geq 0$ $Y > 0$

. Caractéristiques mathématiques : quand $X = 0$, Y peut être égal ou supérieur à 0 (si $Y_0 = 0$, alors $Y = c * (1 - e^{aX})$ qui a pour dérivée $\Delta Y / \Delta X = a * (Y - c)$. Mais Y_0 est toujours supérieur à zéro pour les auteurs qui emploient ce modèle à propos de l'accroissement d'effectifs de populations au cours du temps. Quand $X \rightarrow \infty$, $Y \rightarrow \infty$.

Ce modèle semble séduisant, bien que la voie de recherche évoquée ici ne soit pas la même que la mienne. Il est souvent pertinent (cf notamment chapitre 5) de confirmer une règle quand on permute les points de l'énoncé relatifs à l'espace et au temps. Dans les travaux de LEBRETON et MILLIER, le temps s'accroît, mais il y a unité de lieu. Pour nous, dans le cadre de la relation entre diversité spécifique d'une association et nombre de relevés, l'espace croît, mais il y a unité de temps (absence d'espèces nouvelles apparaissant dans le flux de l'Evolution). C'est ce qui peut le plus accréditer l'hypothèse d'un inventaire maximal fini.

Pourtant, malgré la validité du modèle monomoléculaire, l'obligation de connaître Y_0 *a priori*, avec précision et de manière indiscutable, le rend inutilisable. En effet les tableaux de relevés que j'exploite n'indiquent pas le nombre-limite d'espèces pour une surface nulle. Toute une méthodologie de terrain nouvelle et délicate serait à promouvoir pour fonder expérimentalement cette valeur. Pour nous Y_0 se déduira, non sans une extrême prudence, de l'application du modèle suivant.

2224. La fonction du second degré de P.VIGNES 1980

Ce serait une banale fonction $Y = a * Z^2 + b * Z + c$ si Z n'était lui-même une sous-fonction $Z = 1 / (X + k)$. L'expression développée est en fait :

$$Y = a / (X + k)^2 + b / (X + k) + c$$

. Conditions d'application : $X \geq 0$

. Caractéristiques mathématiques : quand $X = 0$, $Y = a/k^2 + b/k + c$ et peut être inférieur, égal, ou supérieur à 0 (les valeurs négatives, comme les valeurs positives excessives, étant biologiquement absurdes, cela va de soi) ; quand $X \rightarrow \infty$, $Y \rightarrow c$.

D'un point de vue tactique, la courbe de cette fonction s'appuie sur trois points expérimentaux d'abscisses l, S et R (R est le nombre total de relevés et S l'entier le plus proche de R/3). Le choix de ces trois points se justifie comme suit. Les points d'abscisses l et R représentent les extrémités du champ exploré et leurs ordonnées Y_l et Y_R ne sont pas sujettes à caution puisque les différentes approches statistiques les corroborent. Le point d'abscisse S représente une pile de soutènement intermédiaire pour la courbe. Son décentrage vers la gauche sépare deux arches inégales, la première plus courte étant aussi la plus cintrée. Des tentatives de modélisation parallèles avec des logiciels ne différant que par le choix du point d'appui expérimental intermédiaire ont montré que le point d'abscisse S assurait la meilleure adéquation globale.*

Le calcul des paramètres a, b et c, fait intervenir :

. automatiquement, trois valeurs d'ordonnées concrètes (issues du traitement statistique) : Y_l , Y_S et Y_R (présentés ci-dessus).

. automatiquement, trois paramètres intermédiaires ne servant que le temps d'opérations qu'ils contribuent à alléger :

$$F = 1/(l + k) \quad G = 1/(S + k) \quad H = 1/(R + k)$$

où figure k qui sera défini un peu plus loin. L'expression des paramètres principaux est la suivante :

$$a = ((Y_R - Y_S)/(G - H) - (Y_R - Y_l)/(F - H))/(F - G)$$

$$b = ((Y_R - Y_S) * (F + H)/(G - H) - (Y_R - Y_l) * (G + H)/(F - H))/(F - G)$$

$$c = Y_l - a/F^2 - b/F$$

. automatiquement ou manuellement selon les logiciels, mais avec tâtonnement en toute éventualité, le paramètre tenseur k qui comporte deux options : KA est la valeur de k donnant la meilleure adéquation, par la méthode des moindres carrés, entre la courbe expérimentale et la courbe modélisée. L'adéquation peut présenter un seul pic ou deux pics distincts pour des valeurs de k désignées par KA et K'A. Dans ce cas, l'exploration du "paysage des adéquations" (cf § 11213) est simple du fait que ce paysage est seulement bidimensionnel. Autre option, K_o est la valeur de k qui détermine la valeur de Y_o la plus voisine de zéro. Y_o peut s'annuler pour deux valeurs de k désignées par K_o et K'_o . Trois types de situations bien tranchées ont été observées (planche 7) :

. Cas ALPHA : Y_o est nécessairement supérieur à zéro. Il existe une seule valeur de K_o et une seule valeur de KA. Elles sont confondues.

. Cas BETA : Y_o est supérieur ou égal à zéro. Il existe une seule valeur de K_o mais deux valeurs de KA. Les trois sont distinctes.

. Cas GAMMA : Y_o admet des valeurs irrationnelles inférieures à zéro. Il existe presque toujours deux valeurs de K_o et deux valeurs de KA. Toutes sont distinctes.

La valeur de k retenue pour la modélisation est l'unique K_o dans les cas ALPHA et BETA ; dans les cas GAMMA, c'est celui des deux K_o qui emporte la meilleure adéquation. L'exemple qui a fait l'objet de divers traitements statistiques est un cas GAMMA. Les deux valeurs de k les plus intéressantes y sont :

$$K'_o = 1.483 \text{ qui donne } Y_o = 0 \text{ et } Adq = 0.9977$$

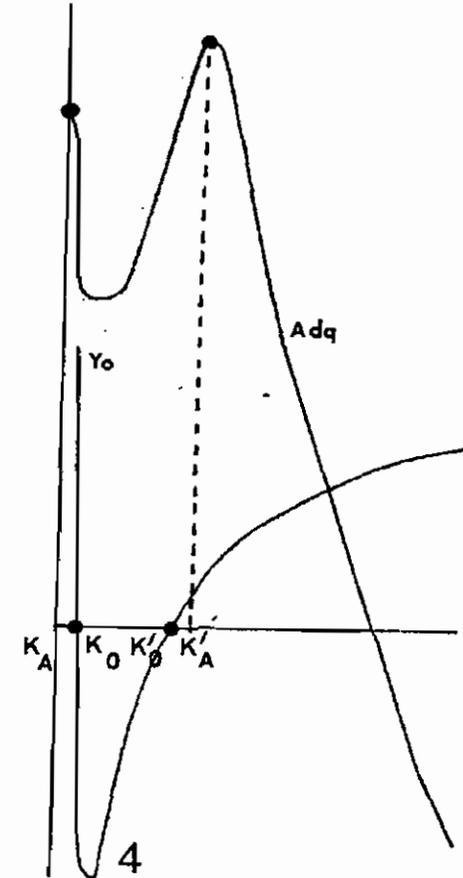
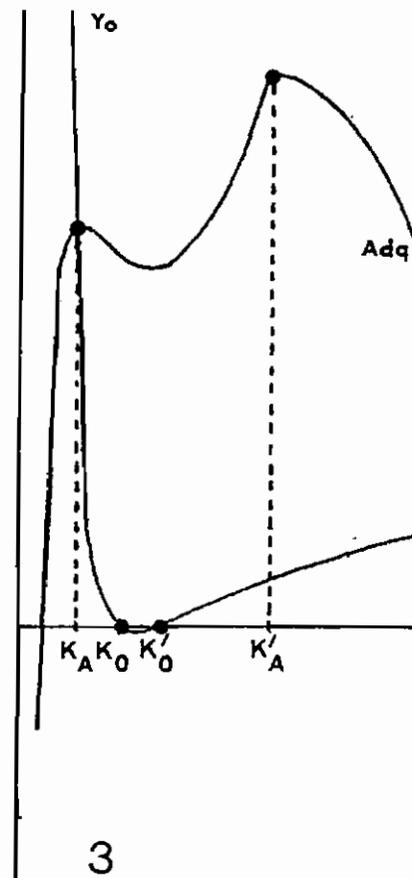
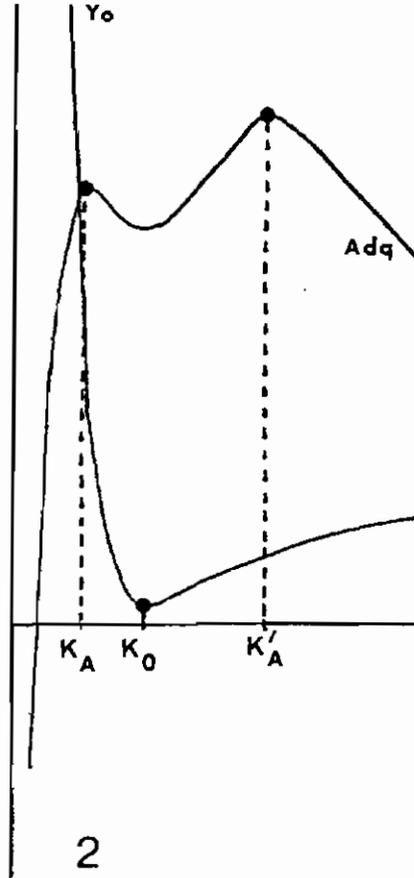
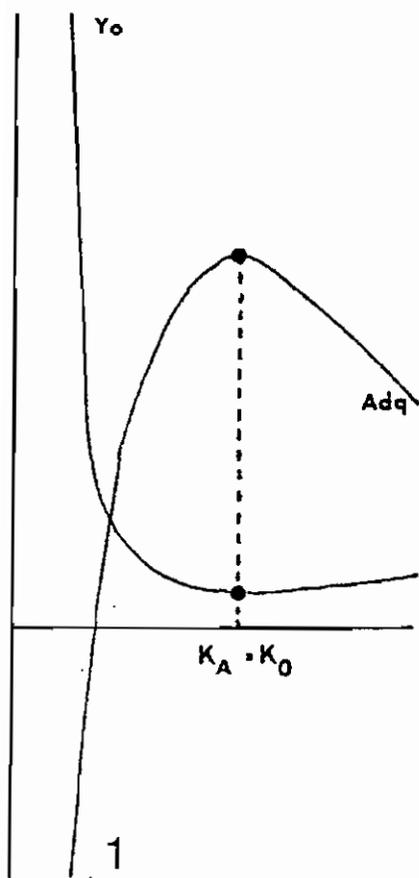
$$K'A = 2.220 \text{ qui donne } Y_o = 3.7 \text{ et } Adq = 0.9994$$

C'est à partir de la deuxième option que la modélisation a été effectuée (planche 5), à titre de démonstration exceptionnelle.

* Voir annexe 6 : logiciel "RADT".

OPTIONS DE MODELISATION
DE LA RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVES ET NOMBRE D'ESPECES

SUR L'AXE DES ABSCISSES PARAMETRE K DE 0 A 11
SUR L'AXE DES ORDONNEES ADEQUATION DE 0.976 A 1
ET NOMBRE Y_0 D'ESPECES SUR UNE SURFACE NULLE DE -14 A 34



⑦

EXEMPLE DE CAS "ALPHA"

1.-*Bufonia willkommiana* Linarietum galioidis typicum LOISEL 1968

EXEMPLE DE CAS "BETA"

2.-*Junipero phoeniceae* Quercetum ilicis (BARBERO) LOISEL 1976

EXEMPLES DE CAS "GAMMA"

3.-*Brassica robertiana* Galeopsidetum angustifoliae LOISEL 1976

4.-*Trifolietum cherlero-bocconeii* AUBERT et LOISEL 1971

223. Tendances générales après traitement statistique et modélisation

Alors que les ensembles de cas ALPHA, BETA et GAMMA, sont définis à partir des propriétés du paramètre k en cours de modélisation, une étude comparative détaillée (planche 8) les caractérise d'une manière fondamentale. Pour la plupart des variables considérées - qu'elles soient concrètes ou abstraites, expérimentales ou modélisées, simples ou synthétiques - les valeurs moyennes diffèrent nettement d'un ensemble de cas à un autre. Le plus souvent, chacune d'entre elles s'inscrit dans un gradient croissant ou décroissant pour la séquence "ALPHA-BETA-GAMMA". A cet égard, les 80 associations décrites par R.LOISEL constituent la meilleure référence, à la fois par leur nombre élevé et leur diversité exemplaire, avec les trois types de cas largement présents. A l'inverse les associations marines étudiées sont toutes d'obédience ALPHA et ne figurent que pour mémoire dans le tableau comparatif.

2231. Adéquation du modèle aux faits expérimentaux

L'adéquation moyenne est de :

0.994	pour les 100 cas
0.995	pour les 80 cas LOISEL
0.986	pour les 15 cas VIGNES 1
0.998	pour les 5 cas VIGNES 2
0.993	pour les 56 cas ALPHA
0.996	pour les 23 cas BETA
0.995	pour les 21 cas GAMMA

C'est aux cas BETA que le modèle semble particulièrement adapté. En outre, à la suite de la mise à l'essai de modèles concurrents, il est apparu que

. dans 100 % des cas, la fonction $Y = a * Z^2 + b * Z + c$ assure un excellent lissage de la courbe expérimentale, par interpolation entre les points de coordonnées $(1, Y_1)$ et (R, Y_R) .

. dans 80 % des cas environ, dont tous les cas ALPHA et BETA, une fonction abrégée du premier degré $Y = b * Z + c$ jouit d'une adéquation à la réalité biologique qui demeure très élevée et même progresse parfois.

. Une fonction $Y = d * Z^3 + a * Z^2 + b * Z + c$, plus étoffée puisque du troisième degré, conviendrait dans 50 % des cas environ dont certains sont déjà impliqués ci-dessus, tous les autres étant les cas GAMMA. Elle corrigerait certains artefacts relatifs aux ordonnées-limites de l'extrapolation, Y_0 et Y_∞ . Ce serait plus spécialement utile pour les seuls cas "réfractaires", trois parmi les cent-trois initialement envisagés, qui ne comportent pas de solution simultanément vraisemblable pour les deux bornes de l'extrapolation : si $Y_\infty \geq Y_R$, alors Y devient négatif pour des abscisses à peine supérieures à zéro. Ces trois cas ont été écartés par souci de rigueur, malgré la bonne tenue des courbes si l'on omet l'extrême début des tracés, d'une manière qui passe inaperçue.

L'unité méthodologique est préférable à une modélisation à trois vitesses, d'autant plus que la fonction du troisième degré est inutilement sophistiquée. La fonction du deuxième degré restitue correctement la presque totalité des phénomènes analysés. Les quatre paramètres qu'elle réunit, a , b , c et k , sont virtuellement réductibles à un seul - nous le verrons plus loin - et ils suffisent individuellement à rendre compte des tendances principales.

RELATION NOMBRE DE RELEVÉS / NOMBRE D'ESPECES
Caractérisation des cas A L P H A B E T A G A M M A

CAS (100)	CAS LOISEL			CAS VIGNES 1		VIGNES 2	
	ALPHA (38)	BETA (23)	GAMMA (19)	ALPHA (13)	GAMMA (2)	ALPHA (5)	
k	Minimum	1.37	1.40	0.51	1.39	0.76	4.44
	Maximum	11.05	6.30	6.16	6.24	1.27	7.08
	Moyenne alg.	4.45	3.19	2.90	4.01	1.01	6.01
a	Minimum	-4.10	-380	-854	-1.09	-33.5	-3.14
	Maximum	+2.88	+32.7	+149	+5.49	-4.16	+3.28
	Moyenne alg.	-0.15	-25.3	-317	+0.6	-18.8	0
	Id val.abs.	1.08	34.8	354	1.1	18.8	1.58
b	Minimum	-1188	-611	-495	-197	-12	-858
	Maximum	-71	-61	+72	-22	-3	-445
	Moyenne alg.	-364	-265	-118	-115	-7.5	-699
	Id val.abs.	364	215	126	115	7.5	699
c	Minimum	30.9	31.6	40.4	24.1	23.0	103.6
	Maximum	125	108	163	51.3	23.2	125.8
	Moyenne alg.	82.9	69.6	76.3	39.2	23.1	117.9
Adq	Minimum	0.985	0.991	0.980	0.969	0.996	0.992
	Maximum	0.999	1.000	1.000	0.993	0.999	0.998
	Moyenne alg.	0.995	0.996	0.995	0.985	0.998	0.996
Y _o	Minimum	0.7	0.07	0	7.5	0	1.1
	Maximum	11.0	5.3	0	14.2	0	4.8
	Moyenne alg.	4.7	2.2	0	10.7	0	2.9
Y ₁ /Y ₃ * 100	53	54	54	69	76	47	
Y ₁ /Y [∞] * 100	24	28	33	44	65	17	
Y ₂ /Y [∞] * 100	37	42	51	56	80	27	
Y ₃ /Y [∞] * 100	46	52	61	63	86	35	
M ₀ d _e /R * 100	8.7	14.2	23.0	59.6	100	10.9	
Médiane/R * 100	22.1	25.7	32.1	44.1	74.1	20.0	
N ₁ /Y _R * 100	28.2	19.0	13.7	15.5	2.5	45.2	
N ₁ /Y [∞] * 100	20.3	14.7	10.9	13.7	2.2	25.4	

"VIGNES" 1 = maquis et garrigue ; "VIGNES 2" = peuplements portuaires

2232. Signification des paramètres

. Des cas ALPHA aux cas BETA puis GAMMA, en valeur absolue, les paramètres b et k vont en diminuant sensiblement tandis que le paramètre a augmente très fortement. Par contre le paramètre c demeure indépendant de cette classification, comme le montre le chevauchement des fourchettes de valeurs. . Qu'ils évoluent globalement dans le même sens ou en sens inverse, les paramètres a, b et k, n'ont aucune corrélation étroite entre eux lorsqu'on procède à une analyse dans le détail : il n'y a pas de règle de proportionnalité. . Le paramètre k est étroitement corrélé avec le rapport $-b/c$ dans les cas ALPHA et BETA, pour une raison mathématique élémentaire, le terme au second degré du modèle devenant négligeable. Pour les 38 cas ALPHA LOISEL, k varie de 7.35 à 2.36 et $-b/c$ varie parallèlement de 6.99 à 2.20, toujours un léger cran en dessous. De même dans les 23 cas BETA LOISEL, k varie de 4.72 à 2.05 et $-b/c$ de 4.29 à 1.91, les deux valeurs demeurant très proches pour chaque association. L'exemple le plus remarquable est celui d'une association BETA, l'*Erico scopariae Genistetum pilosae* OBENDORFER et HOFFMAN 1967 *pinetosum mesogeensis* AUBERT, BARBERO et LOISEL 1971. La limite inférieure calculée de Y étant pratiquement nulle, $k = -b/c = 3.12$. Mais la corrélation entre k et $-b/c$ n'est pas vérifiée dans les cas GAMMA. Elle n'a donc pas valeur de règle.

22321. Le paramètre c

Confondu avec l'ordonnée Y_{∞} qui sera discutée plus loin, le paramètre c marque la limite asymptotique de la fonction. Lors de la lecture d'une courbe, on doit voir en lui le principal paramètre d' "altitude du plateau".

22322. Le paramètre b

Il est étroitement corrélé avec divers indicateurs de "pente du talus", non seulement globalement (planche 8), mais encore dans le détail comme le montre le tableau ci-dessous à partir de 80 cas LOISEL.

Cas	limites de b	MGVA b	100 * Y_1/Y_3	100 * Y_1/Y_{∞}	100 * Y_2/Y_{∞}	100 * Y_3/Y_{∞}	Remarques
8 cas ALPHA	-1118 à -479	704	49	16	26	33	$Y_1/Y_3 > Y_3/Y_{\infty}$
8 cas ALPHA	-464 à -340	398	52	23	36	45	
7 cas ALPHA	-326 à -266	288	53	24	37	46	
8 cas ALPHA	-265 à -176	231	55	28	42	51	
7 cas ALPHA	-167 à -71	117	58	32	46	55	
6 cas BETA	-611 à -261	331	51	22	35	44	$Y_1/Y_3 > Y_3/Y_{\infty}$
6 cas BETA	-260 à -211	235	52	26	40	50	
5 cas BETA	-183 à -165	174	53	27	42	51	
6 cas BETA	-136 à -61	95	59	36	51	61	
4 cas GAMMA	-495 à -133	275	51	26	42	52	$Y_1/Y_3 < Y_3/Y_{\infty}$
5 cas GAMMA	-122 à -107	112	53	31	48	59	
5 cas GAMMA	-85 à -59	69	56	36	54	65	
5 cas GAMMA	-48 à +72	38	56	38	57	68	
N.B. : MGVA b = moyenne géométrique des valeurs absolues de b							

C'est avec le rapport Y_3/Y_∞ que b est le mieux corrélé. Si l'on se reporte au tableau général (planche 8) pour dégager les notions essentielles, il est clair que le point d'abscisse 3 est placé plus haut dans les cas GAMMA ($Y_3 = 61\%$ de l'effectif-limite Y_∞) que dans les cas ALPHA ($Y_3 = 46\%$ de Y_∞), les cas BETA étant encore intermédiaires. La pente du talus de la courbe est donc la plus redressée dans les cas GAMMA, ce qui ne peut se justifier que par la plus grande abondance des espèces de haute fréquence. Corrélativement, le taux d'espèces de basse fréquence est le plus faible dans les cas GAMMA. Un exemple démonstratif est fourni par le *Cystoseiretum strictae* R.MOLINIER 1958 que nous avons observé dans six stations portuaires varoises. Nous y avons dénombré les N_Q espèces présentes dans un nombre Q de relevés allant de 1 à 6. Nous avons trouvé ainsi $N_1=28$, $N_2=16$, $N_3=4$, $N_4=9$, $N_5=1$ et $N_6=3$.

On ne doit pas confondre N_2 et Y_2 sous la vague rubrique des "espèces présentes dans deux stations". N_2 est le nombre des espèces présentes individuellement dans deux stations et deux seulement ; il est égal à 16. Y_2 est le nombre le plus probable d'espèces cumulées dans deux stations prises au hasard ; il est égal à 34.5. On sait d'autre part que, pour l'exemple choisi, le nombre de relevés est $R = 6$, le nombre d'espèces inventoriées est $Y_R = 61$, le nombre d'espèces virtuellement observables est $Y_\infty = 104$.

La contribution du *Cystoseiretum strictae* au calcul des quatre valeurs situées au bas de la colonne de droite du tableau comparatif (pl.8) est obtenue comme suit :

. Le mode est $Q = 1$ puisque le record de N_Q est $N_1 = 28$. Mais cette valeur de Q est relativisée par rapport à $R=6$ et exprimée en pourcentage ($Q/R = 1/6 = 16.6\%$). Elle participe au calcul :

$$(\sum \text{mode}/R * 100)/5 = 10.9$$

. La médiane est $Q = 2$ puisque $Y_R = 61$, $Y_R/2 = 30.5$ et $N_1 < Y_R/2 < (N_1 + N_2)$. Mais cette valeur de Q est relativisée par rapport à $R=6$ et exprimée en pourcentage ($Q/R = 2/6 = 33.3\%$). Elle participe au calcul :

$$(\sum \text{médiane}/R * 100)/5 = 20.0$$

. $N_1 = 28$, soit 46.0% de Y_R ; $N_1/Y_R * 100 = 45.2$ pour 5 associations.

. $N_1 = 28$, soit 26.9% de Y_∞ ; $N_1/Y_\infty * 100 = 25.4$ pour 5 associations.

On remarque, outre le taux plus élevé d'espèces de basse fréquence dans les cas ALPHA, les comportements moyens suivants (cas LOISEL).

. dans les cas ALPHA $N_1 > N_2$ (20.3 et 12.8 % de Y_∞)

. dans les cas BETA $N_1 \approx N_2$ (14.7 et 15.4 % de Y_∞)

. dans les cas GAMMA $N_1 < N_2$ (10.9 et 12.9 % de Y_∞)

L'intérêt des valeurs N_1 et N_2 est qu'elles sont strictement expérimentales et exemptes de manipulation. L'intérêt complémentaire d'une relativisation par rapport à Y_∞ (valeur modélisée obtenue par extrapolation) est de faire abstraction de la richesse très inégale des inventaires.

22323. Le paramètre a

Il participe secondairement, en retrait de b, au modelage du talus initial de la courbe. En effet le terme au second degré du modèle, $a/(X + k)^2$, tend très vite vers une valeur négligeable quand X croît, et ce très précocement quand a est faible. Ce terme, nous l'avons vu, devient alors facultatif.

Quand a est négatif, il y a une certaine "érosion du talus". Quand a est positif, il y a au contraire un "engraissement du talus". Les modifications les plus importantes se produisent dans la zone de plus forte pente de la courbe. Elles se soldent donc optiquement par un décrochement latéral peu marqué. Le paramètre a corrige, spécialement dans les cas GAMMA, le profil-type de courbe, d'autant plus que le mode des fréquences glisse vers des valeurs moins basses.

22324. Le paramètre k

Il intègre implicitement les trois autres paramètres a, b et c, puisque lui seul est manipulé au cours de la modélisation qui s'appuie, il est vrai, sur les grandeurs concrètes Y_L , Y_S et Y_R . Il inclut donc à la fois la forme et la pente moyenne du talus de la courbe (comme les paramètres b et a) et le niveau du plateau (comme le paramètre c). Il est ainsi le paramètre de l' "inflexion" et d'ailleurs il représente, du point de vue algébrique, un tenseur. Plus k est grand, plus la courbe se raccourcit entre deux points d'abscisses définies, avec une tendance à l'aplatissement ; plus k est petit, plus la courbe accentue son galbe, en s'allongeant par conséquent.

2233. Les limites de l'extrapolation

Incontestablement, la modélisation permet au moins un bon lissage des courbes par interpolation, entre les bornes connues expérimentalement, c'est-à-dire $X = 1$ et $X = R$. Les extrapolations régressive (quand X tend de 1 vers 0) et progressive (quand X tend de R vers ∞) sont-elles opportunes ? Sont-elles par ailleurs fiables ?

22331. La limite inférieure Y_0

Calculée selon le modèle du second degré P.VIGNES 1980, en choisissant toujours pour k l'option K_0 qui donne la valeur de Y_0 la plus voisine possible de zéro, elle revêt souvent des valeurs excessives (notamment 10.7 en moyenne pour les cas ALPHA VIGNES 1) ou insuffisantes (zéro dans tous les cas GAMMA). C'est dans les cas BETA que les valeurs calculées sont les plus vraisemblables (2.2 en moyenne). Les mêmes cas BETA, nous l'avons vu, montrent la meilleure adéquation au modèle qui leur est particulièrement adapté. On peut s'étonner d'un nombre d'espèces non nul pour un nombre nul de relevés. Mais il faut pourtant admettre deux réalités :

- . Premièrement le problème n'est pas posé "nulle part" ou encore dans le vide, mais en un lieu précis occupé par un peuplement tangible.
- . Deuxièmement un nombre X de relevés couvre une certaine superficie et, quand le champ exploré se réduit en tendant vers zéro, il reste encore des individus d'une ou plusieurs espèces à la verticale du point-limite, notamment dans un peuplement dense et pluristrate. Le nombre le plus probable d'espèces en un point peut s'abaisser au-dessous de l'unité si le peuplement ne réalise qu'un recouvrement discontinu, mais il s'annule seulement dans l'éventualité d'un terrain totalement désertique.

Ceci étant admis, il est clair que la limite Y_0 devrait rester toujours modérément positive. Les valeurs excédant 4 sont tout aussi absurdes que la nullité. Il s'agit d'artefacts méthodologiques que l'on peut comprendre ainsi. Dans les cas GAMMA, souvent à forte inflexion et à pente du talus accusée, la courbe peut avoir tendance à plonger prématurément et à traverser l'axe des abscisses avant d'avoir atteint celui des ordonnées. Y_0 serait virtuellement négatif et c'est la modélisation contrôlée qui le remonte à la valeur zéro. Au contraire dans les cas ALPHA, souvent à faible inflexion et à pente du talus plus douce, la courbe tend à couper trop haut l'axe des ordonnées. Y_0 est alors exagéré. Ces anomalies flagrantes disparaîtraient en introduisant dans l'équation du modèle un terme au troisième degré. Mais la mise en service de ce nouveau modèle, plus sophistiqué sans bénéficier pour le principe d'une légitimité supérieure, se heurterait encore à la suspicion pour le calcul de Y_0 . La notion de vraisemblance n'échapperait pas davantage à la subjectivité.

En fait ce n'est pas la méthodologie statistique ni celle de la modélisation qui apparaissent ici défailtantes. Par contre la méthodologie de terrain, si elle a largement fait ses preuves pour l'essentiel dans sa forme traditionnelle, est prise en défaut sur le problème particulier soulevé par la limite inférieure d'extrapolation, dans la relation "superficie / nombre d'espèces". Un blocage subsistera tant que l'on ne disposera pas, pour chaque association étudiée, d'une masse significative de données expérimentales issues de parcelles de plus en plus petites. Au stade actuel, la limite calculée Y_0 demeure inexploitable, car elle est l'image déformée d'un objet statistique dont la réalité ne fait pas de doute.

22332. La limite supérieure Y^∞

Y^∞ n'introduit pas de discrimination significative entre les sous-ensembles de cas ALPHA, BETA et GAMMA. On ne constate pas de gradient régulier dans la moyenne ; les amplitudes respectives se recouvrent largement. C'est dans l'étude des groupements végétaux, cas par cas, que cette limite supérieure revêtira un intérêt réel.

Même dans l'option de traitement retenue où $k = K_0$, la limite Y^∞ semble plus fiable que la limite Y_0 . En effet la branche dextre de la courbe, obtenue par extrapolation progressive quand X croît de R vers ∞ , tend à devenir perpendiculaire à l'axe des ordonnées. Au contraire la branche gauche, obtenue par extrapolation régressive quand X tend de 1 vers 0, forme un angle aigu très étroit avec l'axe des ordonnées. On peut dès lors imaginer les minimes effets d'une erreur angulaire dans la construction de la courbe. Ils sont les mêmes que lorsqu'un tireur à la carabine vise une cible successivement de face puis très obliquement. Il mettra près du mille dans le premier cas et n'atteindra peut-être pas la cible dans le second. Pour que la comparaison soit encore plus pertinente, il faut placer le tireur dans un véhicule en mouvement, d'abord à vitesse normale sur une route presque droite, puis entraîné rapidement dans un virage brutal. On objectera sans doute - en conservant la même image - qu'il est plus aisé de viser obliquement de près que de face au loin. Or un autre argument plaide en faveur d'une meilleure approche de la limite Y^∞ . Prenons le *Junipero phoeniceae Quercetum ilicis* (BARBERO) LOISEL 1976, connu de 15 relevés totalisant 73 espèces. Le nombre expérimental moyen d'espèces par relevé est $Y_1 = 21.2$; les effectifs Y^∞ et Y_0 sont estimés respective-

ment à 89.3 (arrondi à 89) et 1.2. On constate d'ores et déjà que l'écart entre Y_0 et Y_1 (20.0) est plus grand que l'écart entre Y_R et Y_∞ (16.3). Identifions parmi les valeurs expérimentales d'ordonnées Y_W , tel que $(Y_\infty - Y_W) \approx (Y_1 - Y_0)$. Il s'agit de $Y_{11} = 69$. Ainsi, en deçà de l'ordonnée Y_1 , aucun point expérimental n'oriente jamais la branche extrapolée régressive, à forte courbure, très sensible aux moindres variations de k . A l'opposé, au-delà de l'ordonnée Y_W symétrique de Y_1 dans le champ des valeurs possibles, un certain nombre de points expérimentaux (4 dans l'exemple choisi, parfois moins mais souvent davantage) guident la branche extrapolée progressive, à faible courbure, peu sensible aux variations de k . C'est pourquoi, en opposition avec la limite inférieure Y_0 dont il ne sera plus fait état dans la suite, la limite supérieure Y_∞ sera attentivement prise en compte, cas par cas.

Les valeurs calculées de Y_∞ comportent des décimales. Algébriquement correctes, ces décimales sont biologiquement absurdes. D'abord l'aire terrestre de l'association est finie ; on peut l'exprimer sous forme d'un nombre T de relevés potentiels, chacun de même superficie que les relevés effectifs. Ensuite le nombre total d'espèces des relevés cumulés ne peut être qu'un entier Y_T inférieur à Y_∞ . A chaque valeur entière de $Y_X < Y_\infty$ correspond une valeur de X comportant des décimales. En comparant les propositions successives de X calculées par l'ordinateur, on peut opter pour la plus élevée dans le champ de vraisemblance et admettre qu'il s'agit de T . Voici un exemple de valeurs arrondies de X (nombre de relevés) en fonction inverse de Y (nombre d'espèces) dans le cas du *Junipero phoeniceae Quercetum ilicis* (BARBERO) LOISEL 1976, pour lequel $Y_\infty = 89.3$ et $Y_R = Y_{15} = 73$:

Y =	89	88	87	86	85	84	83
X =	986	213	117	81	61	49	41

Aucun de ces nombres ne souffre de gigantisme, même 986 relevés pour 89 espèces, quand on sait que 89.3 espèces correspondraient à un nombre infini de relevés. Malgré cela, le choix d'une valeur de Y que l'on désignerait comme limite supérieure réelle Y_T , pour telle ou telle association, suppose une expérience écologique et phytosociologique exceptionnelle, une sorte de limite asymptotique du savoir. Ce choix ne risque-t-il pas d'encourir encore une fois le grief d'une subjectivité excessive, dans la mesure où il échappe à l'automatisme neutre de la méthode de modélisation mise en oeuvre ? La voie qui conduit à l'évaluation de Y_T n'est pas encore déblayée.

Qu'ajouter sur Y_∞ ? Cette limite théorique sérieusement calculée ne représente pas à proprement parler un pari ou une prévision quant au nombre d'espèces qui seraient inventoriées si le nombre de relevés augmentait indéfiniment. Il s'agit d'une tendance dont la vraisemblance est à la mesure de la confiance que l'on place dans l'auteur de l'analyse sur le terrain. Si cette dernière a été conduite lucidement, il n'y a pas de raison pour que la tendance change quand on porte le nombre de relevés de R à $R+1$ ou à $R+n$. Tout au plus peut-on attendre alors une confirmation globale assortie d'un affinage de fourchette, comme chaque fois qu'une estimation se développe en grandeur réelle à partir d'un échantillon réduit mais représentatif.*

* Voir discussion complémentaire en annexe 5

23. ETUDE COMPARATIVE DES GROUPEMENTS

231. Principe de la comparaison

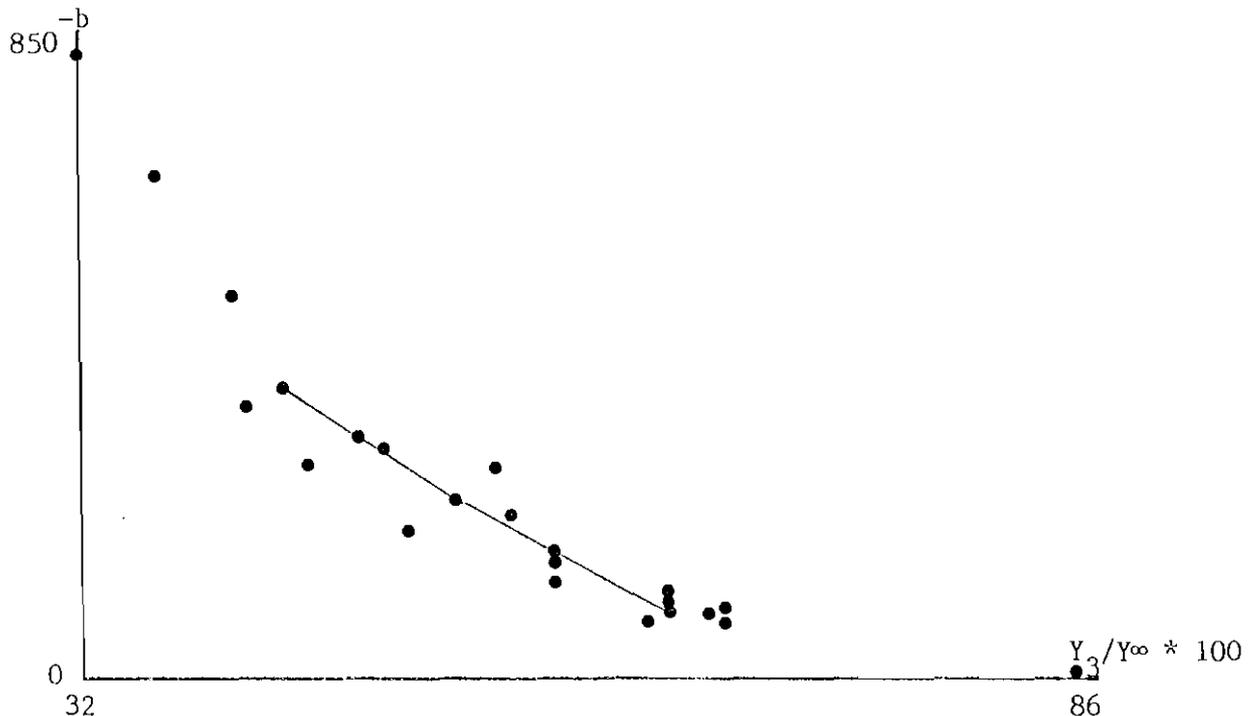
2311. Un tableau synoptique, dont les données synthétiques seront interprétées plus loin, permet dès à présent de comprendre la progression de la démarche (planche 9).

. Dans la colonne de gauche, on dénombre 100 cas, réunis en 28 sous-ensembles, eux-mêmes regroupés en 12 ensembles. Ces trois niveaux d'étude sont apparus dans un ordre différent de celui que suggère la séquence 100 28 12.

. Une majorité de cas (85) correspond à autant d'associations ou sous-associations distinctes. Une minorité (15) concerne des inventaires annuels pour deux groupements seulement, maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore.

. Tous ces cas sont regroupés en ensembles, définis le plus souvent par le type de formation, pelouse par exemple. Cependant deux ensembles indigents, formés chacun d'un seul sous-ensemble et d'une ou deux associations, sont à reléguer puisque, tout en confirmant une règle générale, ils ne se prêtent pas à une étude comparative interne. Il s'agit de formations préforestières caducifoliées et d'une ripisylve.

. Les dix autres ensembles, réunissant chacun de 5 à 30 cas, font l'objet d'un classement secondaire selon le gradient croissant du rapport Y_3/Y_∞ , indicateur de pente du "talus" des courbes dont nous avons vu l'étroite corrélation avec le paramètre b du modèle. Un tel tri fait éclater les ensembles en 2, 4 ou 6 sous-ensembles homogènes, désignés par les 26 lettres de l'alphabet, références communes au tableau et aux graphiques. La bonne corrélation entre le paramètre b et le rapport Y_3/Y_∞ mérite d'être traduite visuellement, avant de poursuivre, car toute l'étude comparative s'appuie sur elle.



RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVES ET NOMBRE D'ESPECES
Caractérisation des sous-ensembles de groupements végétaux
(d'après les données du tableau synoptique, planche 9)

N.B. : A titre d'exemple, les points correspondant aux pelouses sont reliés entre eux

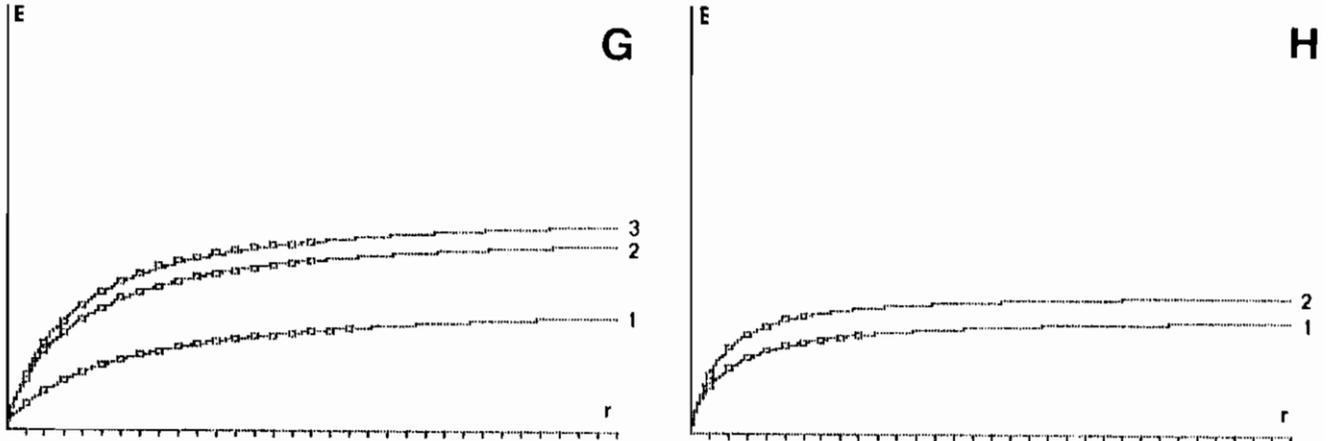
RELATION NOMBRE DE RELEVES / NOMBRE D'ESPECES
Caractérisation des divers groupements

Ensembles	Sous-ensembles		Mode	Y ₁ /Y ₃ * 100	Taux% cas GAMMA	k	b	-b/c	Y ₁ /Y _∞ * 100	Y ₂ /Y _∞ * 100	Y ₃ /Y _∞ * 100
	Graphes	Nb cas									
Groupements portuaires	A	3	1.0	46	0	6.82	-827	6.65	15	25	32
	B	2	1.0	49	0	4.80	-508	4.66	19	31	40
Maquis	C	4	1.0	67	0	4.83	-171	3.58	38	50	57
	D	4	2.2	67	0	2.74	-92	2.15	43	57	65
Garrigue	E	4	5.7	74	0	5.12	-106	3.29	46	57	63
	F	3	16.0	76	67	1.14	-9	0.52	64	78	85
Gr.d'éboulis et rupicoles	G	3	1.5	50	33	4.20	-279	4.20	22	35	44
	H	2	2.5	58	50	1.31	-73	1.52	39	56	66
Pelouses	I + J	10	1.3	50	10	4.68	-390	4.56	21	34	43
	K + L	10	1.7	53	20	3.25	-238	2.77	28	43	52
	M + N	10	4.1	54	90	2.84	-84	1.05	34	52	63
Matorrals calcicoles	O	4	1.3	50	0	5.08	-359	4.59	21	32	41
	P	5	1.8	55	0	2.76	-212	2.66	30	45	55
Matorrals calcifuges	Q	4	2.1	54	0	3.67	-200	3.30	27	41	49
	R	3	2.3	57	66	2.88	-107	1.44	36	54	63
F.préforest. Scléroph.	S	4	1.1	56	0	4.11	-306	3.73	27	40	48
	T	3	2.0	57	0	2.69	-126	2.49	33	47	57
F forest. scléroph.	U + V	8	1.1	50	0	6.70	-665	5.18	18	28	36
	W + X	6	2.5	56	0	2.90	-163	2.45	32	48	57
F.préforest. caducifol.		2	2.2	59	0	2.30	-78	2.00	36	52	62
F forest. caducifol.	Y	3	1.0	56	0	2.82	-273	2.70	31	45	54
	Z	2	4.0	61	50	2.31	-92	1.21	40	56	66
Ripisylve		1	1.0	50	0	3.44	-317	3.39	24	38	47

Sources : P.VIGNES (A à F), R.LOISEL (G et la suite)

. La colonne centrale donne deux valeurs expérimentales (mode et rapport Y_3/y_1) et la colonne de droite sept valeurs, soit modélisées (taux % de cas GAMMA, paramètres k et b , rapport $-b/c$), soit mixtes (rapports Y_1/Y_∞ , Y_2/Y_∞ , Y_3/Y_∞). Il s'agit chaque fois de moyennes par sous-ensembles (parfois jumelés) d'indicateurs numériques dont la signification a été abondamment soulignée.

2312. Vingt-six graphiques visualisent la relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces, dans autant de sous-ensembles de groupements végétaux (planches 10 à 13). D'une constance rigoureuse, les normes de construction des graphiques sont illustrées par les deux exemples suivants.



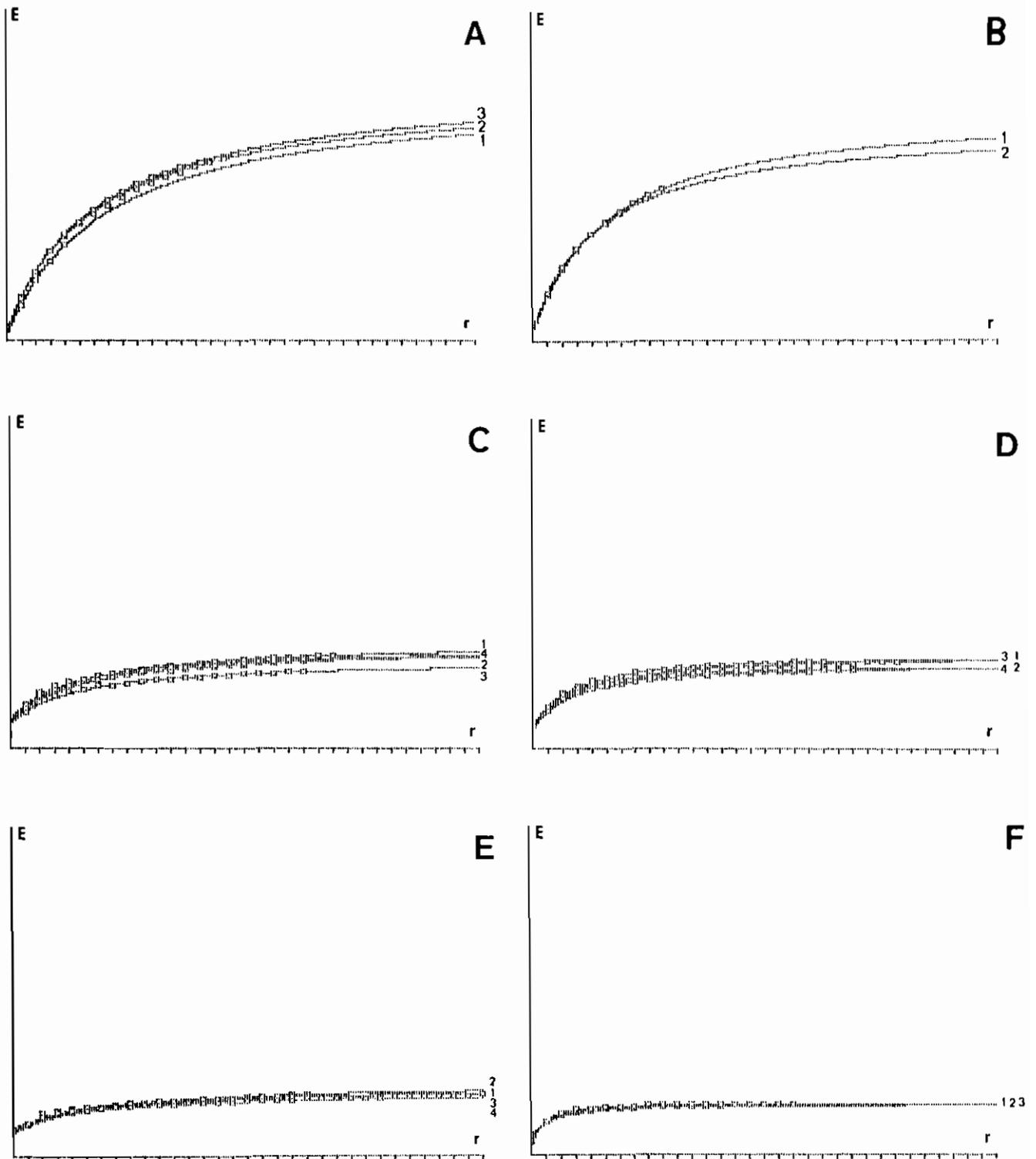
RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVÉS ET NOMBRE D'ESPÈCES (nomenclature détaillée § 12231)

GROUPEMENTS D'ÉBOULIS ET RUPICOLES.- G1 *Bufo-Linarietum typicum* ; G2 *Phagnalo-Cheilanthesetum* ; G3 *Brassico-Galeopsidetum* ; H1 *Bufo-Linarietum Saxifrago-Asplenietosum* ; H2 *Bufo-Linarietum plantaginetosum*.

L'axe des abscisses porte le nombre de relevés. Son échelle, cochée mais muette, s'étend de 0 à 32. L'axe des ordonnées porte le nombre d'espèces. Son échelle, totalement occultée, va de 0 à 160.

Les points expérimentaux sont figurés sous forme de petits carrés. Leur nombre varie de 5 à 32 pour les cas extrêmes, mais de 6 à 18 seulement pour les deux exemples choisis. Les courbes modélisées, virtuellement lisses, dessinent ici des artefacts en escalier dûs à la résolution médiocre de l'écran graphique d'ordinateur recopié par une imprimante. Mais ces artefacts n'entraînent pas que des inconvénients : plus les segments de droite hachant une courbe s'allongent, plus ils approchent l'asymptote. En effet les courbes continuent par extrapolation, en deçà de l'abscisse 1 comme au-delà de l'abscisse R.

L'opportunité de superposer plusieurs courbes par graphique procède des raisons suivantes. Les courbes monographiques seraient trop nombreuses pour qu'on les présente une par une. En outre elles se ressembleraient au point de dégager une pénible impression de monotonie. Même en replaçant à juste titre cette uniformité apparente sur le compte d'une unité fondamentale, la personnalité de chacune serait escamotée.

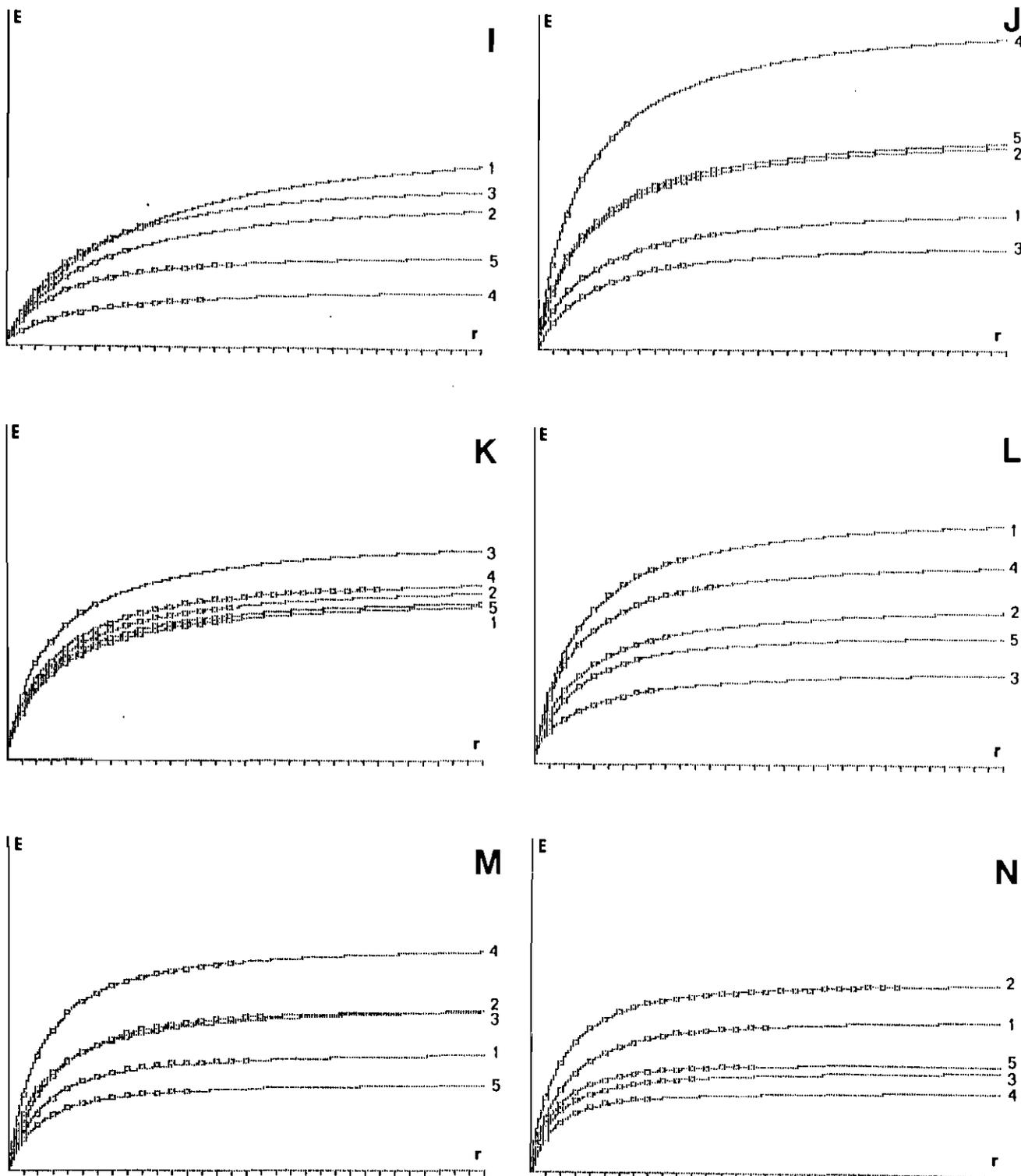


RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVES ET NOMBRE D'ESPECES (nomenclature détaillée § 121 et 122)

GROUPEMENTS PORTUAIRES.- A1 Formation à *Codium fragile* ; A2 *Cystoseinetum crinitae* ;
A3 *Ulva-Antithamnetum plumulae* ; B1 *Ceramio-Ulvetum* ; B2 *Cystoseinetum strictae*.

MAQUIS A BRUYERE ARBORESCENTE.- C1 1978 ; C2 1975 ; C3 1979 ; C4 1973 ; D1 1974 ;
D2 1980 ; D3 1977 ; D4 1976.

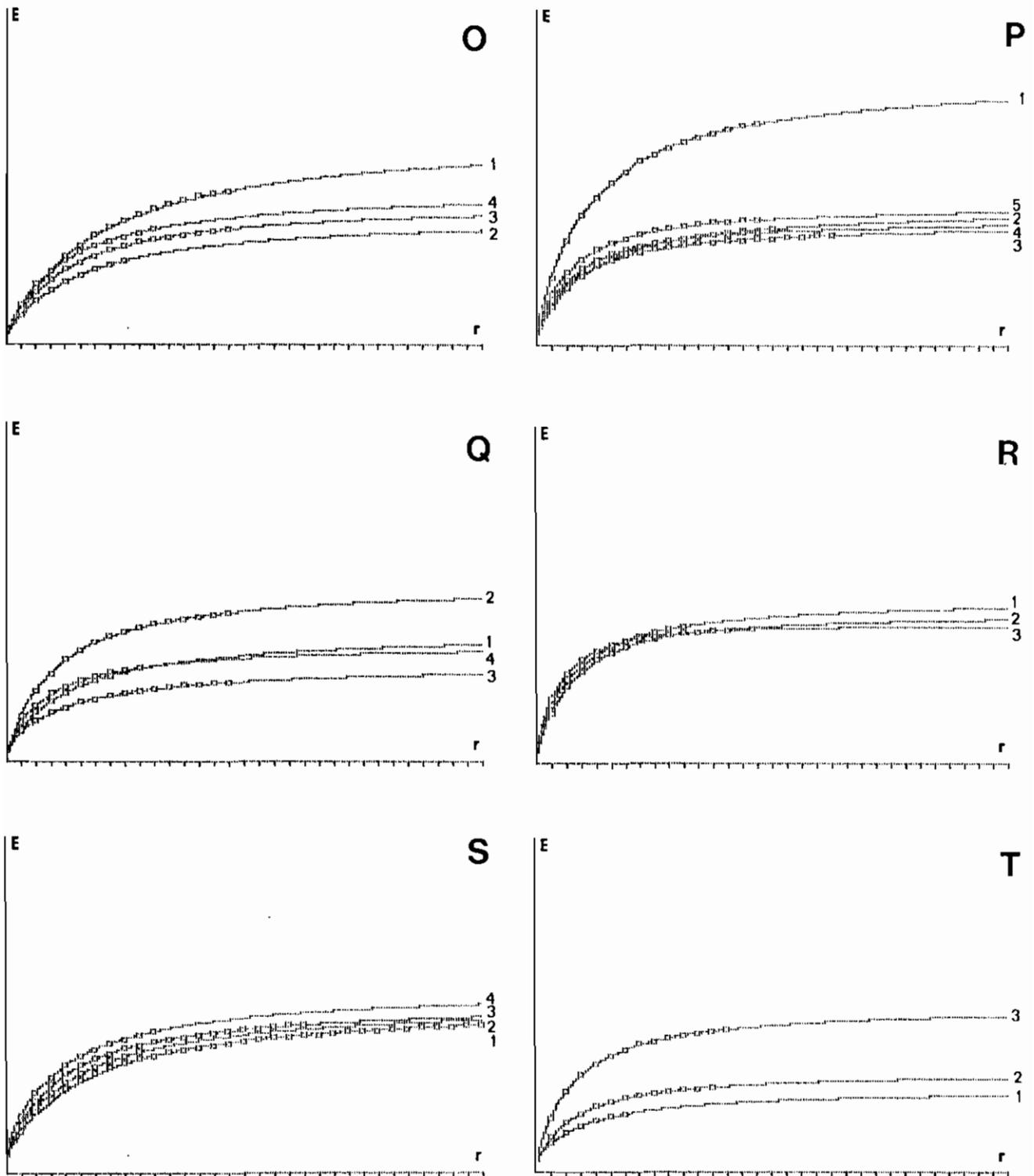
GARRIGUE A BRUYERE MULTIFLORE.- E1 1978 ; E2 1974 ; E3 1976 ; E4 1980 ; F1 1977 ;
F2 1981 ; F3 1979.



RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVÉS ET NOMBRE D'ESPÈCES (nomenclature détaillée § 12232)

PELOUSES.-

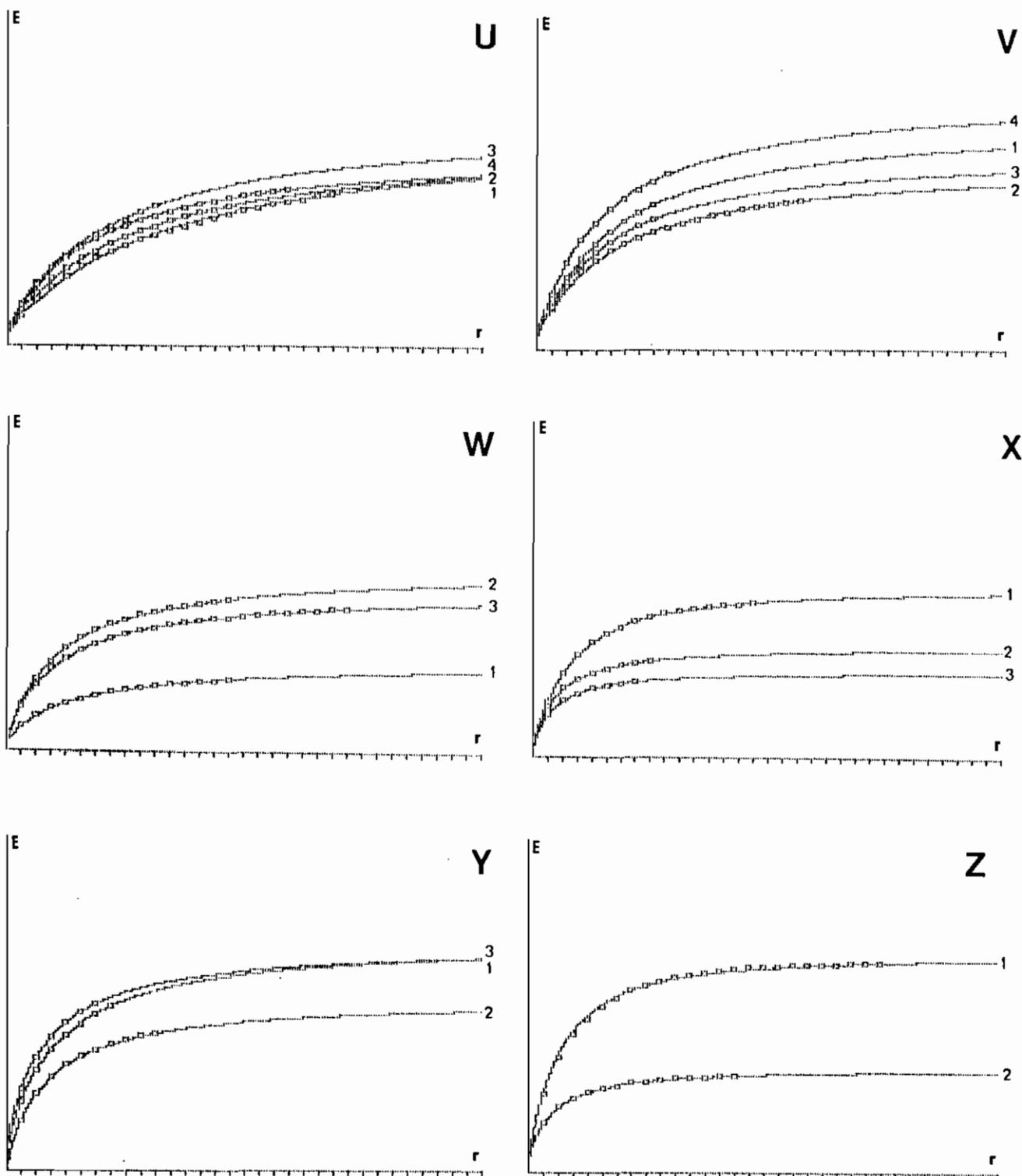
I1 *Teesdalia Corynephorum rumicetosum* ; I2 *Preslio-Trigonellatum* ; I3 *Potentillo-Geranium* (méditerranéen) ; I4 Groupement à *Isoetes velata* & *Crassula villanti* ; I5 Groupement à *Peplis erecta* & *Ranunculus revelieri* ; J1 *Helianthemo-Plantaginetum* ; J2 *Trifolio-Hyparrhenietum typicum* ; J3 *Spirantho-Anagallidetum* ; J4 *Festuco-Koelerietum* ; J5 *Cheilanthe-Diplachnetum hyparrhenietosum* ; K1 *Oenanthe-Chrysopogonetum* ; K2 *Inulo-Onyzopsidetum* ; K3 *Trifolio-Hyparrhenietum brachypodietum* ; K4 *Brachypodio-Stipetum* ; K5 *Vulpio-Ainetum ainetosum* ; L1 *Asphodelo-Stipetum* ; L2 *Cheilanthe-Diplachnetum sedetosum* ; L3 Groupement à *Lythrum tribracteatum* & *Teucrium craxense* ; L4 *Trifolietum scabro-tomentosi* ; L5 *Palcomietum parviflorae* ; M1 *Isoeto-Nasturtietum* ; M2 *Teesdalia-Corynephorum alyssetosum* ; M3 *Potentillo geranium* (médio-européen) ; M4 *Phlomidio-Brachypodietum* ; M5 *Helianthemo-Brachypodietum* ; N1 *Diantho-Brachypodietum* ; N2 *Brachypodietum phoenicoidis* ; N3 *Vulpio-Ainetum typicum* ; N4 *Serapio-Oenanthetum isoetosum* ; N5 *Trifolietum cherlero-bocconeii*.



RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVÉS ET NOMBRE D'ESPÈCES (nomenclature détaillée § 12233 à 12235)
 MATORRALS CALCICOLES.- 01 Junipérais à *Juniperus oxycedrus* ; 02 *Helianthemo-Ericetum multiflorae* variante orientale appauvrie ; 03 Junipérais à *Juniperus phoenicea* ; 04 *Rosmarino-Staehelinetum luxetosum* ; P1 *Staehelino-Dorycnietum* ; P2 Groupements des *Rosmarinetalia* dérivés des chênaies vertes à buis ; P3 *Rosmarino-Lithospermetum typicum* ; P4 *Aphyllantho-Genistetum* ; P5 *Rosmarino-Staehelinetum typicum*.

MATORRALS CALCIFUGES.- Q1 Cistaies à *Cistus monspeliensis* & *C. salviaefolius* des *Calluno-Ulicetea* ; Q2 *Erico-Genistetum pinetosum* ; Q3 *Helichryso-Cistetum* ; Q4 Cistaies à *Cistus monspeliensis* & *C. salviaefolius* issues des *Quercetea ilicis* acidiphiles ; R1 Cistaies à *Cistus monsp.*, *C. salv.* & *Myrtus communis* ; R2 Maquis thermophile à *Calluna vulgaris* ; R3 *Cistetum crispum*.

FORMATIONS PREFORESTIÈRES SCLEROPHYLLES.- S1 *Quercu-Pinetum* (sur silice) ; S2 *Quercu-Pinetum juniperetosum* ; S3 *Calycotomo-Myrtetum* ; S4 *Quercu-Pinetum oleo-pistacietosum* ; T1 *Quercetum cocciferæ luxetosum* ; T2 *Pistacio-Rhamnetum* ; T3 *Quercu-Pinetum* (sur calcaire).



RELATION ENTRE NOMBRE DE RELEVÉS ET NOMBRE D'ESPÈCES (nomenclature détaillée § 12236 & 12238)
 FORMATIONS FORESTIÈRES SCLEROPHYLLES.-

U1 *Asplenio-Quercetum typicum* ; U2 *Viburno-Quercetum pistacietosum* ; U3 *Viburno-Quercetum luxetosum* ; U4 *Asplenio-Quercetum quercetosum pubescentis* ; V1 *Quercu-Cytisetum typicum* ; V2 *Quercu-Genistetum* ; V3 *Quercu-Cytisetum myrtetosum* ; V4 *Quercu-Cytisetum quercetosum pubescentis* ; W1 Mimosaias à *Acacia dealbata* ; W2 *Junipero-Quercetum* ; W3 *Orno-Quercetum* ; X1 *Lathyno-Quercetum pubescentis* ; X2 *Lauvo-Quercetum* ; X3 *Epipactido-Quercetum*.

FORMATIONS FORESTIÈRES CADUCIFOLIÈES.-

Y1 *Euphorbio-Carpinetum typicum* ; Y2 *Alno-Tilietum osmundetosum* ; Y3 *Euphorbio-Carpinetum quercetosum cerridis* ; Z1 *Quercu pubescentis Vicio-Caricetum* ; Z2 Châtaigneraies de substitution.

Les superpositions les plus suggestives s'accompagneraient d'un croisement des lignes (exemple : courbes G1 et H1). Mais une autre tactique a prévalu, par souci de lisibilité des figures. Chaque sous-ensemble de cas est homogène en ce sens que les valeurs du rapport Y_3/Y^∞ s'inscrivent dans une fourchette étroite, mais hétérogène quant à la limite supérieure Y^∞ . Par voie de conséquence, les courbes tracées sur un même graphique s'y étalent avec clarté : des "talus" partant en gerbe, des "plateaux" étagés avec plus ou moins de parallélisme.

La numérotation des courbes ne correspond pas à l'ordre d'empilement, mais au gradient de la variable Y_3/Y^∞ .

232. Tendances remarquables

2321. Tendances collectives des sous-ensembles

Le tableau de caractérisation des groupements (planche 9) réunit 9 variables, expérimentales, modélisées ou mixtes, qui - sans jamais faire double emploi deux à deux - sont solidairement des indicatrices de forme du "talus" des courbes. L'une d'elles (Y_3/Y^∞) détermine par convention le classement des cas en sous-ensembles et elle entraîne les huit autres dans un mouvement parallèle, de même sens ou de sens inverse :

Y_3/Y^∞	Y_2/Y^∞	Y_1/Y^∞	Y_1/Y_3	Mode	Taux % de cas GAMMA	k	-b	-b/c
↑	↑	↑	↑	↑	↑	↓	↓	↓

Ces propriétés mathématiques des ensembles de groupements végétaux sont d'une grande constance. Elles accréditent à la fois la notion d'ordre intrinsèque des biocénoses et celle d'ordre extrinsèque au plan de la méthode d'approche.

Cependant l'unité s'accompagne de diversité :

- . Au sein d'un même ensemble l'amplitude des variables précédentes peut être faible ou forte comme c'est le cas pour les pelouses (cf figure du § 2311).
- . D'autre part il convient de rappeler que le classement des groupements en sous-ensembles est indépendant de la limite Y^∞ . C'est ce qui explique la similitude possible des "plateaux" des courbes dans des sous-ensembles éloignés (I et N planche 11).

2322. Tendances particulières

23221. Groupements portuaires

Les courbes A et B (planche 10) se ressemblent à tous égards : croissance douce en liaison avec un paramètre tenseur k de fort à moyen, limite supérieure Y^∞ élevée (de 104 pour le *Cystoseiretum strictae* à 127 pour l'*Ulvo-Antithamnetum plumulae*). Le nombre d'espèces est le plus faible dans l'association algale la plus évoluée, proclimax dominé par des vivaces et par conséquent fermé à la concurrence. Il est le plus élevé dans le groupement pionnier soumis à renouvellement constant, en raison de la précarité des conditions de vie dans les bassins portuaires, et ouvert à la concurrence. Ce paradoxe fait échec - ou au moins exception, bien que non isolé - à la règle souvent formulée selon laquelle la diversité spécifique augmente nécessairement lorsqu'un peuplement gravit les échelons d'une série dynamique.

Le faciès à *Codium fragile* connu seulement de 4 stations (soit 20 relevés saisonniers) où l'on a dénombré 45 espèces (contre 61 à 87 dans les autres groupements) a pu être considéré un temps comme un faciès d'appauvrissement des *Ulvetalia*. En fait son espérance de diversité spécifique est relativement élevée (120 espèces), ce qui souligne une fois pour toutes l'inconvénient qu'il y a à décrire un groupement à partir d'un nombre insuffisant de relevés. Aucun des 99 autres cas envisagés ne sera connu de moins de 5 stations.

Pour les groupements portuaires, la limite inférieure Y_0 , calculée par extrapolation, est de 3 espèces en moyenne, chiffre vraisemblable en raison de l'enchevêtrement des thalles et malgré l'absence de stratification nette. Signe supplémentaire de normalité, l'adéquation moyenne du modèle algébrique est très élevée (0.996).

23222. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore

Les courbes C et D d'une part, E et F d'autre part (planche 10), témoignent aussi d'une grande similitude, deux à deux et globalement. Elles représentent l'antithèse des précédentes. La croissance est forte avec un paramètre tenseur k de moyen à faible ; la limite supérieure Y_∞ est de faible (45 en moyenne pour le maquis) à très faible (28 en moyenne pour la garrigue). Ce sont des peuplements où les vivaces ligneuses accaparent le terrain et ferment la concurrence aux dépens des herbes. Encore une fois, la richesse floristique est moindre que celle des formations situées antérieurement dans les séries dynamiques.

La limite inférieure Y_0 , telle qu'elle est calculée par extrapolation, échappe à toute vraisemblance (elle serait de l'ordre de 10 espèces), ce qui se traduit graphiquement par l'essor des courbes à partir d'un point haut placé sur l'axe des ordonnées. On ne s'étonnera pas, dans ce contexte, d'enregistrer ici l'adéquation du modèle la plus médiocre (0.986 en moyenne). Ces contre-performances ne signifient, ni que le modèle manque de fondement, ni que les deux matorrals étudiés sont des cas "réfractaires". Elles sont dues plus vraisemblablement à la surface conventionnelle insuffisante des parcelles (16 m²), inférieure à cette surface critique que les phytosociologues déterminent empiriquement sur le terrain, cas par cas, et qu'ils nomment l'aire minimale d'association.

En outre le mauvais score de l'adéquation procure une précieuse certitude ; le modèle algébrique n'est pas d'une complaisance telle que, par une subtile manipulation des paramètres, il épouse n'importe quelle situation. L'adéquation ne frôle l'unité - maximum théorique - dans une grande majorité des cas, qu'en raison de structures précises et d'une grande constance qui sous-tendent l'organisation spatiale des peuplements spontanés.

23223. Groupements végétaux du Sud-Est méditerranéen français

Les 7 ensembles et les 20 sous-ensembles présentés (G et H § 2312, I à Z planches 10 à 13) jouissent en commun d'une très bonne adéquation au modèle (0.995 en moyenne), les records inférieur et supérieur revenant à des pelouses : l'*Isoeto-Nasturtietum* avec 0.980, le *Festuco-Koelerietum* avec 1.000.

Mais par ailleurs la diversité est étonnante. Les pelouses détiennent encore la palme de l'amplitude, notamment par la limite supérieure qui vaut 30 dans le groupement à *Isoetes velata* & *Crassula vaillanti* mais 163 dans le *Festuco-Koelerietum*.

La richesse thématique des inventaires phytosociologiques de R.LOISEL, repris sous l'angle de la relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces, est telle qu'il serait inopportun de la déflorer pour n'en donner qu'une vision tronquée. Elle fera l'objet de travaux ultérieurs, poussant l'exploration le plus loin possible et dans toutes les directions offertes. Pour l'instant, nous devons surtout prendre acte de la caution qualitativement et quantitativement décisive qu'elle apporte à un modèle structural dont le champ d'application peut être universel.

233. Déterminisme écologique de la relation

2331. Déterminisme général

Explorée à partir de cent cas de groupements, la relation entre le nombre de relevés et le nombre d'espèces épouse fidèlement le modèle algébrique utilisé. Or les groupements de référence sont les uns marins, d'autres terrestres hygrophiles, d'autres encore terrestres et xérophiles. Ils sont par ailleurs thermophiles ou non, photophiles ou sciaphiles, de milieux pollués ou sains, calcicoles ou calcifuges, soumis à des agressions mécaniques ou préférentiels d'expositions protégées ... sans parler des besoins moyens (préfixe méso) ou des tolérances très lâches (préfixe eury) vis-à-vis de tel ou tel facteur. Une certitude s'impose donc : sous son aspect général, la relation est **indépendante des conditions écologiques portées par le milieu minéral**. Pour un esprit cartésien, il n'y a pas d'effet sans cause. Le déterminisme écologique de la relation réside nécessairement dans les interactions des organismes. Il s'agit en particulier des rapports de compétition qui s'instaurent entre les producteurs, espèces chlorophylliennes qui n'ont pas les mêmes aptitudes concurrentielles face à l'offre limitée de matière et d'énergie en provenance du milieu minéral.

Quels que soient ce milieu minéral et les types biologiques des convives, la ventilation discriminante des individus d'espèces différentes dans l'espace disponible s'opère selon un schéma constant. C'est le résultat de la sommation d'un nombre considérable de causes infimes, résultat qui se réajuste spontanément en produisant un véritable profil d'équilibre dans le mode de colonisation du terrain. Est-il vraiment nécessaire de pourchasser un par un les éléments de causalité ? Ce serait agir comme un géographe qui refuserait d'admettre l'évolution d'un lit torrentiel vers son profil d'équilibre s'il ne parvenait à établir le rôle érosif joué par chaque galet en transit. Pour tout problème de ce type, une fois établis l'aboutissement et la cause globale, les mécanismes de détail se fondent dans un processus intégrateur.

2332. Déterminisme particulier

Si le modèle conserve toujours la même expression algébrique, les valeurs arithmétiques des paramètres a , b , c et k , varient sensiblement d'un groupement végétal à un autre. Nous avons vu que la modélisation s'opère uniquement en jouant sur k , le paramètre tenseur - qui entraîne le calcul automatique des autres - mais qu'ensuite la priorité se reporte sur : b le principal paramètre du "talus" de la courbe ; c le paramètre du "plateau" dont la valeur amputée des décimales correspond à la limite supérieure Y^∞ . La multiplicité des tendances est-elle imputable à des causes nouvelles ?

23321. Déterminisme du niveau de l'asymptote

Cherchant la causalité de la relation entre la diversité spécifique de la chênaie pubescente et le nombre de relevés, J.LEPART 1984 estime que l'inventaire floristique est le plus réduit dans les cas suivants :

- . taux % d'herbacées faible
- . substrat acide
- . climat plus humide et plus froid
- . peuplements peu étendus et isolés

L'auteur admet d'importantes exceptions qui le font conclure ainsi : "La diversité paraît donc être une valeur liée à trop d'éléments de nature différente pour être interprétée de façon simple... Pour être juste, il faut reconnaître que nous avons plus suggéré que démontré l'importance de ces facteurs."

Les quatre causes invoquées par J.LEPART se regroupent logiquement comme suit :

- . La première et la quatrième reviennent à des interactions entre les organismes, c'est-à-dire à l'explication du déterminisme général, mais en entrant dans des nuances auxquelles je souscris. J'ai signalé plus haut (cf § 2322) la médiocrité des inventaires d'un maquis à bruyère arborescente et d'une garrigue à bruyère multiflore, l'un et l'autre pauvres en herbacées, ainsi que le record de profusion d'une pelouse (le *Festuco-Koelerietum*), qu'il s'agisse de l'effectif des espèces réellement recensées (108) ou des espèces espérées (163).
- . La deuxième et la troisième causes présumées concernent des aspects climatiques et édaphiques. Y a-t-il moins d'espèces sur substrats acides ? Pour neuf matorrals calcicoles et sept matorrals calcifuges décrits par R.LOISEL, la limite supérieure Y^∞ est en moyenne de 76 espèces dans les premiers et de 65 dans les seconds, les chiffres étant respectivement de 60 et 54 pour les recensements réels. D'autre part le nombre d'espèces est-il moindre sous climat plutôt humide ou froid ? Les pelouses humides rassemblent en effet peu d'espèces. Le score le plus modeste revient à une formation préforestière hygrophile, l'*Arundino-Narcissetum* qui ne réunit que 24 espèces réellement recensées et dont l'effectif-limite calculé Y^∞ est de 31 espèces.

23322. Déterminisme du galbe de la courbe

Bien que J.LEPART ne formule pas d'hypothèse à ce sujet, il présente les courbes dissociées de la relation aire/diversité floristique, d'une part pour les phanérophytes, d'autre part pour les thérophytes de la chênaie pubescente. La première monte presque à la verticale, puis s'incurve rapidement. La seconde est beaucoup moins arquée. Malgré l'absence de modélisation, on peut être sûr que le paramètre tenseur k serait faible pour l'une et fort pour l'autre. La courbe des phanérophytes rappelle les tendances notées dans des matorrals (cf § 2322). Nous sommes ramenés directement à un problème de compétition et indirectement à l'influence du milieu minéral. En effet les thérophytes abondent dans les biotopes arides.

Ce n'est plus l'humidité stationnelle mais le régime des pluies de l'année qui justifie les variations des effectifs dans un maquis à bruyère arborescente et une garrigue à bruyère multiflore (graphiques C à E planche 10). Lorsqu'un déficit de précipitations a marqué les mois qui précèdent l'analyse sur le terrain (automne pour le maquis et printanière pour la garrigue), un certain nombre d'herbacées ou même de lichens ne sont pas observés.

Dans ce type de fluctuation, on constate une corrélation de variables pourtant mutuellement indépendantes dans les autres cas traités :

		$Y_3/Y_\infty * 100$	nombre d'espèces réellement recensées
Maquis	sous-ensemble C	57	40.7
	sous-ensemble D	65	39.0
Garrigue	sous-ensemble E	63	28.5
	sous-ensemble F	85	22.7

Ainsi, dans ces deux groupements, les courbes les plus basses sont aussi les plus galbées, ce qui confirme le pressentiment informulé de J.LEPART selon lequel les espèces ligneuses sont les principales responsables d'une poussée rapide de l'effectif quand la surface prospectée commence à augmenter à partir d'un repère ponctuel.

234. Conclusion

La relation entre le nombre de relevés et le nombre d'espèces conduit à deux sortes de réflexions : y a-t-il une aire minimale d'association et si oui comment doit-on l'évaluer ? La biocénose est-elle une entité finie et spatialement structurée ?

2341. L'aire minimale d'association

La notion d'aire minimale d'association est commune à la plupart des phytosociologues sans faire l'unanimité quand il s'agit de la définir. Pour OZENDA 1964, c'est l'aire "qui permet d'être assuré avec une forte probabilité d'avoir rencontré les plantes caractéristiques ; mais comme la notion de caractéristique ne résulte que d'une synthèse ultérieure, il n'est pas possible *a priori* de définir l'aire minimum autrement que par un ordre de grandeur résultant de l'expérience générale". L'auteur reconnaît donc à ce concept une grande part de subjectivité tout en précisant qu'il n'est pas à portée de n'importe qui.

Pour LACOSTE et SALANON 1969, c'est "une certaine dimension de l'échantillon" à partir de laquelle "l'augmentation de la surface n'est pratiquement plus accompagnée d'un gain d'espèces". L'adverbe "pratiquement" introduit une réserve évidente. DAJOZ 1972 est moins nuancé : "c'est la plus petite surface nécessaire pour que toutes les espèces soient représentées". J.LEPART 1984, déjà cité (cf § 2222), ne croit pas pour sa part à un plafonnement.

Avec J.GALANGAU 1977, j'ai suggéré que l'on adopte comme A.M.A. conventionnelle la surface minimum portant une fraction définie de l'effectif maximum calculé (exemple 4/5). Ceci suppose tout de même des relevés suffisamment nombreux et bien conduits sur le terrain, puis un traitement informatique. Pendant l'étape de travail sur le terrain, il est souhaitable de recourir à cette méthode empirique qui consiste à étendre le champ d'investigation, tant que l'on peut recenser des espèces nouvelles et sans sortir des limites de l'association. Mais on devrait éviter, par un abus de langage courant, d'appeler aire minimale d'association ce qui n'est en fait qu'une aire minimale d'échantillon. Ces deux valeurs n'ont aucune commune mesure. En effet,

si la seconde engage la bonne qualité des opérations sur le chantier, la première seule permet de se poser des questions sur l'organisation fondamentale des peuplements spontanés.

2342. L'organisation spatiale des biocénoses

Classiquement, on reconnaît un ordre naturel dans l'agencement vertical de chaque biocénose ; c'est la stratification, diversement riche ou pauvre, claire ou confuse, mais toujours admise dans son principe.

Par contre, l'organisation dans le plan horizontal, même si elle fait l'objet de représentations plus ou moins réalistes au coup par coup, n'est pas créditée d'un ordre comparable au précédent.

Or le modèle $Y = a/(X+k)^2 + b/(X+k) + c$ s'applique remarquablement à la relation entre superficie (ou nombre de relevés) et nombre d'espèces, dans tous les cas. Si LEPART obtient une adéquation de 0.999 avec le modèle logarithme pour une courbe générale, j'obtiens, pour ma part, avec le modèle algébrique du second degré, une adéquation de 0.994 pour cent courbes particulières.

Du fait qu'il existe, comme pour le principe, des cas d'adéquation sensiblement plus faibles que la moyenne (cf § 23333), la preuve est donnée que le modèle n'est pas conçu de manière à s'auto-démontrer. Il ne fait aucun doute qu'une propriété mathématique d'une telle constance recouvre des structures objectives, dans les phytocénoses et par conséquent dans les biocénoses. Une biocénose est une entité logiquement finie dont il est concevable de cerner l'entière personnalité. En outre elle est architecturée d'une manière précise, la relation superficie-nombre d'espèces constituant son premier profil d'équilibre.

Le même modèle contribue - par sa forme générale - à fondre tous les peuplements spontanés en un concept unique, "la" biocénose, et aussi - par les variations des paramètres - à les diversifier en autant de biocénoses particulières.

La cause de la structure commune est à rechercher dans une règle du jeu universelle qui préside à la compétition entre les organismes ; celle des structures originales traduit surtout, directement ou indirectement, l'influence des facteurs physiques et chimiques du milieu minéral. Ces phénomènes ne connaissent pas de frontière et se vérifient aussi bien en milieu marin qu'en milieu terrestre.

o o
o

3**PARTAGE DE LA BIOMASSE
ENTRE ESPECES CONCURRENTES
AU NIVEAU DES PRODUCTEURS**

3. PARTAGE DE LA BIOMASSE ENTRE ESPECES CONCURRENTES AU NIVEAU DES PRODUCTEURS

31. SIGNIFICATION DE CE TYPE DE RELATION

311. Signification dans le cas général

Dans la fonction $Y = f(X)$, Y représente une variable qui donne la mesure d'un certain degré de réussite. Il peut s'agir de revenus ou de fortunes, de notes scolaires, de résultats de concours, de tests, de jeux, ou encore de quantités de matière vivante comme ce sera le cas ici. La variable Y est considérée prioritairement au titre d'effet, ce qui n'exclut nullement qu'elle puisse être aussi une cause ; de toute façon, c'est une variable déterministe.

Par contre X est une variable de position, non impliquée dans la relation de cause à effet. Contrairement aux X des autres relations étudiées plus loin ou précédemment, nous n'avons pas affaire cette fois à l'espace ou au temps, mais à une dimension abstraite qui est un rang dans un classement. De plus ce classement qui affecte n entités - individus ou espèces - repose sur la décroissance des valeurs de Y qui leur sont attribuées. Ainsi Y paraît deux fois, explicitement en ordonnées et implicitement en abscisses. Une tendance est d'ores et déjà inscrite dans la définition de la relation : la courbe représentative descend sans surprise de la gauche vers la droite du graphique. Seules les conditions très précises de cette décline seront éventuellement porteuses d'enseignements.

Une autre alternative générale concerne les comportements moyens. Doit-on les dégager de listes nominales ou de listes anonymées ? Considérons l'exemple suivant. Dans une classe de lycée, trois mêmes élèves se partagent régulièrement les meilleures places en composition française. Voici les notes qu'ils ont obtenues pour trois devoirs :

	Premier devoir	Deuxième devoir	Troisième devoir
Elève Dubois	15	11	13
Elève Dupont	14	15	14
Elève Durand	12	14	11
-----	--	--	--

Deux classements différents découlent des moyennes de ces résultats :

Classement nominal	Classement anonyme
Elève Dupont : 14.3	Première note : 14.7
Elève Dubois : 13.0	Deuxième note : 13.7
Elève Durand : 12.3	Troisième note : 11.3
-----	-----

Le premier classement est celui qui rend le mieux compte du niveau de chaque individu, mais le second traduit le profil-type du groupe ; il constitue notamment un étalon pour apprécier si un sujet de devoir excède ou non les aptitudes de la classe. C'est pourquoi ces deux voies d'approche parallèles seront l'une et l'autre empruntées.

312. Signification dans le cas particulier

La variable déterministe Y désigne la biomasse de l'ensemble des individus de chaque espèce - c'est-à-dire les biomasses des populations - sur une aire donnée. A défaut de la biomasse au sens strict, nous utiliserons un indicateur aboutissant au même classement des espèces. La biomasse (ou son substitut) est un critère privilégié de réussite, notamment chez les producteurs, au même titre qu'un capital dans le monde des affaires.

Toutefois des aspects essentiels de l'économie interne des peuplements n'en sont pas des corollaires obligés. Ainsi la productivité est souvent plus élevée chez des espèces annuelles à biomasse faible que chez des vivaces à biomasse très supérieure.

A travers les représentations instantanées, la hiérarchie des espèces risque d'apparaître comme une situation artificiellement figée. Mais en évoquant succinctement l'évolution de cette hiérarchie dans les séries dynamiques et, de façon plus détaillée, ses fluctuations au cours de cycles annuels, nous en découvrirons la mouvance.

32. METHODOLOGIE

321. Traitement statistique

3211. Les variables mesurées

32111. Groupements portuaires varois

La méthode d'évaluation dite du "poids égoutté" (cf § 111222) donne une approximation par excès de la biomasse des algues. La surestimation dépend du degré de division des thalles. Exprimée sous forme fractionnelle, on peut l'assimiler à une constante pour une espèce donnée. Par contre cette surestimation varie d'une espèce à l'autre. Est-elle vraiment choquante ? Fait-elle plus que consacrer l'avantage objectif dont jouissent les formes les plus ramifiées au plan concurrentiel ? D'ailleurs le film d'eau retenu contre le thalle par les forces capillaires peut-il être déduit comme si la plante avait l'aptitude de se passer de ce strict minimum ? N'a-t-il pas une signification comparable à celle des eaux territoriales d'un pays maritime, étendues aquatiques aussi vitales et protégées que les nappes de l'intérieur ? Les 35 classements proposés (planches 14, 15 et 16) seraient certainement les mêmes, ou très peu différents, s'ils reposaient sur les masses réelles, moindres que les poids enregistrés. Quoi qu'il en soit, la méthode d'évaluation opère aveuglement, donc impartialement.

Toutes les réserves et précisions voulues étant formulées une fois pour toutes sans ambiguïté, l'expression "biomasse" se substituera dans la suite à celle de "poids égoutté", par simplification et surtout pour ramener constamment l'attention sur une notion biologique de tout premier plan.

Le travail de terrain, prolongé au laboratoire, se soldait par des mesures exprimées en g pour 625 cm². Multipliées par 160, elles sont converties en dg pour 1 m² dans les documents présentés plus loin.

32112. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore

Le principe des mesures et des calculs qui s'ensuivent peut être défini concrètement à partir d'un exemple. Dans le maquis de référence (Colle Noire, Carqueiranne), 20 relevés effectués en 1977 ont réuni pour l'arbousier (parmi 41 espèces) les données suivantes :

Relevés	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Hauteur max. en cm	210	201	300	200	200	220	250	300	160	230	240	0	53	250	200	224	214	220	240	205
Abondance- dominance	2	2	1	1	4	2	3	3	1	2	1	0	2	4	2	3	2	3	3	2

Les coefficients d'abondance-dominance zuricho-montpelliérains sont :

1 = 0 à 5 %	moyenne 2.5 %
2 = 5 à 25 %	moyenne 15.0 %
3 = 25 à 50 %	moyenne 37.5 %
4 = 50 à 75 %	moyenne 62.5 %
5 = 75 à 100 %	moyenne 87.5 %

Dans l'exemple choisi, la moyenne des hauteurs maximales est :

$$H = \Sigma h / 20 \approx 206 \text{ cm} \approx 2.06 \text{ m}$$

La moyenne des recouvrements est :

$$R = \Sigma r / 20 \approx 22.12 \% \approx 2212 \text{ m}^2/\text{ha}$$

Le produit $R \cdot H$ vaut $4554 \text{ m}^3/\text{ha}$ dans le cas particulier (cf planche 17).

Le produit $R \cdot H$ appelle cinq remarques importantes.

. Premièrement, s'il était le volume net du végétal, il exprimerait à peu de choses près la biomasse du fait que la masse volumique des êtres vivants ne s'éloigne guère de l'unité.

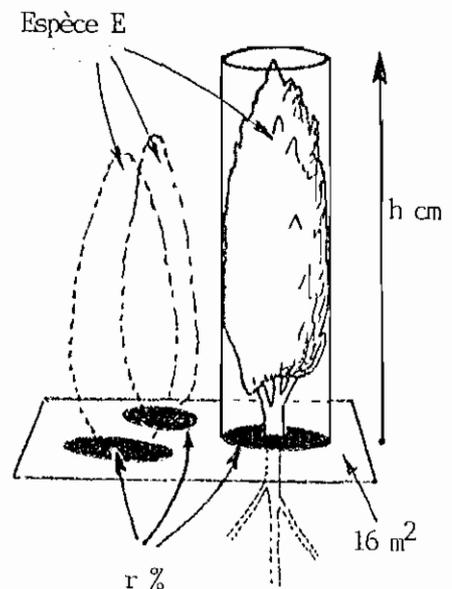
. Deuxièmement, son calcul est entaché d'erreur, par défaut de précision des mesures. Les hauteurs sont lues avec des mètres en ruban mais - comme le montrent les données précédentes, le plus souvent multiples de 10 - l'approximation est de + ou - 5 cm pour les grands arbrisseaux, soit 2.5 % de la hauteur réelle pour l'arbousier. Les coefficients d'abondance-dominance sont corrects (les équipes sont composées de trois membres qui ont subi un bon entraînement et se contrôlent mutuellement), mais la conversion en taux de recouvrement s'effectue dans une fourchette très lâche, le record de marge étant de + ou - 12.5 %. Toutefois il est permis d'admettre, selon une argumentation reprise et développée plus loin (cf § 4231), qu'en termes probabilistes ces erreurs tendent plus à se compenser qu'à se cumuler.

. Troisièmement, les hauteurs sont surestimées par principe puisque la moyenne pour R relevés - 20 dans l'exemple - est calculée à partir de la hauteur maximale des I individus de chaque relevé.

. Quatrièmement, le volume net fait l'objet d'une sous-estimation de principe par amputation fictive des organes souterrains.

. Cinquièmement, il est frappé d'une sur-estimation qui fait plus que compenser le déficit précédent. En effet $R \cdot H$, comme le montre l'illustration ci-contre, donne le volume de l'enveloppe droite des organes aériens du végétal. Cette enveloppe imaginaire est tout à fait comparable par la forme et les proportions aux boîtes protectrices de poupées folkloriques de collection ; elle englobe beaucoup d'air et n'a pourtant rien d'excessif, ni en long, ni en large.

Si l'on intègre toutes les remarques qui précèdent, le produit $R \cdot H$ est une notion originale, définie sans équivoque, distincte du volume réel des végétaux. Toutefois le classement hiérarchique suivant le produit $R \cdot H$ est sans doute identique à celui qu'on obtiendrait à partir des volumes nets (ou encore des biomasses), et sinon il en diffère très peu. C'est donc en toute bonne foi, pour les mêmes raisons que celles invoquées à propos des groupements portuaires, que la notion étroite de produit $R \cdot H$ cèdera la place dans la suite à celle plus large de volume.



HIERARCHIE DES BIOMASSES DANS DEUX GROUPEMENTS VEGETAUX PORTUAIRES VAROIS
(aux 4 saisons et en dg/m²)

Données expérimentales

	<i>Cystoseiretum strictae</i>				<i>Cystoseiretum crinitae</i>			
	P	E	A	H	P	E	A	H
1	32667	45973	23467	20213	17477	17065	8658	15840
2	6907	6819	4413	4579	4406	17058	3458	3885
3	6613	6467	2107	3173	4240	3262	3058	3028
4	5800	4195	2093	2147	3385	2265	2055	1258
5	5067	1707	1907	1600	2769	2228	1538	732
6	2005	1205	920	1451	1740	1440	1175	665
7	1933	1027	461	973	1532	1071	505	640
8	1133	800	427	747	1415	862	455	639
9	1107	773	301	696	1083	455	382	522
10	907	720	267	627	1074	431	332	480
11	733	507	267	576	997	308	320	468
12	720	480	240	336	991	295	318	455
13	640	347	200	301	431	278	182	345
14	525	320	181	293	345	271	172	258
15	355	293	173	267	295	271	112	240
16	240	267	160	245	234	271	111	222
17	213	219	107	213	222	234	110	158
18	192	213	56	133	212	185	86	119
19	187	173	27	120	185	185	74	103
20	179	157	19	120	185	172	74	98
21	120	152		120	172	148	62	74
22	99	133		107	148	129	62	74
23	99	133		80	140	98	60	68
24	80	104		67	128	37	49	68
25	80	83		53	123	37	42	62
26	53	80		40	111	37	37	62
27	53	64		27	82	37	37	62
28	43	64		24	74	25	37	62
29	40	40		19	74	25	26	54
30	35	27		13	49	25	25	49
31	35	13			37	12	18	49
32					37	12	18	37
33					34	12	12	37
34					31	12	12	26
35					25		12	25
36					25			25
37					25			21
38					25			18
39					18			12
40					12			12
41								10
42								
43								
44								
45								
46								
47								
48								

HIERARCHIE DES BIOMASSES DANS TROIS GROUPEMENTS VEGETAUX PORTUAIRES VAROIS
(aux 4 saisons et en dg/m²)

Données expérimentales

	<i>Ceramio-ullvetum</i>				<i>Ulvo- Antithamnietum plumulae</i>				Groupement à <i>Codium fragile</i>			
	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H
1	19646	16500	18800	8304	3167	4980	5193	4308	22840	36920	19000	17568
2	6586	6142	4860	7200	2059	2920	2440	4160	5400	10600	11600	7000
3	4548	4716	3460	5406	1880	2160	1360	3993	3400	7000	4000	4920
4	4508	4102	2484	5110	1752	1593	960	1627	2920	3892	1320	3600
5	2480	2360	1900	2500	1227	1167	840	1369	1640	2080	1120	1200
6	1878	2040	1186	1798	973	1133	533	1173	1000	700	520	920
7	1780	1580	968	1274	960	1127	533	1053	680	688	400	640
8	940	1060	950	880	920	1093	513	767	400	320	400	600
9	880	954	798	762	888	1073	431	720	380	276	320	548
10	854	570	794	616	880	667	413	507	292	200	280	360
11	790	560	702	556	880	600	373	480	236	80	120	320
12	624	474	440	420	840	567	280	453	200		92	280
13	546	300	328	330	812	448	267	333	120		80	272
14	474	280	188	280	733	440	200	320	28		72	200
15	363	240	160	262	713	265	187	280			56	188
16	270	220	126	236	460	193	173	253			28	160
17	260	206	126	224	253	173	167	247			16	124
18	220	200	118	220	233	133	133	227				52
19	200	156	112	200	229	120	120	200				48
20	180	64	82	138	213	93	93	187				36
21	160	26	80	120	207	93	87	180				16
22	150	26	74	70	200	87	80	173				
23	120	20	60	60	187	84	53	147				
24	120	20	60	48	147	40	53	133				
25	120		40	40	133	40	28	120				
26	108		40	40	103	40	27	120				
27	90		40	40	80	27	27	109				
28	80		40	40	80	27	20	100				
29	80		40	40	65	27	13	93				
30	62		20	30	60		13	80				
31	60			30	53		13	80				
32	60			30	53		13	80				
33	58			16	40			60				
34	46			16	40			53				
35	40			14	40			53				
36	40			12	40			53				
37	40				40			40				
38	26				13			27				
39	12							27				
40	12							19				
41								19				
42								16				
43								15				
44								13				
45								13				
46								11				
47								10				
48								10				

HIERARCHIE DES BIOMASSES DANS CINQ GROUPEMENTS VEGETAUX PORTUAIRES VAROIS
(en dg/m²)

Données expérimentales

	4 saisons (espèces précisées)					4 saisons (espèces anonymées)					toutes stations (espèces anonymées)				
	Cs	Cc	CU	UAp	Cv	Cs	Cc	CU	UAp	Cv	P	E	A	H	*
1	30580	14760	10845	3645	24082	30580	14760	15813	4412	24082	16505	19468	12606	14507	15142
2	5167	5680	9738	3620	8650	5680	7202	6197	2895	8650	4598	9052	4325	4965	5735
3	4993	2428	3746	1287	3460	4590	3397	4533	2348	4830	3892	4020	2614	3936	3615
4	4287	2257	3340	1237	3213	3559	2241	4051	1483	2933	3432	2840	1766	2420	2614
5	4187	1340	2624	996	2600	2570	1817	2310	1151	1510	2501	1870	1423	1403	1799
6	787	1330	1873	935	480	1395	1255	1726	953	785	1520	1364	901	1151	1234
7	673	1256	1636	807	362	1099	937	1401	918	602	1395	1140	583	920	1009
8	647	1204	1278	790	340	777	843	1277	823	430	1055	904	554	731	871
9	640	909	1168	760	320	719	611	849	643	381	929	748	456	649	658
10	587	724	882	674	260	630	579	709	617	283	883	542	427	522	593
11	540	666	700	672	250	521	523	652	583	189	818	443	380	489	532
12	493	506	595	657	220	444	515	490	535	143	769	403	298	415	471
13	487	493	510	587	209	372	309	376	465	118	559	313	226	326	356
14	467	400	361	580	195	330	261	306	423	75	473	301	175	279	307
15	440	338	352	336	190	272	230	257	361	61	405	241	145	254	262
16	413	268	289	295	141	228	210	213	270	47	283	214	130	231	215
17	280	243	258	240	130	188	181	203	210	35	216	188	120	200	181
18	267	171	222	208	103	149	151	190	182	13	197	160	93	164	154
19	260	169	207	189	100	127	137	167	167	12	183	143	80	145	138
20	260	169	200	155	72	119	132	116	147		174	112	66	128	120
21	240	156	184	133	47	98	114	97	142		156	97	58	113	106
22	200	142	180	133	30	85	103	80	135		142	87	55	99	96
23	187	123	76	123	24	78	92	65	118		131	75	44	84	84
24	147	117	75	120		63	71	62	93		113	41	41	76	68
25	120	116	70	113		54	66	50	80		108	34	28	67	59
26	113	101	70	109		43	62	47	73		90	34	26	65	54
27	100	98	65	105		36	55	43	61		71	28	26	60	47
28	100	82	65	86		33	50	40	57		66	24	24	57	43
29	87	80	53	83		25	45	40	50		61	21	19	52	38
30	87	72	50	77		19	37	28	41		48	14	15	45	30
31	80	69	50	70		12	29	23	37		42			43	25
32	67	62	49	50			26	23	37		37			39	22
33	67	58	40	47			24	19	27		32			31	18
34	60	46	40	46			20	16	25		29			26	16
35	60	45	35	43			16	14	23		26			25	14
36	60	43	31	43			15	13	23		26			25	13
37	47	43	30	43			14	12	20		26			19	12
38	33	38	30	41			12		10		16			14	
39	33	37	27	35										11	
40	27	34	27	28											
41	27	28	23	23											
42	27	22	20	20											
43	20	22	19	20											
44	20	22	15	13											
45	13	18	15	13											
46		17	10	11											
47		12		10											
48		12		10											

C.s. = *Cystoseinetum strictae* ; C.c. = *Cystoseinetum crenitae* ; C.u. = *Ceramio-Ulvetum* ;
UAp = *Ulvo-Antithamnetum plumulae* ; C.v. = Faciès à *Codium fragile*

P = printemps ; E = été ; A = automne ; H = hiver ; * = quatre saisons confondues

HIERARCHIE DES VOLUMES DANS UN MAQUIS A BRUYERE ARBORESCENTE ET UNE GARRIGUE A BRUYERE MULTIFLORE
(pendant 8 ou 9 années, et en m3 par hectare)

DONNEES EXPERIMENTALES

m a q u i s

g a r r i g u e

An	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1974	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
1	7750	7578	11631	10294	10327	10321	8579	9631	10785	2450	3720	3816	3615	5033	4170	5048	5114
2	4756	3851	6206	1990	4554	8770	8046	8919	7463	694	1414	1336	960	2465	1572	1840	1160
3	4476	3314	2476	1601	4067	3632	3101	5844	6432	370	680	1011	568	1328	955	1589	891
4	2612	1841	1973	1576	3264	3180	2978	3090	5737	358	413	488	421	688	446	1501	701
5	2086	1660	1812	1514	2578	2540	1869	2551	3252	313	348	356	353	508	353	368	618
6	2013	1626	1661	1234	1887	2156	972	2065	2296	215	236	199	225	382	317	259	311
7	1720	1287	1231	1065	1841	1158	817	1308	2140	143	143	193	201	235	288	239	224
8	1503	1081	1188	969	1681	859	718	1165	1777	89	91	165	108	218	281	206	216
9	1432	1054	1137	968	1131	832	698	979	1208	84	86	162	96	178	244	185	213
10	743	546	1033	872	945	829	629	963	1184	82	75	132	92	108	176	181	205
11	719	517	653	729	705	751	563	909	1178	81	43	64	86	97	77	125	181
12	557	387	393	635	665	476	510	757	869	74		53	57	87	66	45	127
13	488	233	221	528	634	379	441	645	777	61		47		79	56	39	127
14	276	198	162	383	623	253	237	535	770			41		71	40		85
15	220	140	74	356	410	249	189	174	588			38		51			84
16	165	72	73	354	408	189	109	64	467					43			63
17	113	62		177	225	165	87	46	464								60
18	48	40		65	205	136		44	463								
19	46			57	73	127		40	305								
20	45			52	36	101		37	200								
21				39	35	46			117								
etc.																	

3212. Calcul des moyennes

Dans un tableau de données expérimentales synthétiques (planche 16) et sur différents graphiques (planches 26, 27, 28, 29 et 34), plusieurs classements ont été amalgamés pour dégager des tendances de portée générale. Deux cas se présentent. Ou bien les listes regroupées demeurent nominales et les moyennes sont effectuées espèce par espèce, ou bien ces listes sont anonymées et les moyennes sont effectuées rang par rang. Le passage de l'une à l'autre formule entraîne des remaniements des profils hiérarchiques. Les perturbations demeurent cependant limitées en tête de classement :

- . Pour le *Cystoseiretum strictae*, *Cystoseira stricta* est toujours en tête.
- . Pour le *Cystoseiretum crinitae*, *Halopteris scoparia* est toujours en tête.
- . Pour le *Ceramio-Ulvetum*, *Ceramium ciliatum* & *Cladophora prolifera* prennent l'avantage selon la saison.
- . Pour l'*Ulvo-Antithamnetum plumulae*, *Halopteris scoparia* & *Cladophora prolifera* font de même.
- . Pour le groupement à *Codium fragile*, cette espèce est toujours en tête.
- . Pour le maquis à bruyère arborescente, *Erica arborea* est presque toujours en tête (exceptionnellement *Arbutus unedo* par recadrage des stations).
- . Pour la garrigue à bruyère multiflore, *Erica multiflora* est toujours en tête et en outre *Rosmarinus officinalis* toujours en seconde position.

Lorsque les regroupements portent sur des associations végétales différentes, non seulement l'anonymat des listes est de règle, mais encore une pondération est opérée. Pour l'ensemble des groupements portuaires, le mode de calcul est le suivant :

$$\text{Moyenne} = (\text{Cs} * 6 + \text{Cc} * 13 + \text{CU} * 8 + \text{UAp} * 12 + \text{Cf} * 4) / 43$$

où Cs, Cc, CU, UAp et Cf, initiales qui rappellent les noms des groupements, en représentent la masse moyenne pour chaque rang du classement. Rappelons que les cinq groupements sont connus de stations inégalement nombreuses.

3213. Limite de fiabilité

Quel que soit le groupement étudié, les espèces recensées n'ont pas toutes été prises en compte pour l'établissement des profils hiérarchiques. Exemple révélateur, le cas du *Cystoseiretum strictae* est traité à partir de 20 à 31 espèces selon la saison, 45 pour l'année, alors que l'inventaire complet réunit 60 espèces et que la limite théorique calculée est de 104 espèces (cf § 23221).

En effet les espèces très peu abondantes, identifiées avec autant de scrupules que les autres, n'ont bien souvent fait l'objet que d'une estimation quantitative sommaire. Dans le maquis ou la garrigue, le symbole + indique par restriction une présence doublée de rareté ; il n'est pas exploitable pour le calcul des recouvrements moyens. Dans les groupements portuaires, les espèces dont le poids égoutté descend au-dessous du gramme dans un relevé (sur 625 cm²) ont été pesées au décigramme près par des membres de notre équipe de recherche, mais simplement affectées du signe + par d'autres. Il n'y a là aucune négligence coupable, mais seulement l'application machinale d'une pratique de routine. Nous ne pouvions alors imaginer qu'un modèle logarithmique restituerait leur pleine importance quantitative aux espèces les plus modestes en exerçant un effet de loupe sur leurs biomasses.

La limite de fiabilité a été fixée à 10 dg/m² pour les groupements portuaires et à 35 m³/ha pour le maquis et la garrigue. Il semble dans les deux cas (surtout le premier) que la barre soit encore placée trop bas. Mais l'éviction d'espèces de rang inférieur dans les statistiques et les graphiques a pour rançon le rétrécissement du support expérimental de la modélisation. Les limites de fiabilité admises conventionnellement sanctionnent un souci de compromis entre des nécessités difficilement conciliables.

322. Modélisation

Au cours d'une étude préliminaire de la hiérarchie des biomasses (J.GUICHENEZ et P.VIGNES 1973), les faits suivants étaient déjà mis en évidence :

. En coordonnées normales, la courbe expérimentale a une allure de toboggan : pente d'abord abrupte, courbure voisine d'un arc de $\pi/2$, très long palier subhorizontal ; on n'observe aucun décrochement suggérant un hiatus entre des strates de végétation successives.

. En coordonnée normale-logarithmique, la courbe expérimentale est voisine d'une droite oblique. La relation entre biomasse ou volume et classement selon la même variable présente une bonne adéquation avec une fonction exponentielle.

. L'adéquation est encore meilleure si l'on prend pour modèles deux fonctions exponentielles se relayant au cinquième rang du classement :

$$\begin{aligned} \text{Log (Y)} &= a_1 * X + b_1 \text{ pour } 6 > X > 0 \\ \text{Log (Y)} &= a_2 * X + b_2 \text{ pour } X > 4 \end{aligned}$$

Nous pouvons optimiser aujourd'hui, à travers des graphiques tridimensionnels (planche 18) construits par ordinateur,* notre approche du modèle logarithmique, tout en anticipant quelque peu sur des tendances qui seront approfondies plus loin. Ces graphiques représentent l'évolution de profils hiérarchiques sur deux années successives présumées rigoureusement répétitives. Ce doublement permet d'observer au moins une fois dans son intégralité tout accident de relief porteur de signification. Les courbes expérimentales - donc irrégulières - grillagées, stoppées à la limite de fiabilité matérialisée par un plan qu'elles affleurent par des contacts en lame de couteau, peuvent sembler difficiles à déchiffrer. Pourtant elles laissent apparaître un certain nombre de faits indiscutables :

. Premièrement, les lignes de plus grande pente sont subrectilignes dans leur majeure partie.

. Deuxièmement, la pente est généralement beaucoup plus forte à son début. Un profil hiérarchique instantané ressemble donc à un ski qui s'appuierait très obliquement contre un mur par sa spatule.

. Troisièmement, le modelé avec "collines" et "vallées" traduit un grand balancement annuel. Les "collines" ne prennent pas forcément naissance aux points culminants de la "crête" initiale.

. Quatrièmement, les pentes varient d'un groupement à un autre et - pour un même groupement - d'une saison à une autre.

. Cinquièmement, la figure la plus régulière et la plus lisible correspond à un comportement moyen, à la suite d'un traitement qui associe anonymat et pondération.

La modélisation est réalisée automatiquement sur ordinateur à l'aide d'un logiciel spécial, mais relativement classique, qui digère les données brutes, calcule les paramètres du double modèle, affiche les résultats, construit des graphiques à coordonnées normales et normale-logarithmique sur lesquels les points expérimentaux sont superposés à la courbe modélisée.**

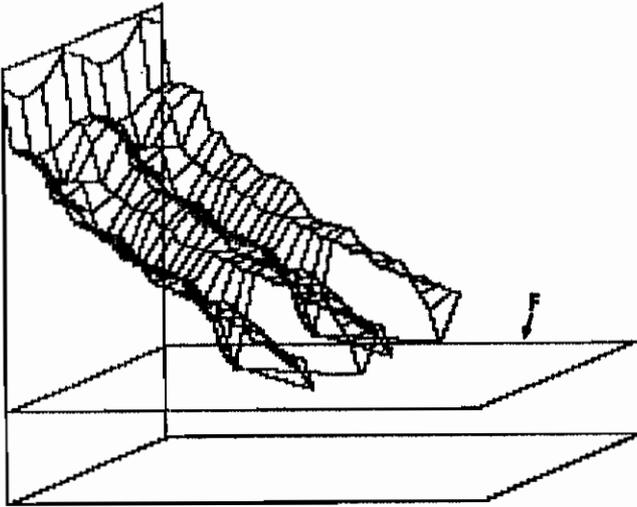
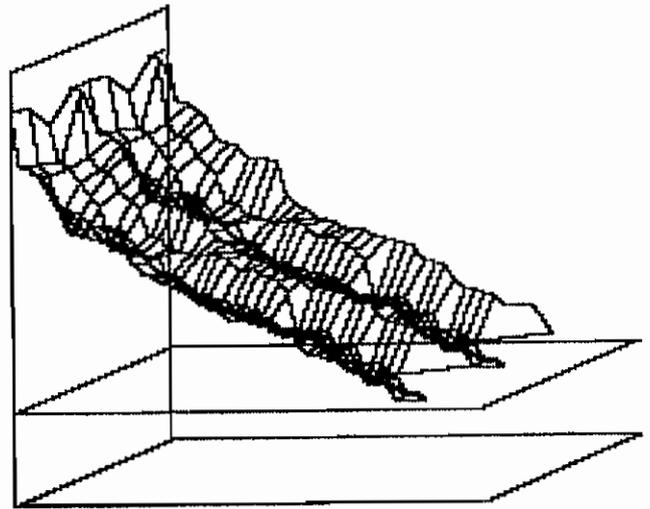
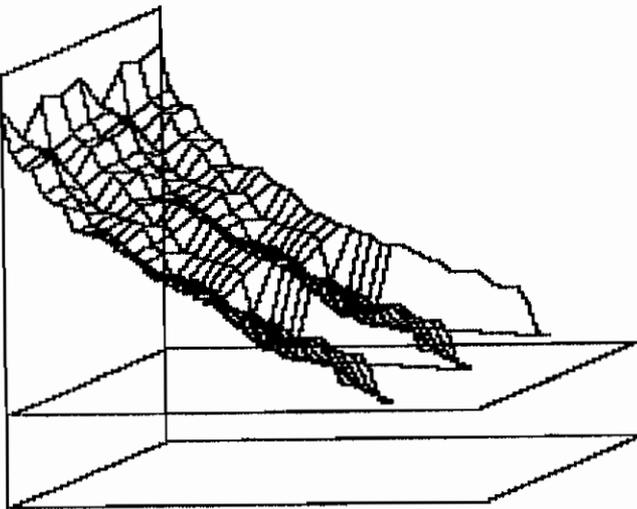
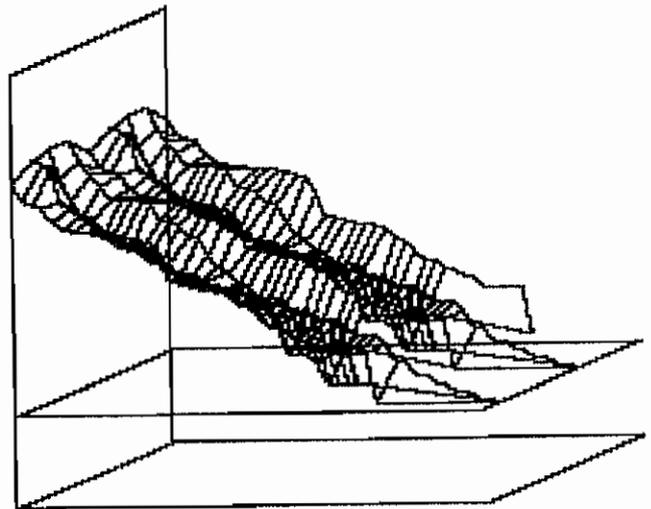
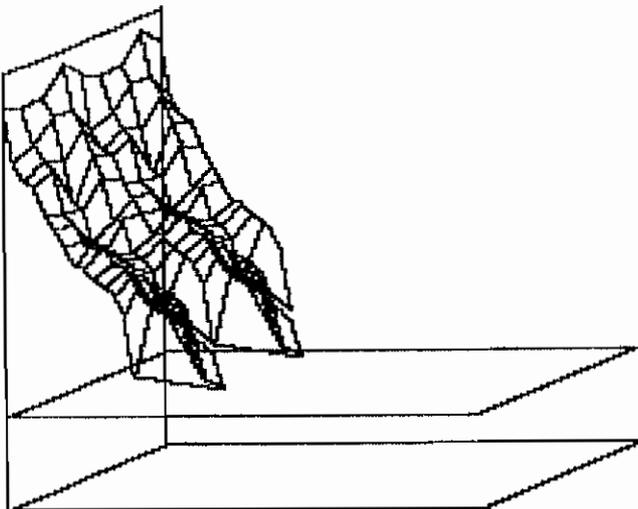
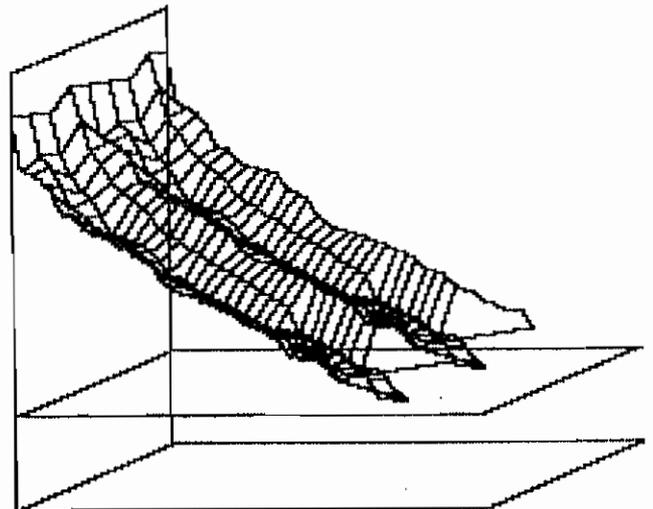
323. Tendances générales après traitement statistique et modélisation

3231. Adéquation du modèle aux faits expérimentaux

Conforme à la définition générale qui en a été donnée (cf § 11213), l'adéquation est calculée soit pour l'unique segment de la courbe logarithmique (6 cas relatifs au maquis, planche 20), soit pour chacun des deux segments successifs (planche 19 et autres cas de la planche 20).

* Voir annexe 6 : logiciel "RELIEF";

** Voir annexe 6 : logiciel "HIVO2".

*Cystoseiretum strictae**Cystoseiretum crinitae**Ceramio-Ulvetum**Ulvo-Antithamnietum plumulae*Groupement à *Codium fragile*

Tous groupements (esp. anonymées)

CYCLE ANNUEL DE LA HIERARCHIE DES BIOMASSES DES ESPECES ALGALES
- DANS CINQ GROUPEMENTS PORTUAIRES VAROIS

Ordonnées : logarithme du "poids égoutté" en dg (valeurs expérimentales) de 0 à 10.88 ; le plan F, d'ordonnée 2.30, situe la limite de fiabilité
Abscisses : rang en fonction du "poids égoutté" décroissant, de 1 à 48
Troisième axe (d'arrière en avant) : temps en trimestres sur deux années d'un premier printemps à un troisième printemps

MODELISATION DE LA HIERARCHIE DES ESPECES
EN FONCTION DE LEUR POIDS EGOUTTE
DANS CINQ GROUPEMENTS VEGETAUX PORTUAIRES VAROIS

a = pente et b = logarithme de l'ordonnée initiale de chaque segment.
Pour les données expérimentales correspondantes cf planches et

Groupements	Saisons	Premier segment			Deuxième segment			Adéquation pondérée
		- a ₁	b ₁	Adéqu.	- a ₂	b ₂	Adéqu.	
<i>Cystoseiretum strictae</i>	P	0.390	9.83	0.956	0.175	8.46	0.961	0.960
	E	0.707	10.24	0.955	0.149	7.86	0.959	0.958
	A	0.577	9.42	0.941	0.233	7.97	0.930	0.932
	H	0.583	9.46	0.961	0.175	8.01	0.966	0.965
	PEAH	0.416	9.65	0.946	0.105	7.47	0.951	0.950
	PEAH*	0.542	9.77	0.955	0.176	8.09	0.973	0.970
<i>Cystoseiretum-crinidae</i>	P	0.395	9.30	0.961	0.140	8.03	0.954	0.955
	E	0.609	9.82	0.956	0.168	7.92	0.939	0.941
	A	0.398	8.84	0.979	0.143	7.17	0.945	0.950
	H	0.728	9.39	0.971	0.116	7.08	0.956	0.958
	PEAH	0.572	9.34	0.971	0.103	7.35	0.957	0.959
	PEAH*	0.536	9.44	0.980	0.141	7.62	0.971	0.972
<i>Ceramio-Ulvetum</i>	P	0.452	9.57	0.971	0.129	7.87	0.954	0.956
	E	0.429	9.45	0.977	0.250	8.87	0.942	0.949
	A	0.526	9.42	0.964	0.168	7.86	0.947	0.950
	H	0.274	9.12	0.983	0.160	7.95	0.953	0.957
	PEAH	0.391	9.32	0.978	0.121	7.68	0.937	0.942
	PEAH*	0.427	9.43	0.978	0.161	8.00	0.963	0.965
<i>Ulvo-Antithamnetum plumulae</i>	P	0.206	7.97	0.988	0.127	7.87	0.956	0.960
	E	0.351	8.42	0.992	0.180	8.12	0.966	0.971
	A	0.458	8.35	0.976	0.160	7.43	0.961	0.964
	H	0.323	8.57	0.973	0.107	7.37	0.964	0.965
	PEAH	0.367	8.25	0.971	0.108	7.40	0.964	0.964
	PEAH*	0.340	8.37	0.993	0.134	7.64	0.977	0.979
Groupement à <i>Codium fragile</i>	P	0.588	9.60	0.963	0.360	8.79	0.942	0.949
	E	0.675	10.26	0.979	0.471	9.27	0.962	0.969
	A	0.784	9.91	0.973	0.313	8.11	0.956	0.960
	H	0.603	9.69	0.977	0.232	8.11	0.948	0.954
	PEAH	0.544	9.74	0.964	0.176	7.43	0.928	0.935
	PEAH*	0.662	9.91	0.985	0.322	8.47	0.964	0.969
Ensemble des groupements	P*	0.407	9.29	0.964	0.142	8.00	0.968	0.968
	E*	0.584	9.72	0.983	0.182	8.09	0.976	0.977
	A*	0.526	9.14	0.972	0.169	7.52	0.972	0.972
	H*	0.539	9.36	0.979	0.128	7.44	0.970	0.971
	PEAH*	0.505	9.38	0.979	0.151	7.56	0.979	0.979

* signifie que la moyenne est opérée à partir de listes anonymées

MODELISATION DE LA HIERARCHIE DES ESPECES

EN FONCTION DU VOLUME DES ENVELOPPES

DANS UN MAQUIS A BRUYERE ARBORESCENTE ET UNE GARRIGUE A BRUYERE MULTIFLORE

a = pente et b = logarithme de l'ordonnée initiale de chaque segment

Pour les données expérimentales correspondantes cf planche

Groupements	Années	Premier segment			Deuxième segment			Adéquation pondérée
		- a ₁	b ₁	Adéqu.	- a ₂	b ₂	Adéqu.	
MAQUIS	1973	0.269	9.00	0.978				0.978
	1974	0.279	8.76	0.980				0.980
	1975	0.308	9.03	0.967				0.967
	1976	0.215	8.41	0.961				0.961
	1977	0.240	8.99	0.968				0.968
	1978	0.382	9.25	0.987	0.220	8.59	0.984	0.985
	1979	0.404	9.14	0.987	0.218	8.27	0.978	0.980
	1980	0.297	9.27	0.963				0.963
	1981	0.266	9.28	0.992	0.172	8.70	0.984	0.986
	Toutes	0.381	9.08	0.997	0.213	8.63	0.986	0.989
	Toutes*	0.368	9.12	0.996	0.245	8.89	0.984	0.987
GARRIGUE	1974	0.478	7.33	0.969	0.218	6.39	0.975	0.973
	1976	0.597	7.97	0.981	0.343	7.15	0.984	0.983
	1977	0.575	8.04	0.985	0.230	6.69	0.983	0.984
	1978	0.548	7.76	0.973	0.295	7.01	0.977	0.976
	1979	0.586	8.43	0.992	0.220	6.93	0.986	0.987
	1980	0.620	8.14	0.986	0.272	7.28	0.977	0.980
	1981	0.544	8.42	0.974	0.301	7.36	0.970	0.971
	1982	0.473	8.02	0.969	0.200	6.99	0.974	0.973
	Toutes	0.585	8.04	0.980	0.236	7.02	0.981	0.980
Toutes*	0.548	8.07	0.985	0.248	6.95	0.991	0.989	

* signifie que la moyenne est opérée à partir de listes anonymées

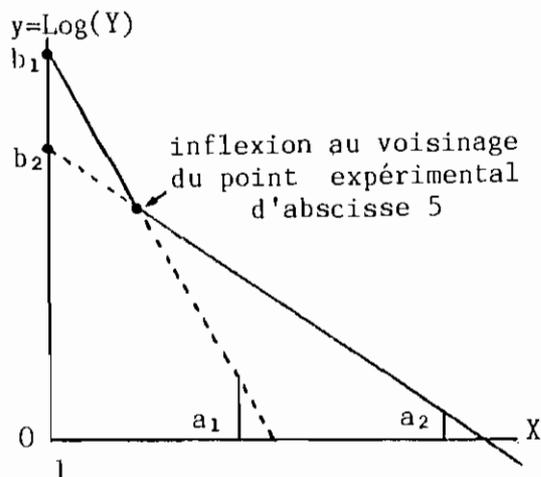
. En travaillant sur des listes anonymées (de b à c puis à d, et de f à g), l'adéquation progresse jusqu'à ses valeurs-record, de l'ordre de 0.98 ou 0.99. Comme de telles conditions de traitement dégagent des comportements-standard, une bonne adéquation apporte au modèle une caution irremplaçable pour en conforter la crédibilité.

. Enfin, pour les groupements portuaires, l'adéquation connaît en cours d'année des fluctuations (h), avec une faiblesse en automne dont nous verrons plus loin qu'il s'agit d'une saison de crise (cf § 43221 et § 43322).

3232. Eléments remarquables du modèle

32321. Les paramètres a_1 et a_2

Il s'agit des pentes des droites de régression portant les deux segments successifs de la courbe modélisée. Leurs valeurs sont négatives. Ces pentes ne doivent pas être comprises comme les tangentes d'angles d'incidence car les axes ne peuvent être orthonormés ; ils ne sont pas réductibles à une même échelle. La pente a_1 se définit ainsi : diminution moyenne du volume ou de la masse lorsque le rang dans le classement augmente d'une unité.



Pour les groupements portuaires où la masse est exprimée en dg/m^2

a_1 varie de -0.206 à -0.784

a_2 varie de -0.103 à -0.360

Pour le maquis à bruyère arborescente et la garrigue à bruyère multiflore où le volume est exprimé en m^3/ha

a_1 varie de -0.215 à -0.620

a_2 varie de -0.172 à -0.301

Sans énoncer de règle absolue, a_1 est souvent proche du double de a_2 . La pente a_2 semble être un paramètre plus décisif que la pente a_1 . Cette dernière caractérise la tendance hiérarchique pour les cinq premières espèces seulement. L'autre accompagne la tendance pour un nombre d'espèces variable, mais toujours très supérieur ; une valeur faible de a_2 annonce un riche inventaire, réel et surtout potentiel.

32322. Les paramètres b_1 et b_2

Il s'agit des ordonnées d'origine, non pas des segments successifs du modèle, mais des demi-droites de régression qui les portent.

Pour les groupements portuaires où la masse est exprimée en dg/m^2

b_1 varie de 8.25 à 10.26

b_2 varie de 7.08 à 9.27

Pour le maquis à bruyère arborescente et la garrigue à bruyère multiflore où le volume est exprimé en m^3/ha

b_1 varie de 7.33 à 9.37

b_2 varie de 6.39 à 8.89

L'écart relatif est bien moindre entre b_1 et b_2 qu'entre a_1 et a_2 car b_2 représente souvent environ $9/10$ de b_1 .

Le paramètre b_1 semble plus significatif que b_2 . En effet il suggère la position d'origine du profil hiérarchique idéal et il a seul une traduction concrète. Bien entendu, la valeur de b_1 est modélisée et, compte tenu de la distorsion d'échelle qui résulte de la transformation logarithmique, elle peut correspondre à une masse ou un volume fortement surestimé ou sous-estimé, pour l'espèce en tête de classement. Quand b_1 vaut 10.26 pour un groupement portuaire, $Y_1 = \text{Exp}(b_1) = 28566 \text{ dg/cm}^2$ (valeur expérimentale : 36920). Quand b_1 vaut 9.37 pour le maquis à bruyère arborescente, $Y_1 = \text{Exp}(b_1) = 11731 \text{ m}^3/\text{ha}$ (valeur expérimentale : 10785). Par conséquent les valeurs de b_1 doivent être regardées, non pas comme une sorte de rectification de données expérimentales entachées d'erreur, mais comme l'expression d'une tendance forte.

Au total nous tiendrons surtout compte, pour le premier segment du modèle, de la hauteur de chute b_1 et, pour le deuxième segment, de la pente a_2 .

3233. La limite de l'extrapolation

La représentation la plus familière d'une fonction exponentielle est une courbe qui s'élève de plus en plus vite, de la gauche vers la droite du graphique. En mathématiques l'envol irrésistible de la courbe la conduit vers une ordonnée infinie. En biologie, des phénomènes antagonistes introduisent une fonction de freinage et la courbe, après un essor initial, s'infléchit et termine sa trajectoire par un palier ou par une chute. Dans le cas présent, il n'y a ni freinage, ni développement illimité. La courbe est stoppée en pleine ascension au niveau de l'espèce-leader. On ne peut envisager d'extrapolation de sens progressif. Ce blocage de principe à l'une des extrémités des courbes, aussi bien expérimentales que modélisées, justifie l'orientation des graphiques. La limite absolue des courbes s'adosse à l'axe des ordonnées et le classement est dégressif.

Est-il permis d'extrapoler à l'autre bout de la courbe, inachevé de parti pris ? Certainement oui ! Si l'on se reporte aux figures tridimensionnelles (planche 18), les profils instantanés qui les composent pourraient traverser d'abord le plan F de fiabilité, la masse tombant au-dessous de 10 dg, puis le plan de base ($\text{Log}(Y) = 0$), la masse plongeant au-dessous de 1 dg pour un mètre carré. La limite d'extrapolation en abscisses est l'effectif complet (et fini) des espèces de producteurs végétaux de la biocénose, microflore incluse. A partir d'un certain rang du classement, des espèces microscopiques commencent vraisemblablement à s'intercaler avant des espèces macroscopiques dont la population cumule une biomasse inférieure à la leur.

La partie extrapolée des courbes s'avère en général beaucoup plus longue que la partie exprimée. En prolonge-t-elle les tendances ? Il est bien entendu impossible de formuler une réponse péremptoire, faute des preuves expérimentales qu'apporteraient ou non de nouvelles sessions de recherche. Pourtant je suis enclin à un pari prudent sur la rectitude des tendances. En effet, en amputant les listes des espèces sous-représentées, imparfaitement quantifiées par les équipes à l'oeuvre sur le terrain, nous obéissons à des contraintes éthiques et méthodologiques. Mais cette interruption ne coïncide pas avec une sorte d'articulation dans l'inventaire, entre des sous-ensembles qualitativement distincts. En toute éventualité, le modèle proposé, au même titre que tout autre, assume la fonction d'une référence commode tant que les faits ne le condamnent pas.

33. ETUDE COMPARATIVE DES GROUPEMENTS

331. Principe de la comparaison

3311. Tableaux synoptiques

Ces tableaux (planches 19 et 20) réunissent seulement les données immédiates de la modélisation, paramètres a et b, adéquation, déjà évoqués et qui seront repris dans une intention différente. Contrairement aux thèmes précédent et suivant, l'extrême simplicité du modèle n'incite pas au rajout de paramètres synthétiques.

3312. Graphiques

Sur tous les graphiques (planches 21 à 34), qu'ils soient à coordonnées normales ou normales-logarithmiques, et aussi bien pour les points expérimentaux (petits carrés) que pour les courbes modélisées (trait continu), l'échelle des abscisses est uniforme : rang dans le classement, de 1 à 49. Les 48 espaces ainsi définis correspondent à 192 points (4 fois plus) sur la grille d'écran graphique de l'ordinateur.

En ordonnées, des choix différents ont prévalu. La partie de l'axe représentée couvre 160 points sur la grille d'écran graphique. Les ordonnées des points expérimentaux ou modélisés, très inférieures à cette valeur quand elles sont logarithmiques, souvent très supérieures quand elles sont normales, doivent être transformées en conséquence (multiplication par une constante K).

. Graphiques à ordonnées normales des groupements portuaires :

$$Y = \text{masse en dg/m}^2 \quad K = 0.03$$

$$y = Y * 0.03 = \text{Exp} (a * X + b) * 0.03$$

L'échelle des ordonnées, pour Y, va de 0 à 5333.

. Graphiques à ordonnées logarithmiques des groupements portuaires :

$$Y = \text{masse en dg/m}^2 \quad K = 14.7$$

$$y = \text{Log} (Y) * 14.7 = (a * X + b) * 14.7$$

L'échelle des ordonnées, pour Log (Y), va de 0 à 10.884 ; pour Y, elle va de 1 à 53316, soit environ 10 fois plus que précédemment.

. Graphiques à ordonnées normales d'un maquis et d'une garrigue :

$$Y = \text{volume en m}^3/\text{ha} \quad K = 0.02$$

$$y = Y * 0.02 = \text{Exp} (a * X + b) * 0.02$$

L'échelle des ordonnées, pour Y, va de 0 à 8000.

. Graphiques à ordonnées logarithmiques d'un maquis et d'une garrigue :

$$Y = \text{volume en m}^3/\text{ha} \quad K = 11$$

$$y = \text{Log} (Y) * 11 = (a * X + b) * 11$$

L'échelle des ordonnées, pour Log (Y), va de -5 à 9.545 ; pour Y, elle va d'environ 0 (exactement 0.0067) à 13975.

On note deux particularités qui opposent dans leur conception les graphiques à ordonnées normales aux graphiques à ordonnées logarithmiques :

. D'abord, sur les premiers, la partie initiale des courbes - subverticale - fait le plus souvent défaut, parfois sur une grande hauteur ; ce n'est jamais le cas sur les seconds.

. Ensuite, le point d'inflexion qui sépare les sections de courbe représentant les deux sous-modèles est peu apparent sur les premiers et très visible sur les seconds.

Ces particularités sont liées au choix des valeurs distinctes de K. Pour les courbes à ordonnées logarithmiques, il m'a paru indispensable d'en montrer l'articulation vers la cinquième place du classement. Pour les courbes à ordonnées normales, j'ai préféré mettre en lumière la zone de forte courbure en lui épargnant un écrasement excessif contre l'axe des abscisses.

332. Tendances remarquables

3321. Tendances collectives

Pour l'ensemble des cas non regroupés (profils hiérarchiques saisonniers des groupements portuaires varois, profils annuels d'un maquis et d'une garrigue, établis à partir de listes nominales), l'adéquation moyenne du double modèle logarithmique aux faits expérimentaux est de 0.965. Pour l'ensemble des cas regroupés (profils établis à partir de listes anonymées), elle monte à 0.983.

Ces scores bons à très bons ne sont pas implicitement contenus dans le principe du modèle, apte par éventualité à restituer une image ordonnée de n'importe quelle collection aléatoire de nombres. La preuve en est que l'adéquation diminue sensiblement, jusqu'à 0.950, pour des amalgames moins pertinents du point de vue biologique (groupements individualisés, listes nominales, mais saisons confondues).

Ce qui caractérise surtout l'ensemble des profils hiérarchiques, c'est le partage profondément **inégalitaire** de la biomasse entre les producteurs. Quelques espèces détiennent la majeure partie du capital naturel, la plupart se partageant le restant. Parmi les premières entre autres, il n'y a pas de **véritables ex-aequo**, au moins dans les périodes où la situation de la biocénose apparaît relativement stabilisée. Tout se passe comme si une certaine collection de "**niches quantitatives**" était laissée à disposition des végétaux, niches croissantes selon un gradient accéléré, comme les coupures d'une monnaie ou les poids d'une balance, l'image la mieux adaptée étant sans doute celle des anciens calibres en étain pour le commerce des liquides ou du grain.*

En ce qui concerne les espèces dominantes, un profil hiérarchique selon une fonction logarithmique simple en consacrerait déjà l'avantage écrasant. Mais la première partie de la courbe, à pente plus forte, marque pour elles comme une sorte de **surprime**. Cependant les courbes à ordonnées normales ou logarithmiques ont même **allure dépouillée** dans tous les cas. Elles semblent ignorer la discontinuité apportée par la stratification. De ce point de vue, il y a unité de comportement entre un maquis et un groupement algal.

La constance des profils hiérarchiques, dans des groupements pourtant bien distincts, les uns marins, les autres terrestres, constitue une présomption de généralité d'une règle d'organisation jusqu'à preuve du contraire. Comme dans le cas de la relation entre superficie d'échantillons de biocénoses et nombres d'espèces de producteurs, on ne peut que prendre acte de la rencontre heureuse entre un **ordre intrinsèque** caractéristique de la biocénose et un **ordre extrinsèque** de nature méthodologique.

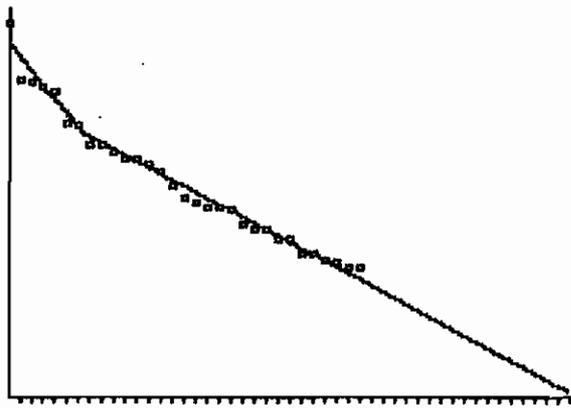
3322. Tendances particulières

33221. Groupements portuaires varois

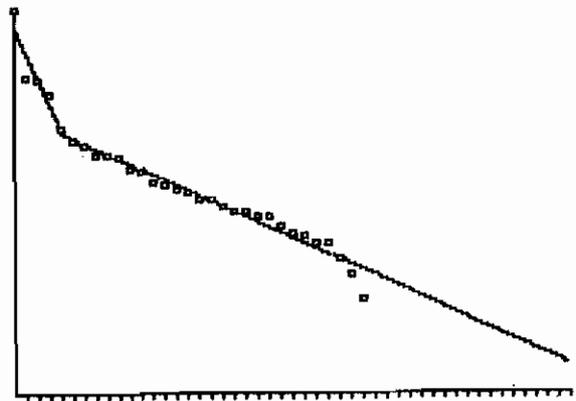
332211. Tendances stationnelles

Deux sortes de tendances se manifestent, l'une objective, les autres procédant d'un artefact méthodologique, d'ailleurs exemplaire et justifiant une mise en garde à l'intention des chercheurs qui peuvent s'y trouver confrontés.

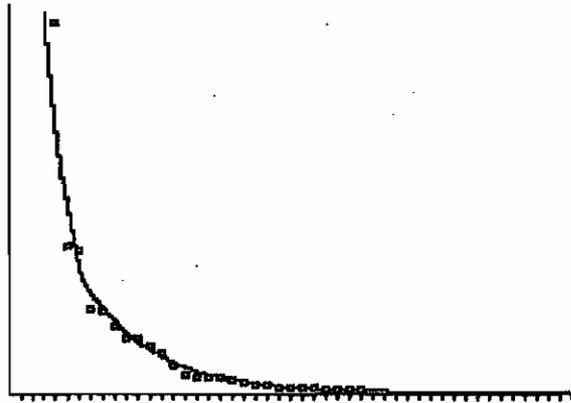
* Voir annexe 4 pour les analogies entre courbes "rang-biomasse" et les courbes "rang-fréquence"



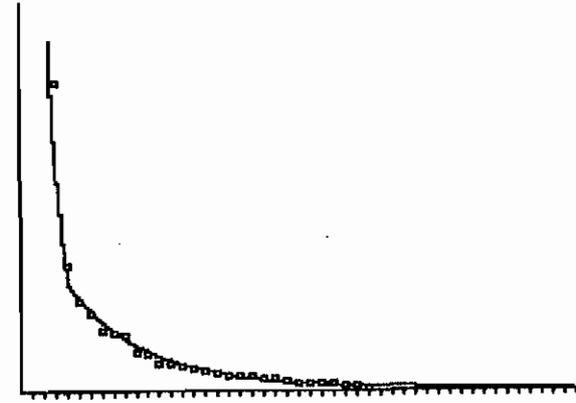
PRINTEMPS



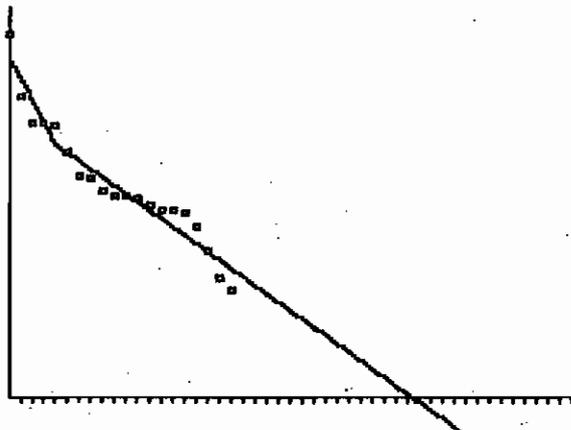
ETE



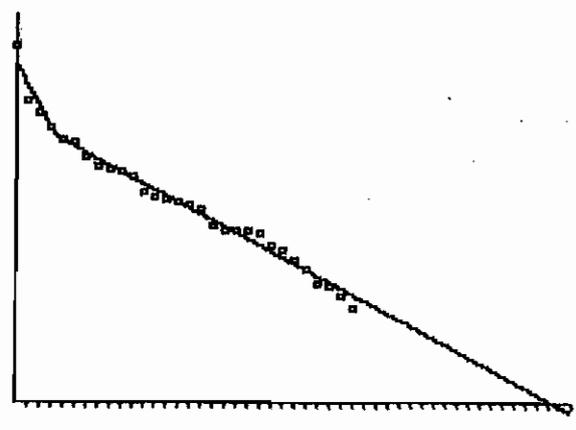
PRINTEMPS



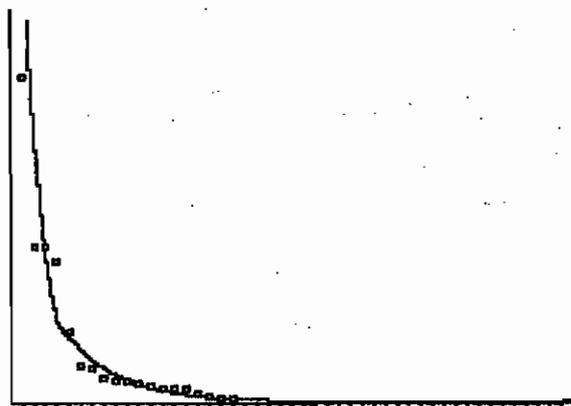
ETE



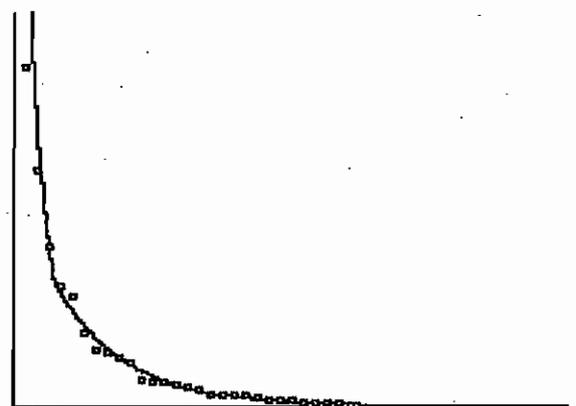
AUTOMNE



HIVER



AUTOMNE



HIVER

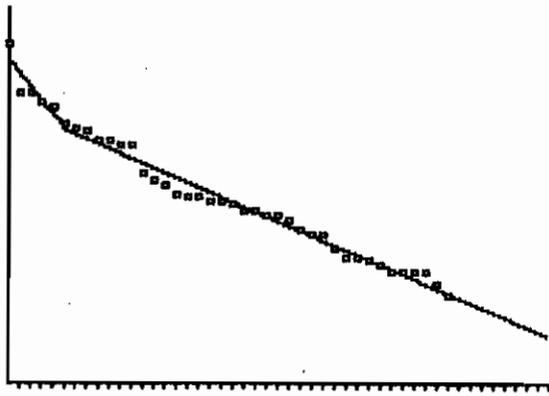
Hierarchie des biomasses de producteurs

Ordonnées : biomasses en g/m^2 (10 à 10,884 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5333 pour les ordonnées normales)

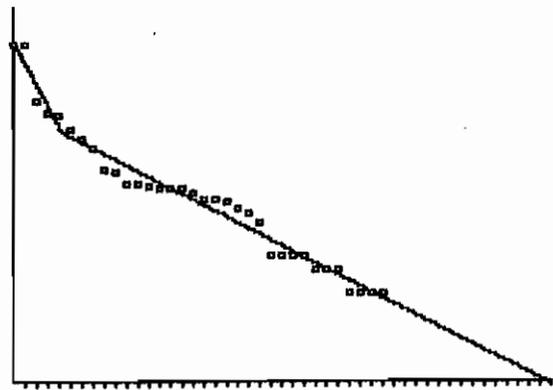
Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

Cystoseiretum strictae dans des ports varois

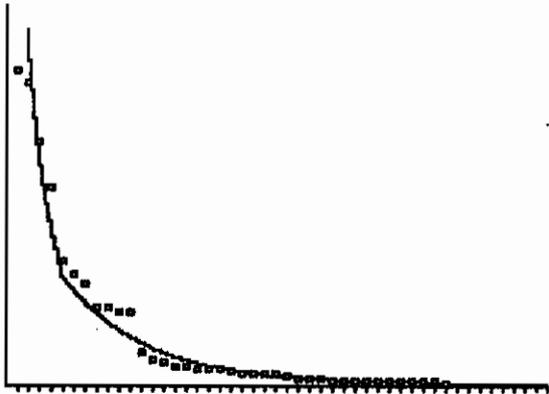
(6 relevés)



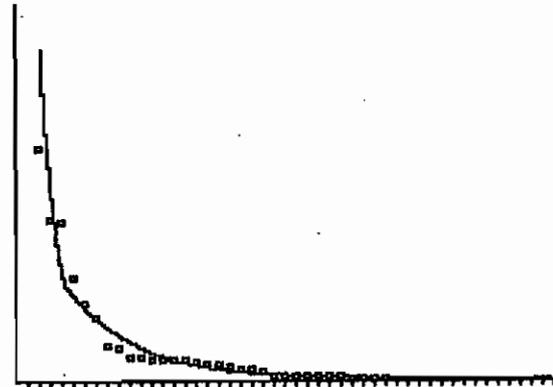
PRINTEMPS



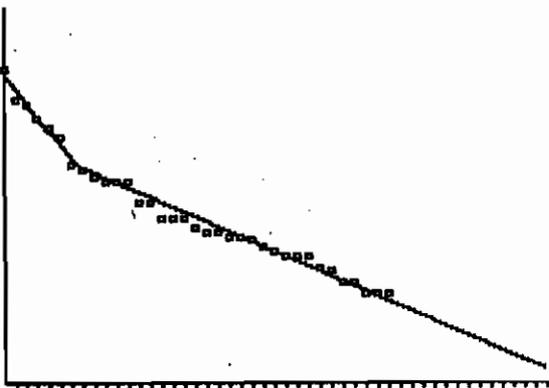
ETE



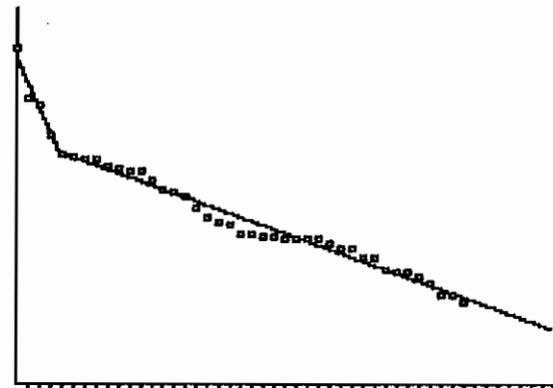
PRINTEMPS



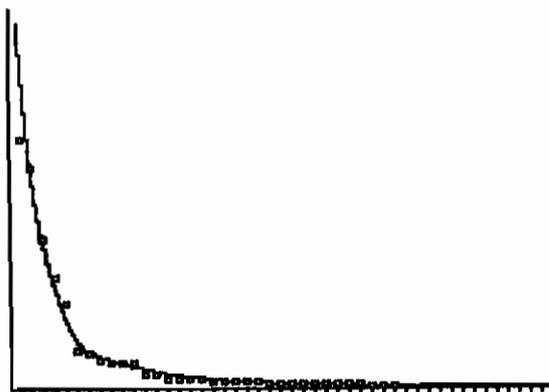
ETE



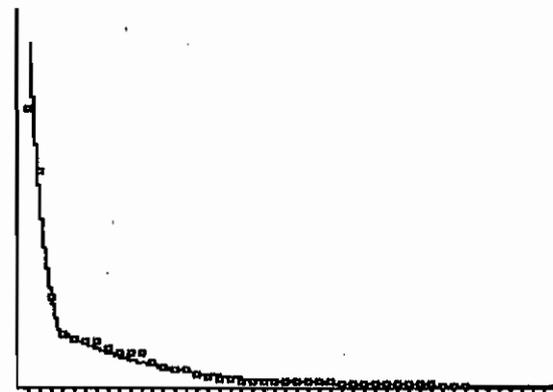
AUTOMNE



HIVER



AUTOMNE



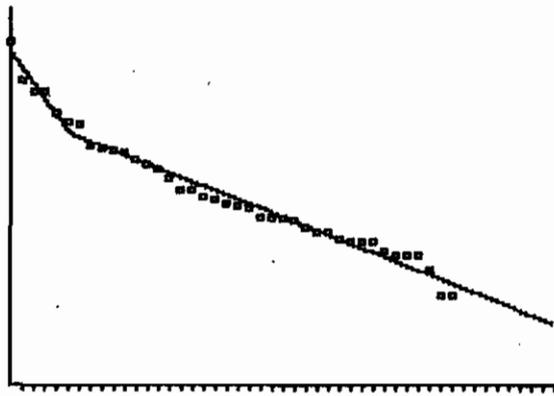
HIVER

Hierarchie des biomasses de producteurs

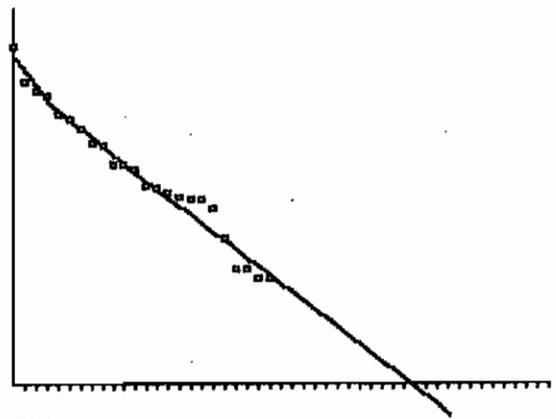
Ordonnées : biomasses en g/m^2 (0 à 10,884 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5133 pour les ordonnées normales)

Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

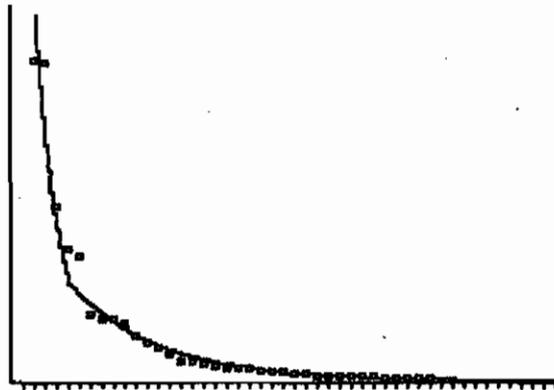
Cystoseiretum crinitae dans des ports varois
(13 relevés)



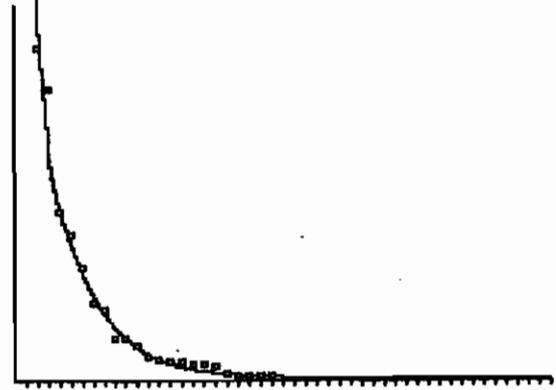
PRINTEMPS



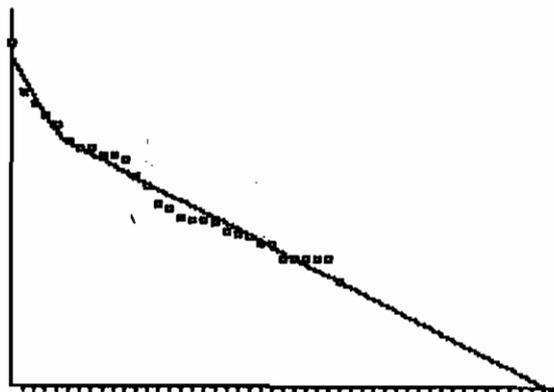
ETE



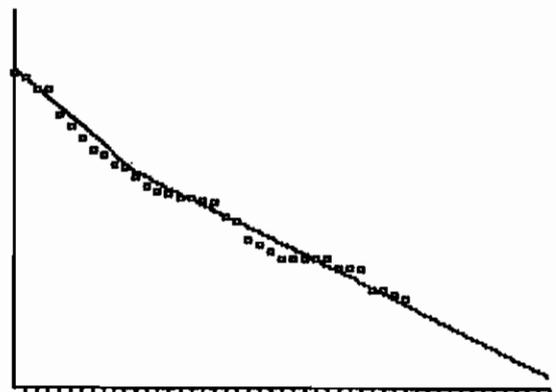
PRINTEMPS



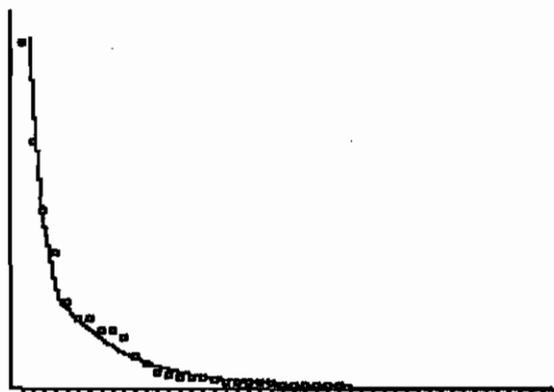
ETE



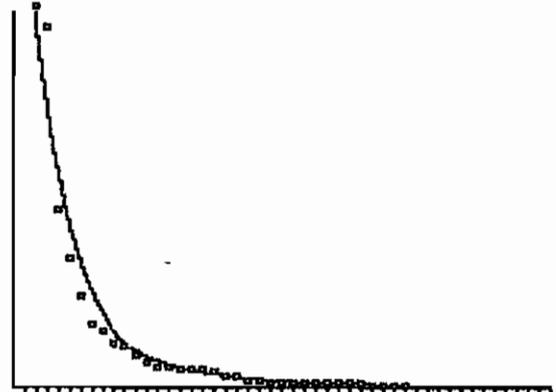
AUTOMNE



HIVER



AUTOMNE



HIVER

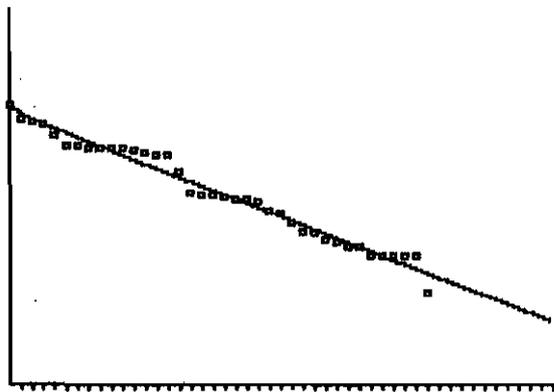
Hiérarchie des biomasses de producteurs

Ordonnées : biomasses en g/m^2 (0 à 10,884 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5333 pour les ordonnées normales)

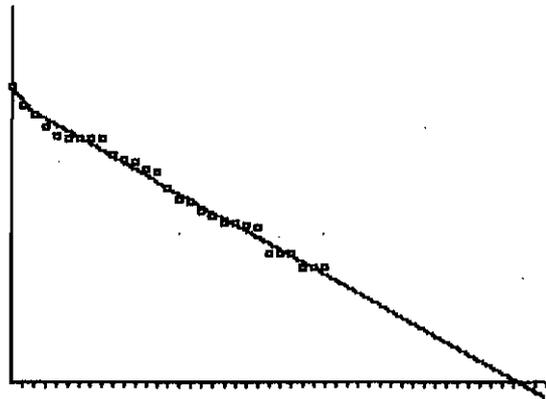
Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

Ceramio-Ulvetum dans des ports varois

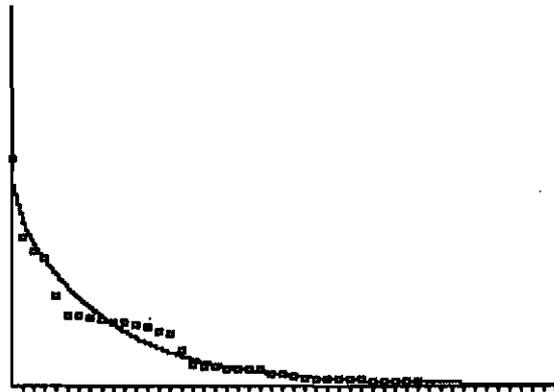
(8 relevés)



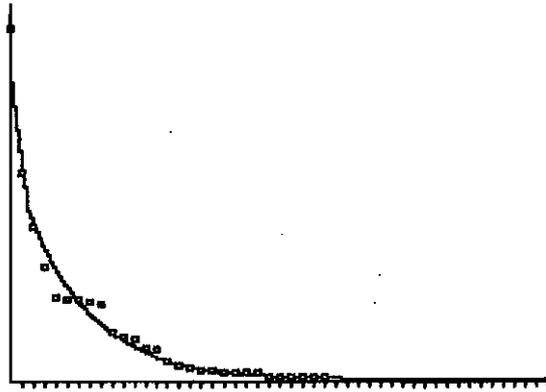
PRINTEMPS



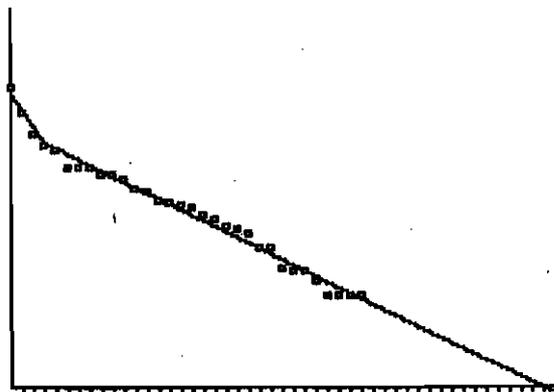
ETE



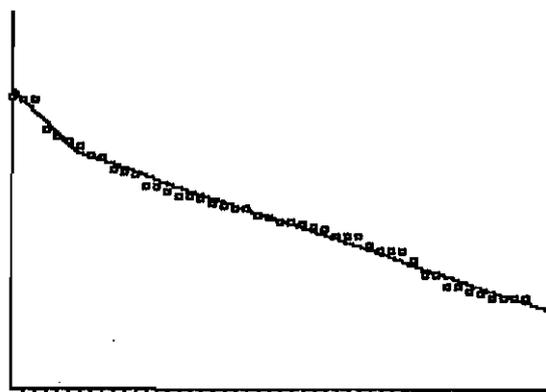
PRINTEMPS



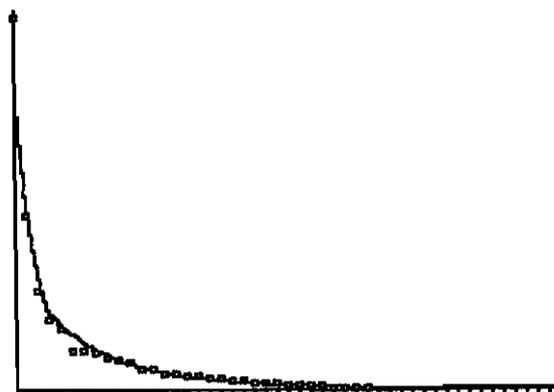
ETE



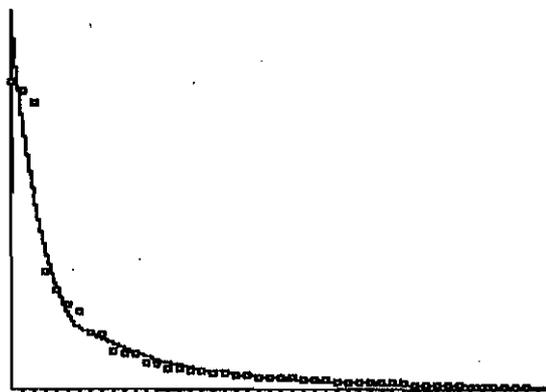
AUTOMNE



HIVER



AUTOMNE



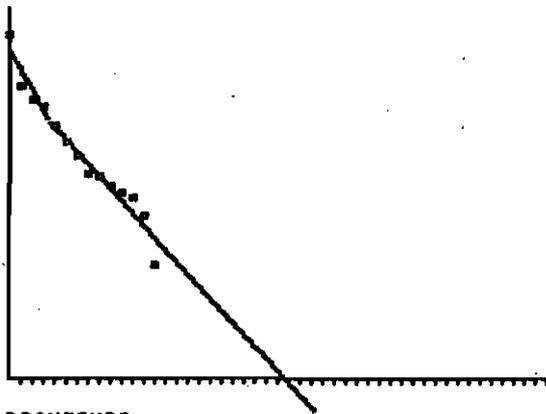
HIVER

Hiérarchie des biomasses de producteurs

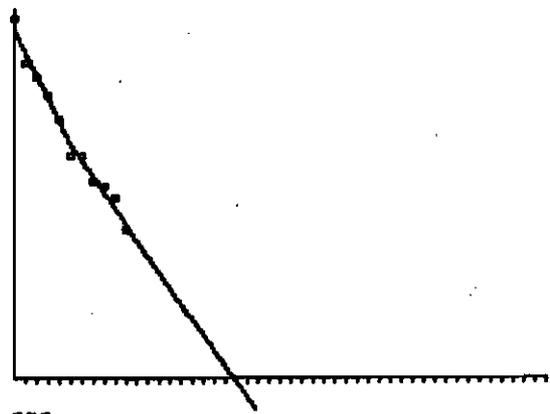
Ordonnées : biomasses en g/m^2 (0 à 10,084 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5333 pour les ordonnées normales)

Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

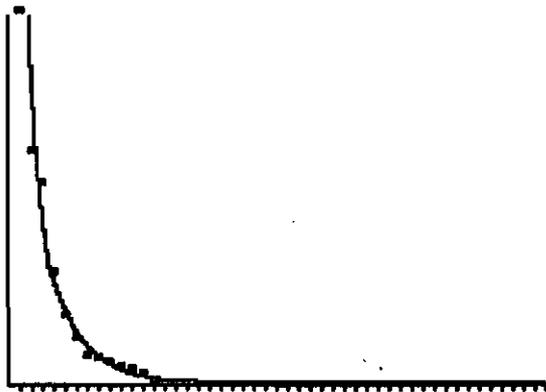
Ulvo-Antithamniatum plumulae dans des ports varois
(12 relevés)



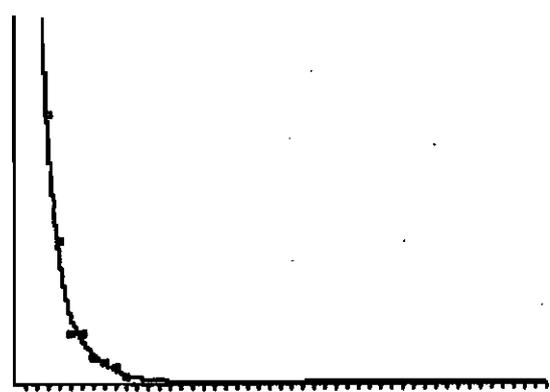
PRINTEMPS



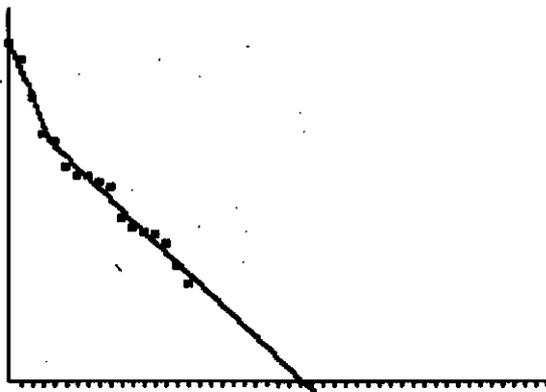
ETE



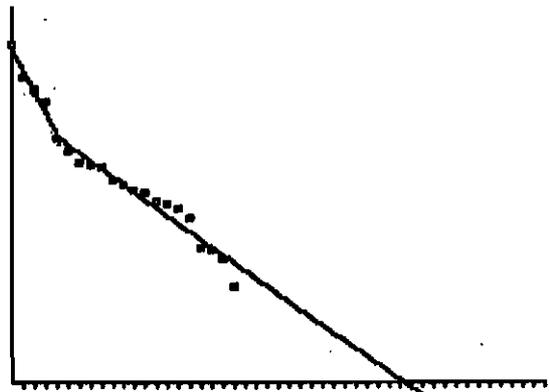
PRINTEMPS



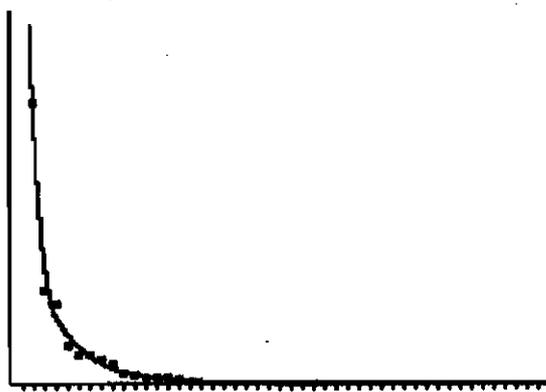
ETE



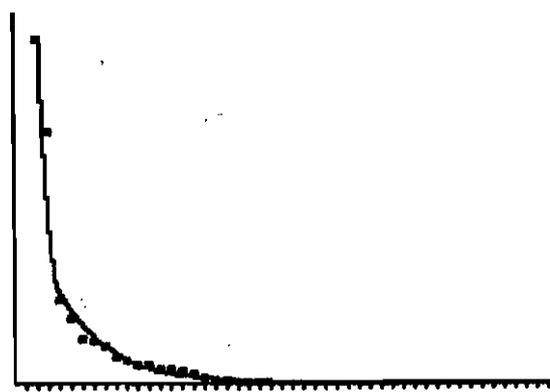
AUTOMNE



HIVER



AUTOMNE



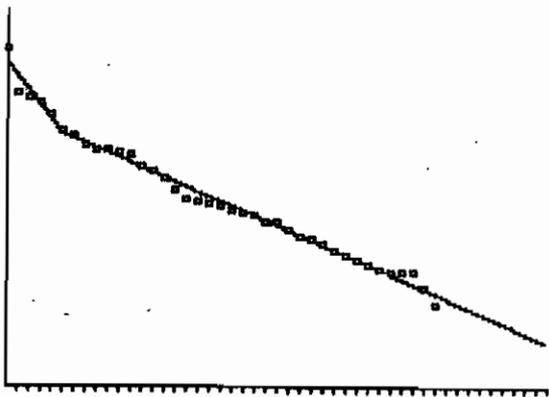
HIVER

Hierarchie des biomasses de producteurs

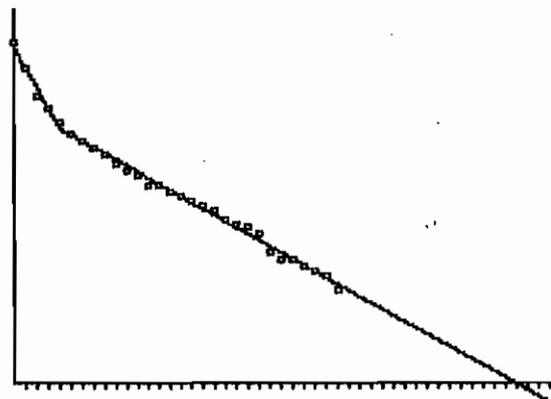
Ordonnées : biomasses en g/m^2 (10 à 10,000 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5333 pour les ordonnées normales)

Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

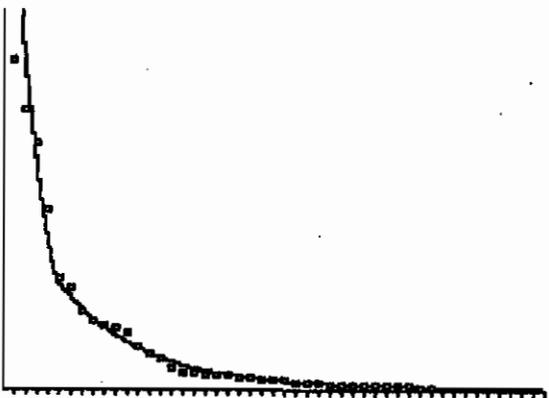
Groupement à *Codium* fragile dans des ports vauois
(4 relevés)



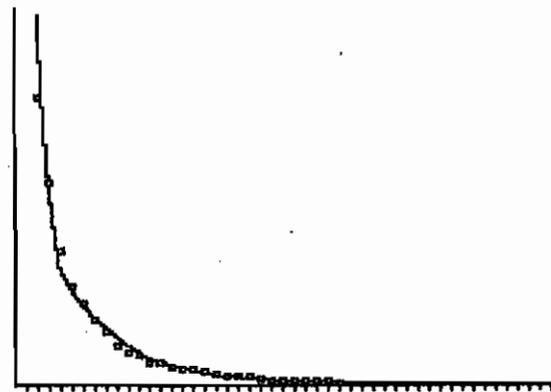
PRINTEMPS (esp. anonymes)



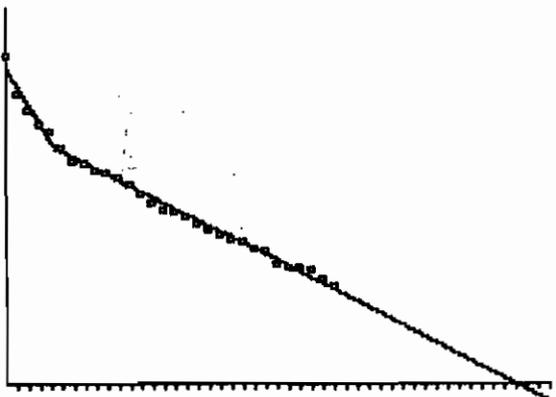
ETE (esp. anonymes)



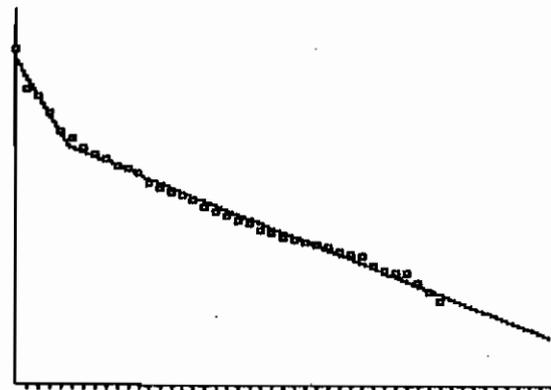
PRINTEMPS (esp. anonymes)



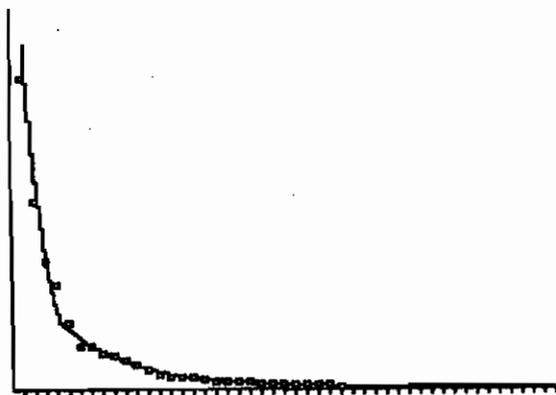
ETE (esp. anonymes)



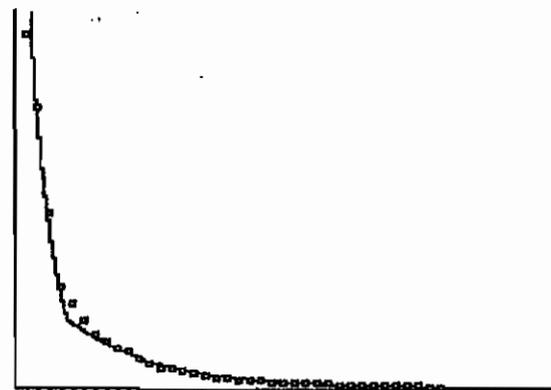
AUTOMNE (esp. anonymes)



HIVER (esp. anonymes)



AUTOMNE (esp. anonymes)



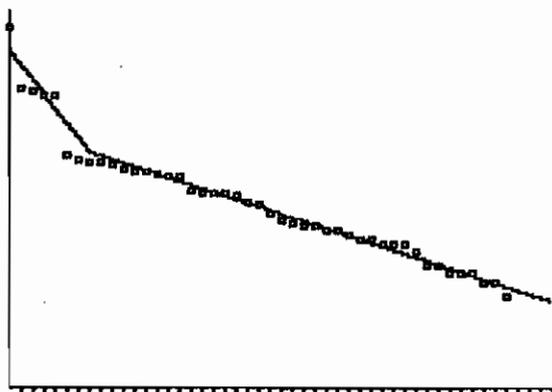
HIVER (esp. anonymes)

Hierarchie des biomasses de producteurs

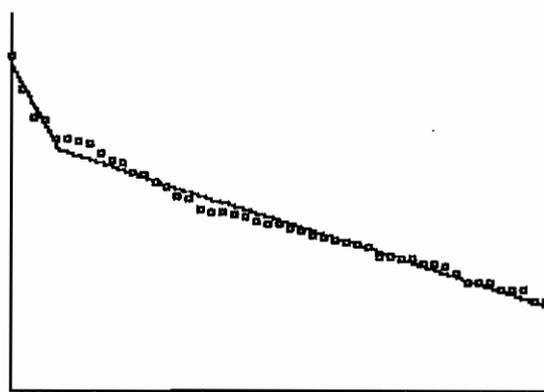
Ordonnées : biomasses en g/m^2 (0 à 10,884 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5333 pour les ordonnées normales)

Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

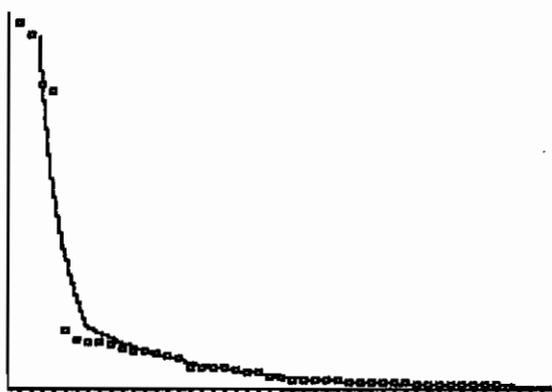
Tous groupements végétaux dans des ports varois
(43 relevés)



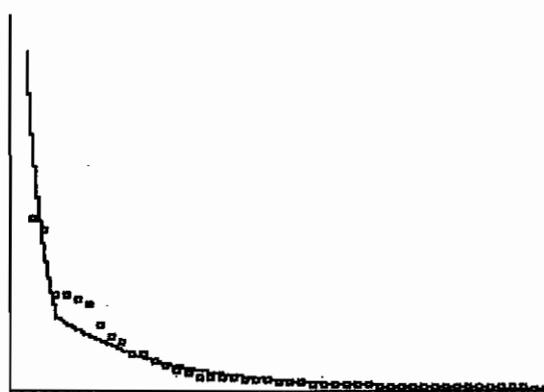
CYSTOSEIRETUM STRICTAE



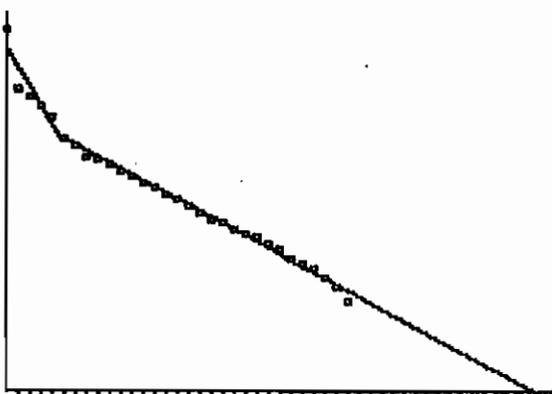
CYSTOSEIRETUM CRINITAE



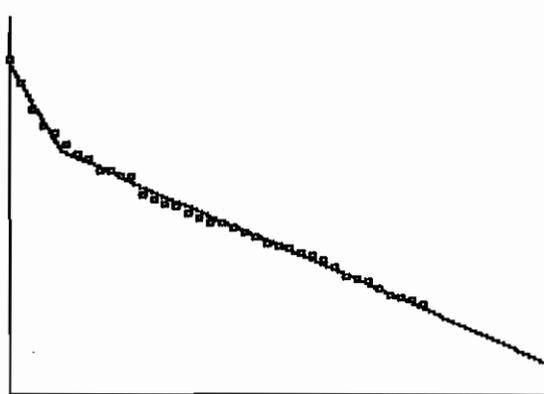
CYSTOSEIRETUM STRICTAE



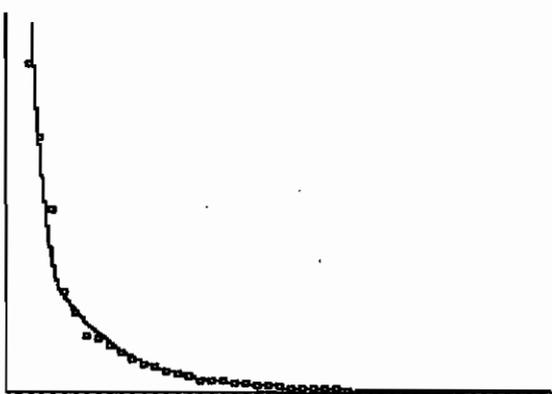
CYSTOSEIRETUM CRINITAE



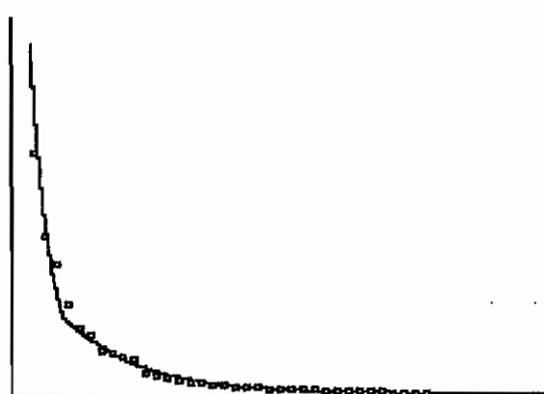
CYSTOSEIRETUM STRICTAE (esp. anonymes)



CYSTOSEIRETUM CRINITAE (esp. anonymes)



CYSTOSEIRETUM STRICTAE (esp. anonymes)



CYSTOSEIRETUM CRINITAE (esp. anonymes)

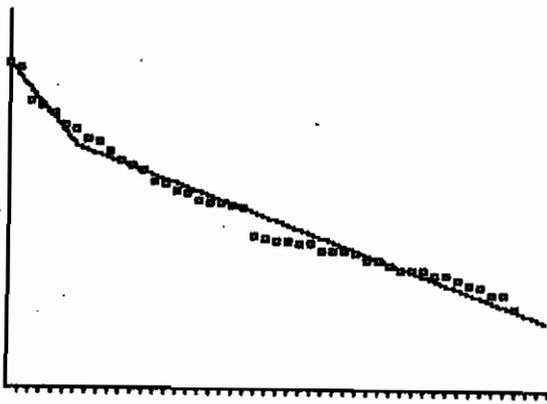
Hierarchie des biomasses de producteurs

Ordonnées : biomasses en dg/m² (0 à 10,884 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5333 pour les ordonnées normales)

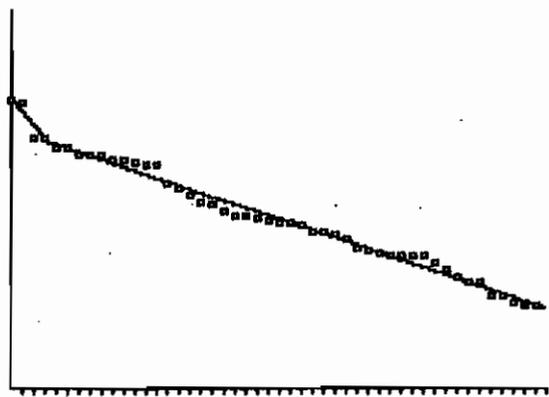
Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

Cystoseiretum strictae dans des ports varois
(4 saisons, 24 relevés)

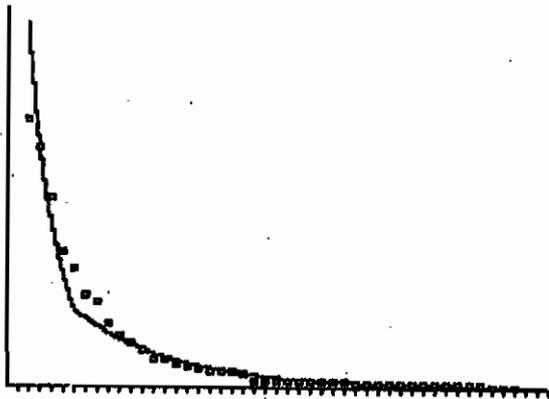
Cystoseiretum crinitae dans des ports varois
(4 saisons, 52 relevés)



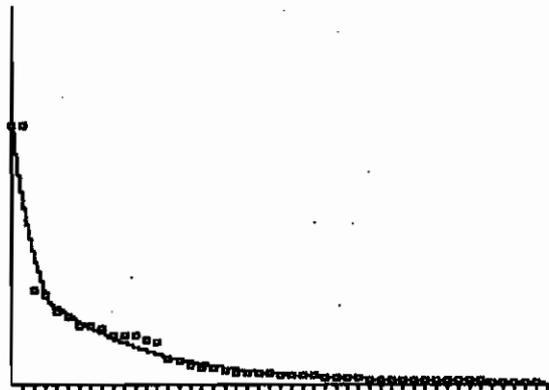
CERAMIO-ULVETUM



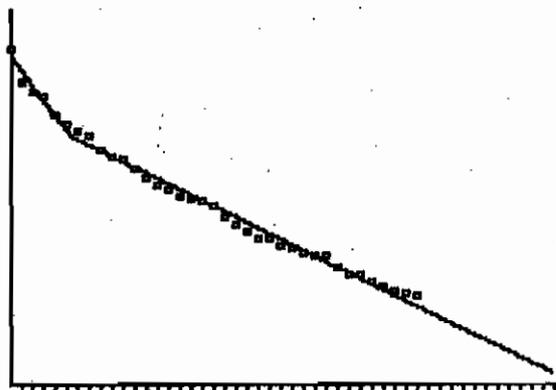
ULVO-ANTITHAMNIETUM PLUMULAE



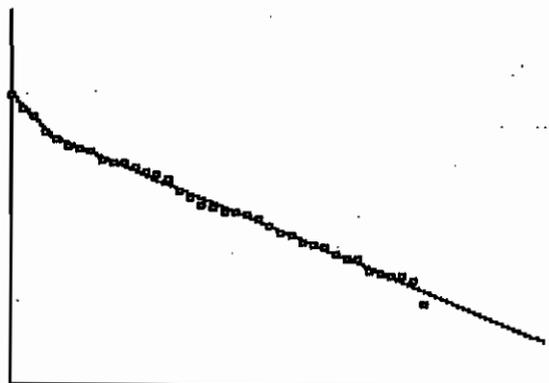
CERAMIO-ULVETUM



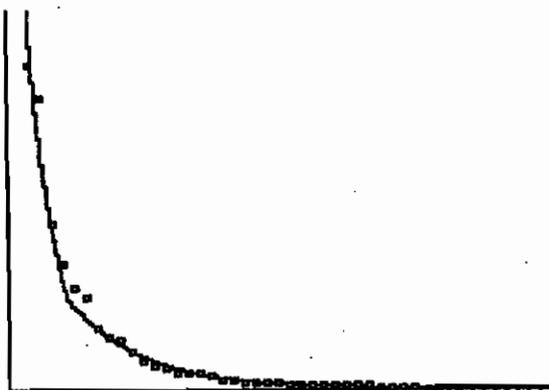
ULVO-ANTITHAMNIETUM PLUMULAE



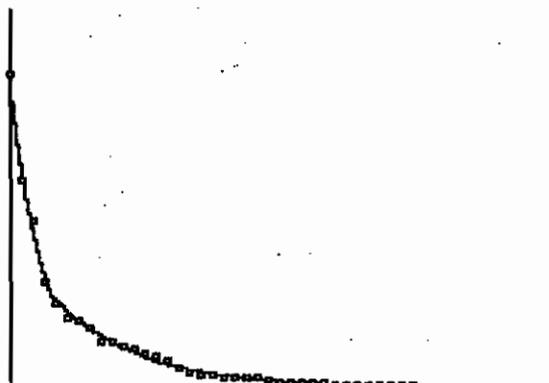
CERAMIO-ULVETUM (esp. anonymes)



ULVO-ANTITHAMNIETUM PLUMULAE (esp. anonymes)



CERAMIO-ULVETUM (esp. anonymes)



ULVO-ANTITHAMNIETUM PLUMULAE (esp. anonymes)

Hierarchie des biomasses de producteurs

Ordonnées : biomasses en g/dm^2 (0 à 10,894 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5333 pour les ordonnées normales)

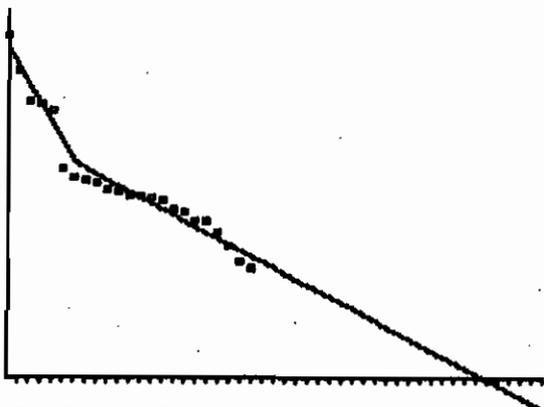
Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

Ceramio-Ulvetum dans des ports varois

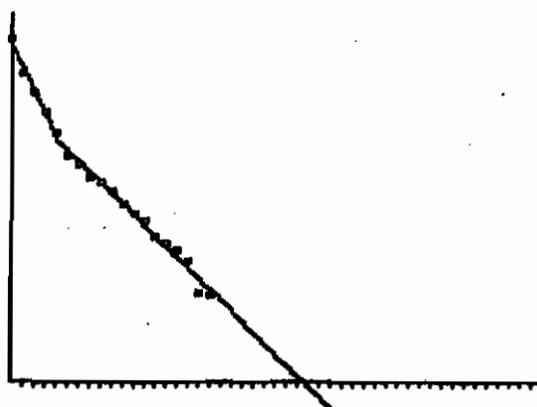
(4 saisons, 32 relevés)

Ulvo-Antithamnetum plumulae dans des ports varois

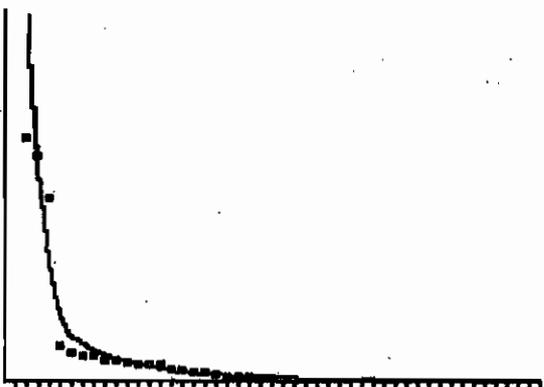
(4 saisons, 48 relevés)



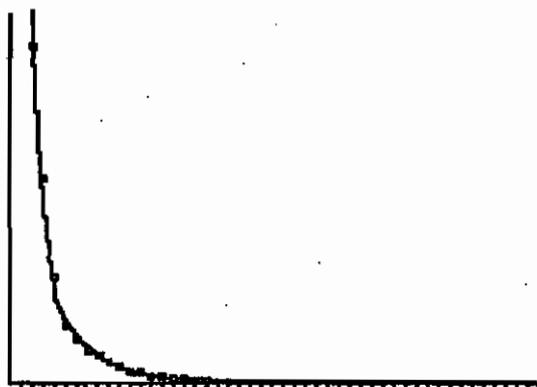
GROUPEMENT A CODIUM FRAGILE



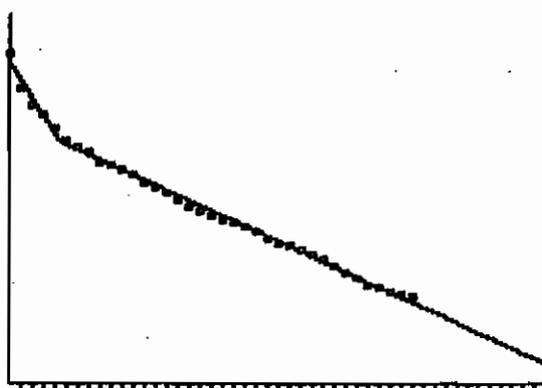
GROUPEMENT A CODIUM FRAGILE (esp. anonymes)



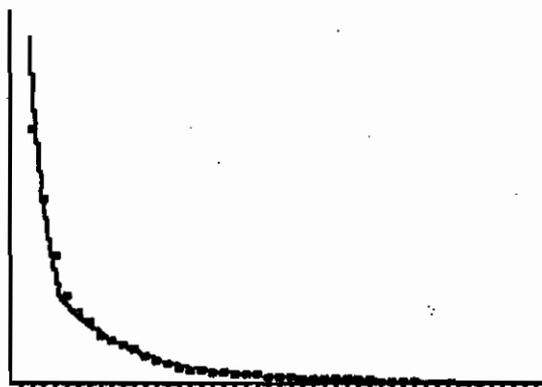
GROUPEMENT A CODIUM FRAGILE



GROUPEMENT A CODIUM FRAGILE (esp. anonymes)



TOUS GROUP. PORTUAIRES (esp. anonymes)



TOUS GROUP. PORTUAIRES (esp. anonymes)

Hierarchie des biomasses de producteurs

Ordonnées : biomasses en g/m^2 (0 à 10,000 pour les ordonnées logarithmiques, 1 à 5133 pour les ordonnées normales)

Abscisses : rang par valeurs décroissant (1 à 49)

Groupe A CODIUM FRAGILE dans des ports voisins

(4 saisons, 16 relevés)

Tous groupements végétaux dans des ports voisins

(4 saisons, 172 relevés)

D'abord il y a une corrélation sensible entre le paramètre b_1 , hauteur de chute initiale, et la biomasse globale du groupement (cf § 42131 et § 43221). Les deux groupements les plus "lourds", *Cystoseiretum strictae* (moyenne trimestrielle : 338 g/625 cm²) et groupement à *Codium fragile* (238 g) ont une valeur de b_1 de 9.84 en moyenne. Les deux groupements intermédiaires, *Ceramio-Ulvetum* (269 g) et *Cystoseiretum crinitae* (242 g), ont un b_1 moyen de 9.43. Enfin le groupement "léger" qu'est l'*Ulvo-Antithamnetum plumulae* a un b_1 de 8.37 seulement.

Par contre le nombre des stations étudiées pour chaque groupement pèse, d'une part sur l'adéquation par relation directe, d'autre part sur le paramètre a_2 par relation inverse. La première corrélation conforte la validité du modèle. Mais la deuxième rappelle (cf § 22332 et § 23221) que le nombre d'espèces recensées ne dépend pas seulement de la richesse potentielle du peuplement, mais encore du nombre de relevés. Si l'inventaire est minoré, les courbes - logarithmiques notamment - plongent prématurément, avec une pente excessive. Pour les groupements connus de 4 à 8 stations, groupement à *Codium fragile*, *Cystoseiretum strictae* & *Ceramio-Ulvetum*, l'adéquation moyenne (saisons confondues et listes anonymées) est de 0.968 et a_2 vaut en moyenne - 0.220. Pour les groupements connus de 12 et 13 stations, *Ulvo-Antithamnetum plumulae* & *Cystoseiretum crinitae*, l'adéquation moyenne est de 0.975 et a_2 vaut - 0.137.

332212. Tendances saisonnières

Pour les cinq groupements, connus au total de 43 stations, les moyennes saisonnières sont les suivantes :

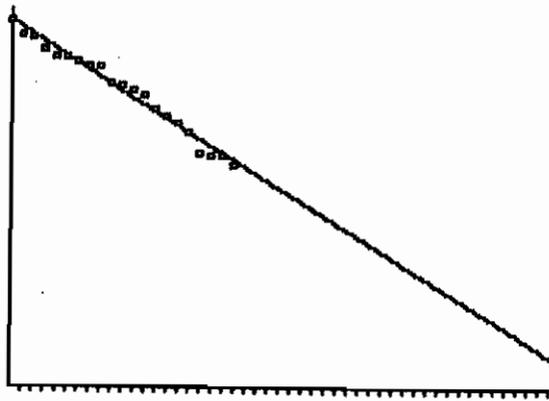
	Printemps	Été	Automne	Hiver
a_1	- 0.409	- 0.554	- 0.548	- 0.540
b_1	9.27	9.63	8.99	9.09
a_2	- 0.161	- 0.244	- 0.203	- 0.158
b_2	8.07	8.41	7.71	7.60

On constate que tous les records des quatre paramètres se situent en été. Par anticipation, et par des voies d'approche différentes qui corroborent les faits mis en évidence, nous rencontrons une tendance nette qui sera spécialement analysée plus loin (cf § 43221). Dans l'immédiat, les choses peuvent se résumer ainsi : en été la biomasse culmine (d'où de forts paramètres b), mais les inventaires sont appauvris (d'où de forts paramètres a , attestant une décrue rapide du profil hiérarchique).

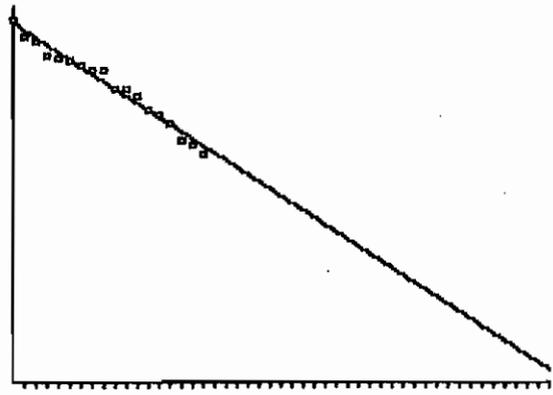
33222. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore

332221. Tendances communes

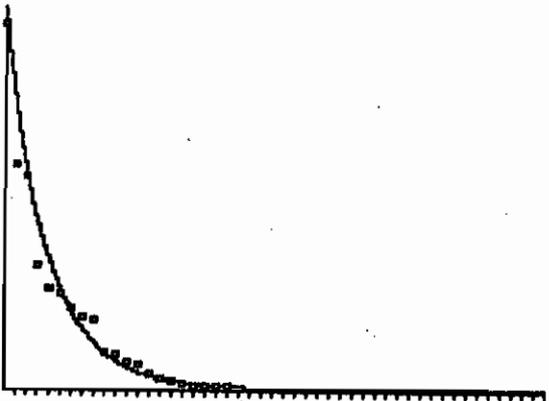
Ces matorrals présentent une adéquation moyenne supérieure à celle des groupements portuaires, qu'il s'agisse des cas amalgamés (0.988 contre 0.979) ou non (17 cas avec moyenne de 0.976 contre 20 cas avec moyenne de 0.956). Il est actuellement impossible d'établir si cette importante différence est imputable à la méthodologie (produit $R * H$ dans un cas, poids égoutté dans l'autre) ou aux types de formations auxquels le modèle serait inégalement adapté. Par ailleurs l'adéquation n'introduit aucune différence significative entre maquis et garrigue (0.987 et 0.989 pour les amalgames complets).



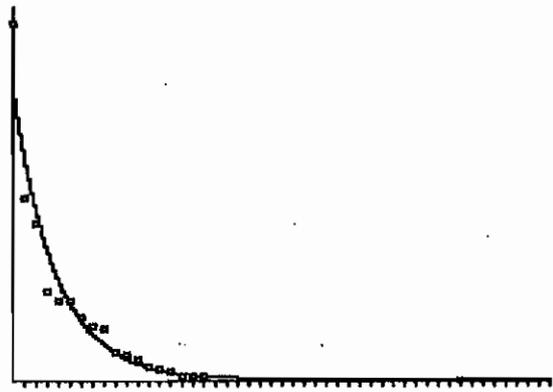
1973



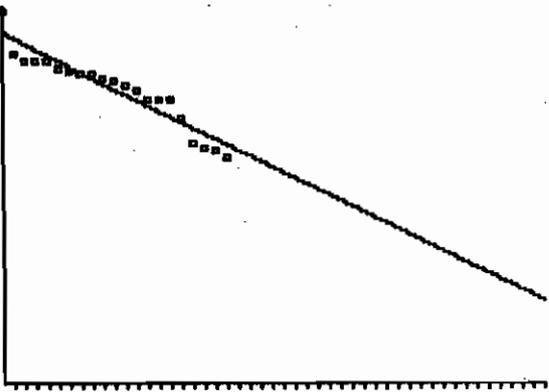
1974



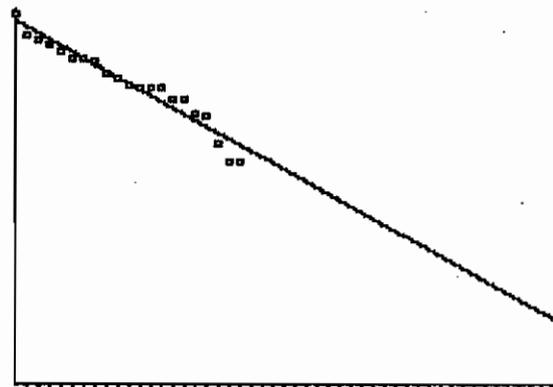
1973



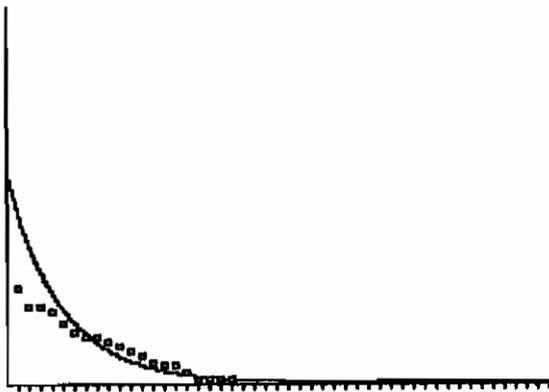
1974



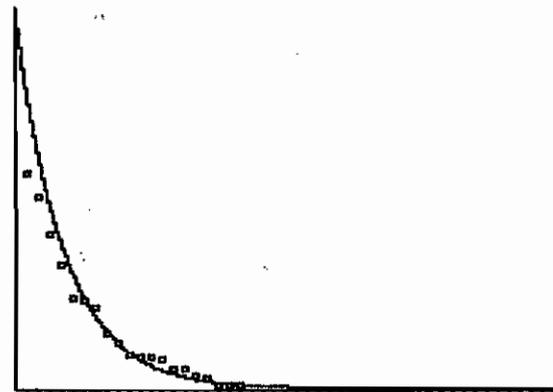
1976



1977



1976



1977

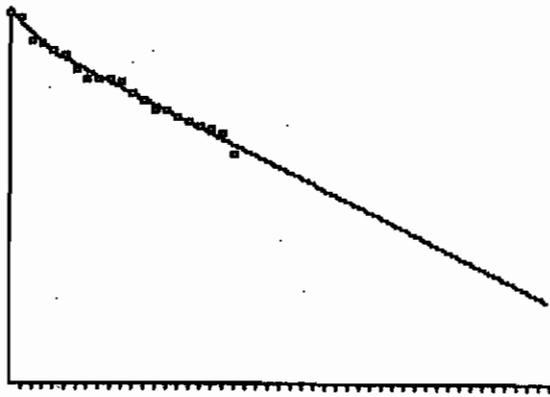
Hierarchie des volumes de producteurs enveloppés

Ordonnées : volumes en m^3/ha (-5 à +9,545 pour les ordonnées logarithmiques, 0 à 8000 pour les ordonnées normales)

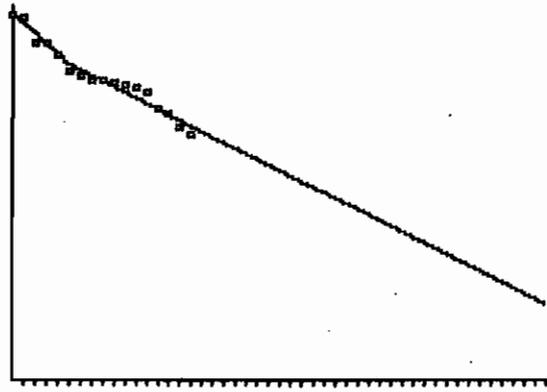
Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

Maquis à Bruyère arborescente et Arbousier à Carqueiranne (Var)

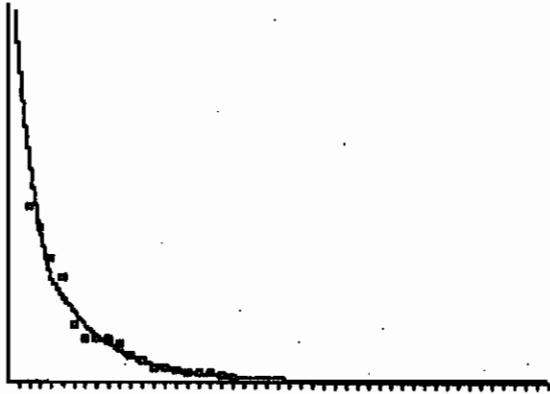
(20 relevés en moyenne)



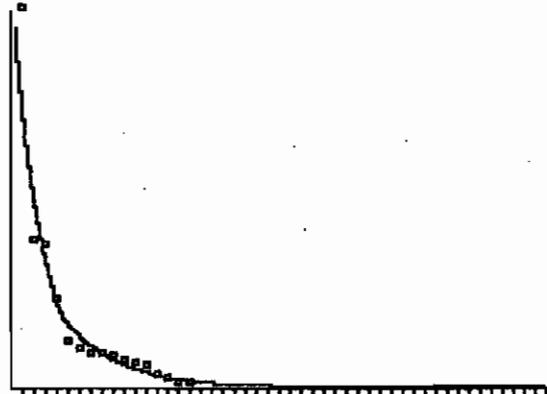
1978



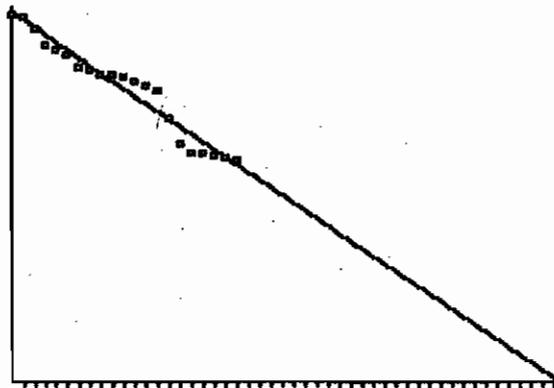
1979



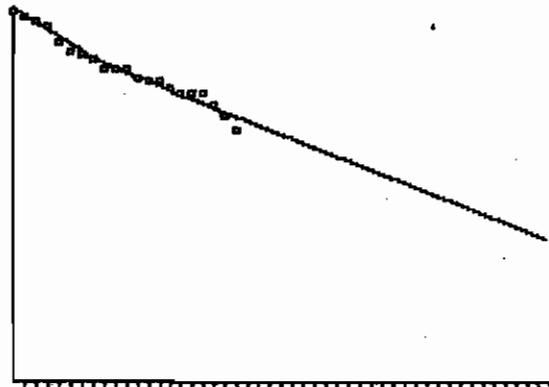
1978



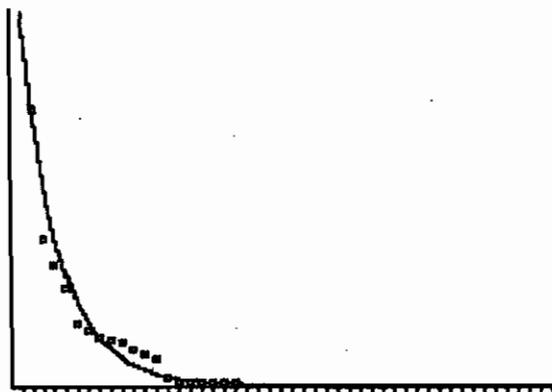
1979



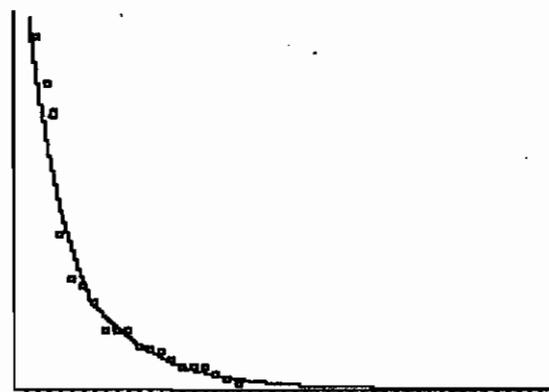
1980



1981



1980



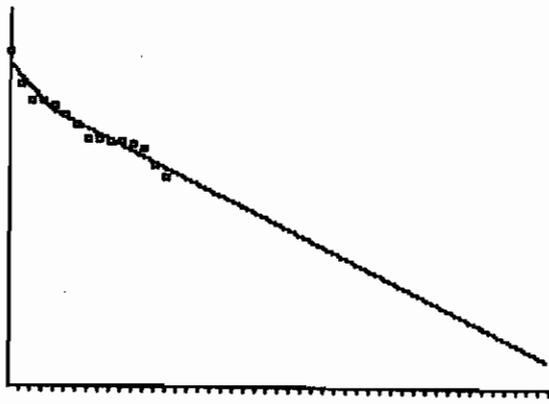
1981

Hierarchie des volumes de producteurs enveloppés

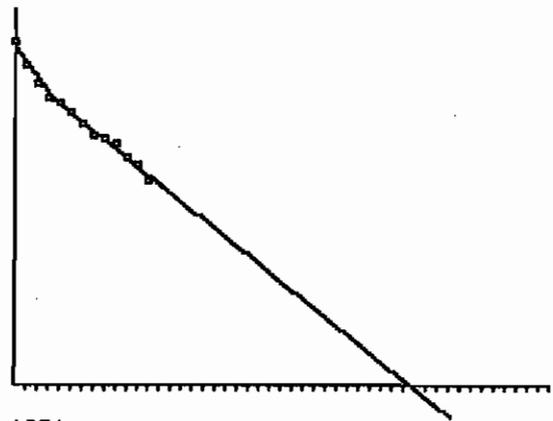
• Ordonnées : volumes en m^3/ha (-5 à 29,345 pour les ordonnées logarithmiques, 0 à 8000 pour les ordonnées normales)

• Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

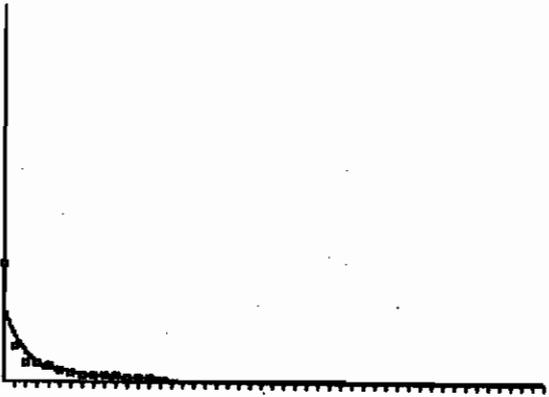
Maquis à Bruyère arborescente et Arbousier à Carqueiranne (Var)
(20 relevés en moyenne)



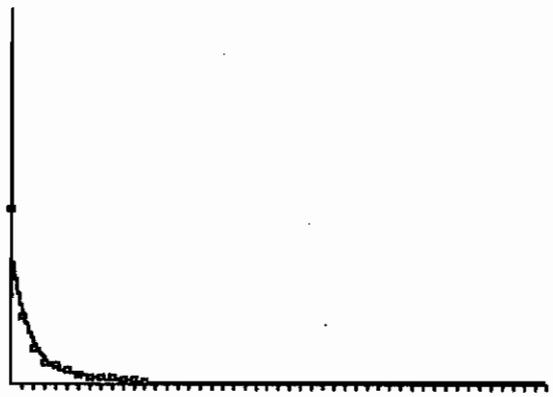
1974



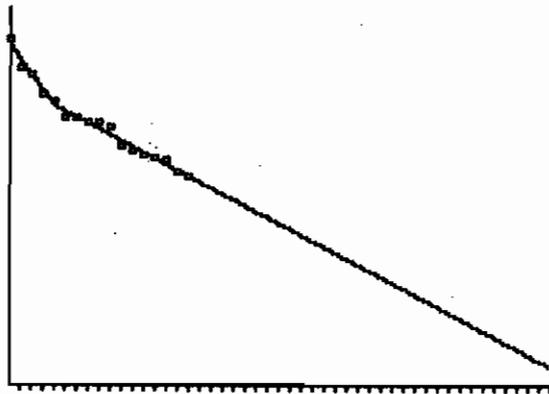
1976



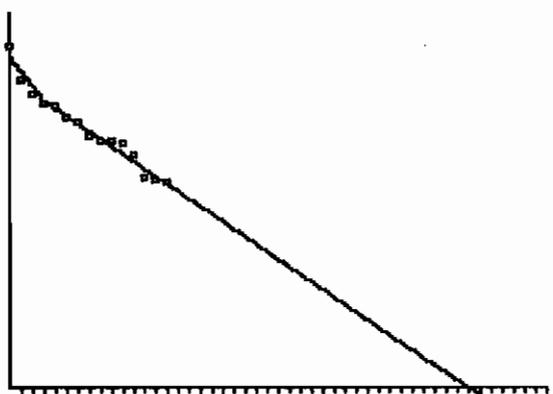
1974



1976



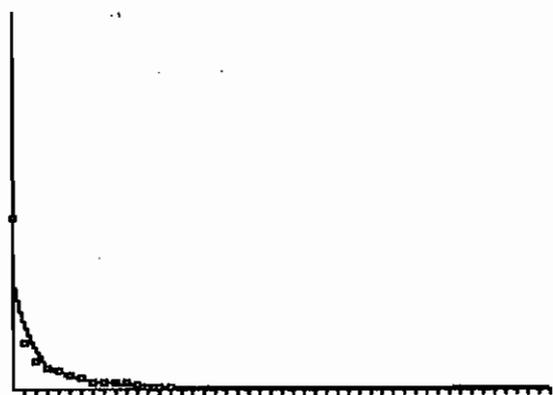
1977



1978

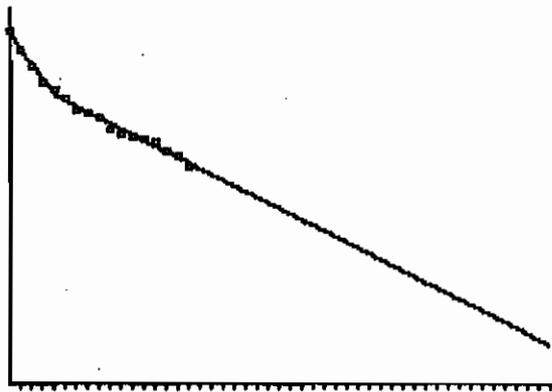


1977

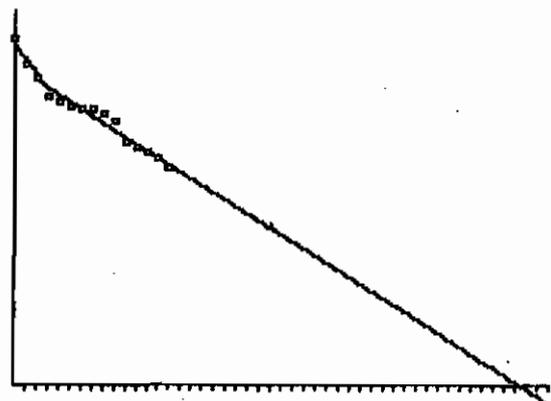


1978

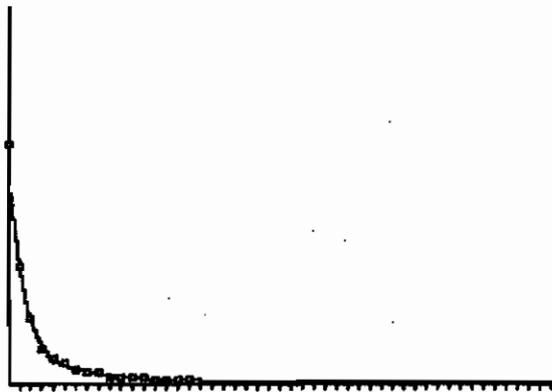
Hierarchie des volumes de producteurs enveloppés
Ordonnées : volumes en m³/ha (-5 à +9,345 pour les ordonnées logarithmiques, 0 à 8000 pour les ordonnées normales)
Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)
Garrigue à Bruyère multiflore et Romarin au Castellet (Var)
 (22 relevés en moyenne)



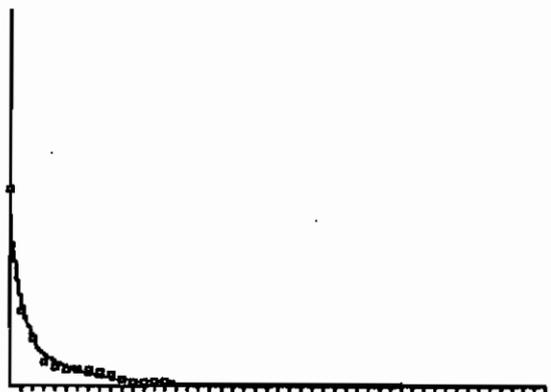
1979



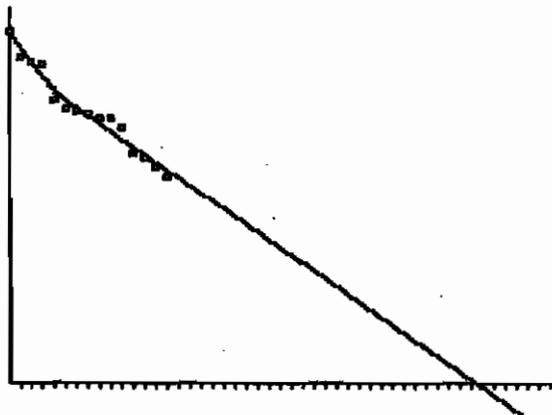
1980



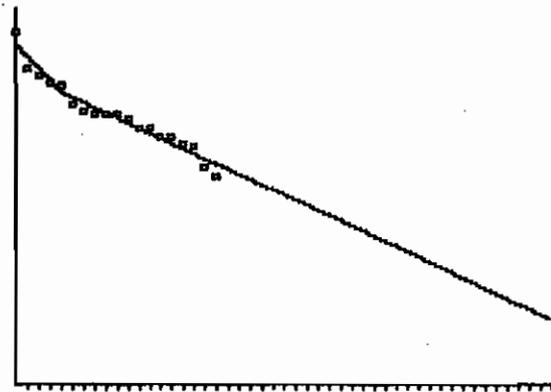
1979



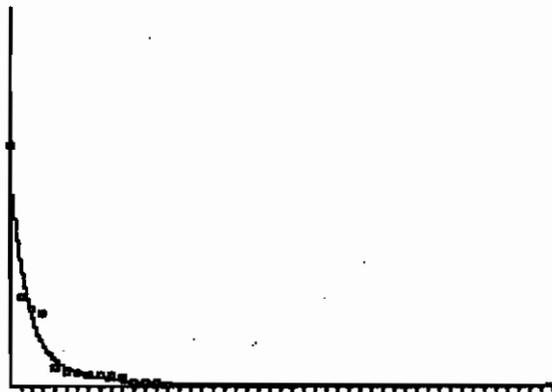
1980



1981



1982



1981



1982

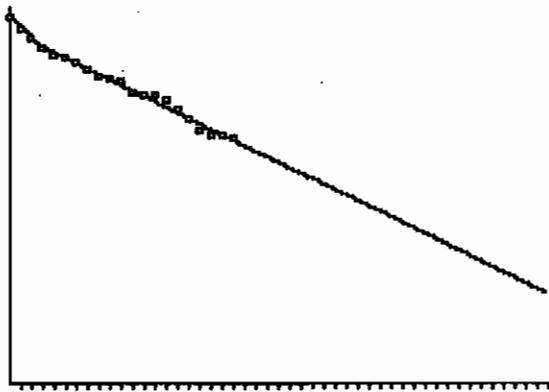
Hiérarchie des volumes de producteurs enveloppés

Ordonnées : volumes en m³/ha (-5 à +9,545 pour les ordonnées logarithmiques, 0 à 8000 pour les ordonnées normales)

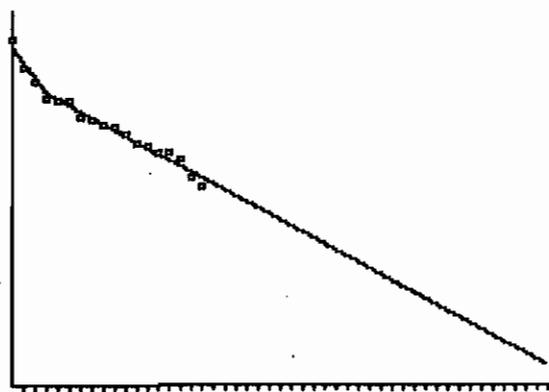
Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

Garrigue à Bruyère multiflore et Romarin au Castellet (Var)

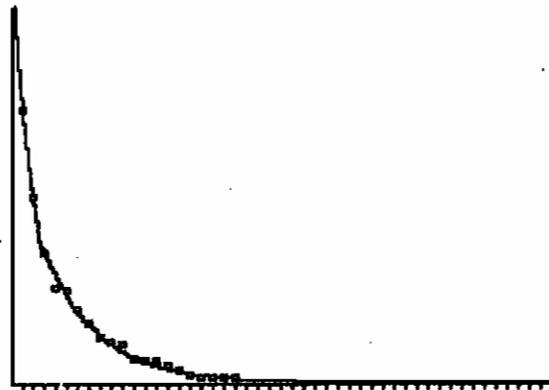
(22 relevés en moyenne)



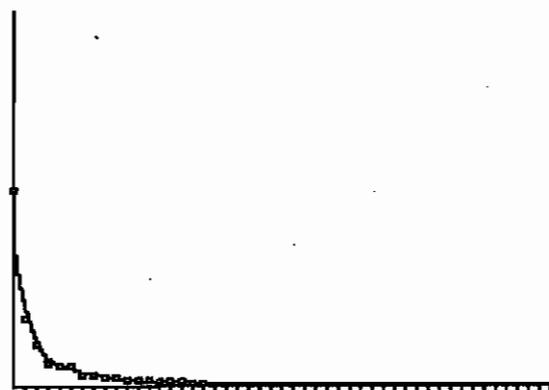
MAQUIS



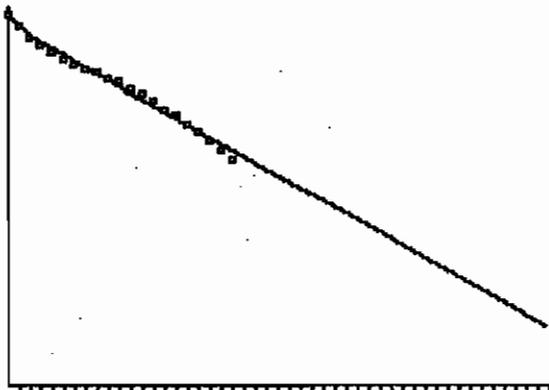
GARRIGUE



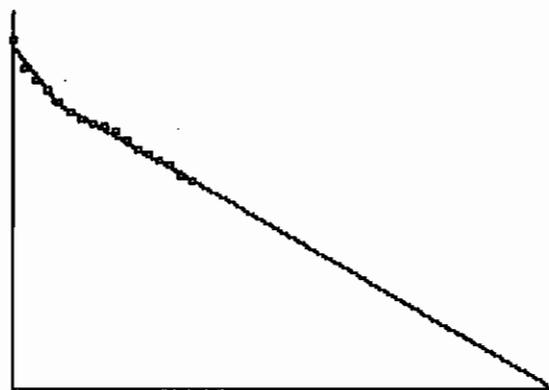
MAQUIS



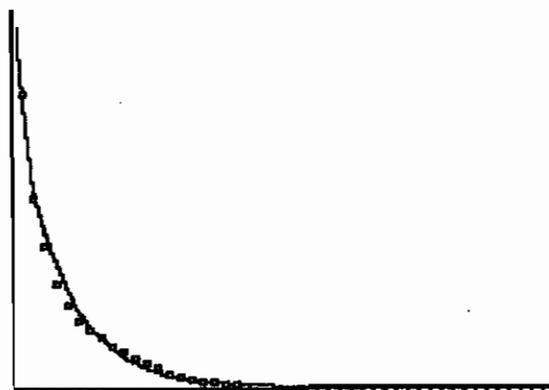
GARRIGUE



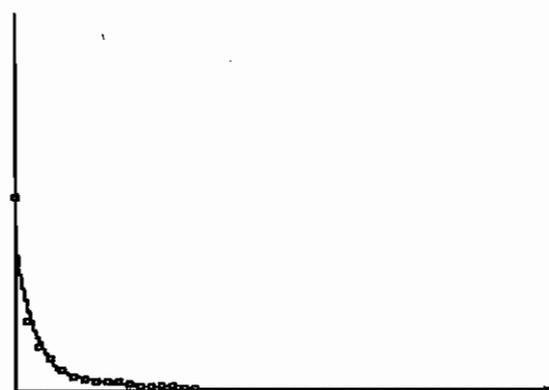
MAQUIS (esp. anonymes)



GARRIGUE (esp. anonymes)



MAQUIS (esp. anonymes)



GARRIGUE (esp. anonymes)

Hierarchie des volumes de producteurs enveloppés

Ordonnées : volumes en m³/ha (-5 à 19,545 pour les ordonnées logarithmiques, 0 à 8000 pour les ordonnées normales)

Abscisses : rang par volume décroissant (1 à 49)

Maquis à Bruyère arborescente et Arbousier à Carqueiranne (Var)
(9 années, 180 relevés)

Garrigue à Bruyère multiflore et Romarin au Castellet (Var)
(8 années, 177 relevés)

332222. Tendances stationnelles

Toujours en amalgamant les relevés de 9 ou 8 années, à partir de listes anonymées, les paramètres ont les valeurs suivantes :

	Maquis	Garrigue
a ₁	- 0.368	- 0.548
b ₁	9.12	8.07
a ₂	- 0.245	- 0.248
b ₂	8.89	6.95

Les records de b sont pour le maquis, à biomasse très supérieure, alors que les records de a sont pour la garrigue, floristiquement beaucoup plus pauvre (cf § 23222). Nous n'avons là qu'une confirmation de faits d'une grande banalité pour le biologiste de terrain, mais avec de nouveaux éléments de caractérisation.

La tendance à la "surprime" pour les espèces en tête de classement n'est pas évidente dans le maquis pour les deux tiers des cas ; un modèle logarithmique simple suffit alors (cf planche 20), mais au prix d'une certaine érosion de l'adéquation : 0.969.

332223. Tendances dynamiques

Le maquis et la garrigue de référence ont été étudiés l'un et l'autre pendant neuf années, mais avec une interruption d'un an dans le second de ces matorrals. Il est tentant de chercher une trace de la dynamique dans l'évolution de la hiérarchie des volumes. Or l'examen comparatif des paramètres (cf planche 20) ne fait apparaître rien d'autre, de prime abord, que des hésitations en dents de scie. On ne peut affirmer si ces variations sont imputables au recadrage des stations d'une année à l'autre, à des changements objectifs - régressions comprises - dûs aux conditions météorologiques, ou à une approximation statistique trop imparfaite.

Par contre, en totalisant les volumes dans chaque colonne d'inventaire (planche 17) et en les regroupant par deux ou trois années pour améliorer l'assise statistique, la tendance à l'augmentation globale de la biomasse apparaît :

Maquis	Années	73 + 74 + 75	76 + 77 + 78	79 + 80 + 81	
Vol.moy.en	m ³ /ha	29726	32967	40647	
Garrigue	Années	74 + 76	77 + 78	79 + 80	81 + 82
Vol.moy.en	m ³ /ha	6131	7441	10306	11002

Pour toute la durée considérée, la dynamique s'opère dans le cadre d'un seul et même stade d'une séquence qui en comporte bien d'autres, auparavant et après. Les changements qualitatifs y sont donc plus discrets que les changements quantitatifs. Les phénomènes décrits attestent une tendance majoritaire à la croissance chez les espèces en présence. Par ailleurs, une méthode de traçage de la croissance globale du peuplement après incendie, en utilisant les mensurations annuelles des diverses espèces et en les pondérant automatiquement à l'aide de coefficients de fiabilité neutres (P.VIGNES 1985), montre que les hauteurs maximales sont un bon indice du développement*. Au terme de toutes ces considérations, un paradoxe demeure. Les moyennes H des hauteurs maximales par espèces et la somme des produits R * H pour l'ensemble du groupement traduisent correctement l'expansion verticale de ce dernier. Mais les produits R * H envisagés séparément pour chaque espèce ne sont pas exploitables pour en juger.

* cf § 5432

333. Déterminisme écologique de la hiérarchie des biomasses

3331. Déterminisme général

Comme la relation entre la superficie d'échantillons de biocénose et le nombre d'espèces, le profil hiérarchique des biomasses dans la biocénose semble épouser un modèle mathématique unique en tous milieux. Il est donc indépendant des conditions écologiques portées par le milieu minéral. Il ne peut que résulter des modalités de la compétition universelle entre les producteurs, c'est-à-dire de l'un des aspects les plus fondamentaux des interactions entre les organismes.

Au cours des changements dynamiques et en ne considérant que les espèces qui se maintiennent en course, la plupart des hauteurs spécifiques s'accroissent, ainsi que le recouvrement global (qui peut atteindre 250 % de la surface du sol dans le maquis pluristrate) et donc le volume global. Il semble par contre que l'évolution du recouvrement et du volume pour telle ou telle espèce soit plus fluctuante, chaque plante "jouant diversement des coudes" lors de la lente ascension qu'elle accomplit au travers des strates de végétation.

3332. Déterminisme particulier

Plus les conditions de vie offertes par le milieu sont favorables, plus les paramètres *b* sont forts (biomasse élevée) et les paramètres *a* faibles (grand nombre d'espèces concurrentes).

Or de bonnes conditions d'existence peuvent être, soit stationnelles, soit saisonnières.

Concernant le premier cas, nous avons vu la supériorité absolue du maquis à bruyère arborescente sur la garrigue à bruyère multiflore, avec des paramètres *a* plus faibles et des paramètres *b* plus élevés ; le maquis bénéficie des mêmes conditions thermiques propices que la garrigue mais souffre moins qu'elle de la pénurie d'eau en été. Tout se passe comme s'il savait sélectionner le meilleur de ce qu'offre à tout moment le climat méditerranéen.

Concernant le deuxième cas, nous avons constaté, pour les groupements portuaires, l'ambiguïté des tendances. En été les paramètres *b* et *a* sont simultanément forts, ce qui indique le cumul d'une biomasse élevée par un nombre d'espèces diminué. Les conditions de vie ne sont donc pas entièrement idéales. Les balancements déphasés de la biomasse et du nombre d'espèces de la biocénose sont dûs à la fois à des causes externes (variation de l'offre trophique de la part du milieu minéral) et internes (dynamique de la compétition). Ces phénomènes cycliques seront analysés en détail par la suite (cf § 43322).

334. Conclusion

Après la relation entre superficie et nombre d'espèces, la règle de partage de la biomasse entre espèces concurrentes révèle un second profil d'équilibre de la biocénose. Elle éclaire un peu plus cette notion de biocénose dont elle souligne l'unité mais aussi la diversité. Elle suscite ainsi doublement la recherche d'explications déterministes, en faisant appel d'une part à la compétition entre les producteurs, d'autre part à l'influence discriminante des facteurs physiques et chimiques du milieu minéral.

4

BIORYTHMES ANNUELS

4. BIORYTHMES ANNUELS

41. SIGNIFICATION DE CE TYPE DE RELATION

411.- Signification dans le cas général

D.GEORGES et S.IDELMANN 1984 posent le problème des biorythmes d'un point de vue à la fois scientifique, historique, philosophique et linguistique. Même si l'on ne peut souscrire à la totalité de leurs conceptions, leur exposé constitue un bon prétexte à la mise au point de diverses notions importantes. Selon ces auteurs, la perception du temps est traditionnellement linéaire chez les Occidentaux et circulaire ou spiralee chez les Orientaux. Il est d'ailleurs dommage que l'image de la spirale ou de l'hélice ne soit pas reprise, sinon sous forme d'un exemple marginal et peu significatif.

La **chronobiologie**, science jeune de quelques décennies, doit ses lettres de noblesse à REINBERG, HALBERG et SOLLBERGER, que les auteurs n'hésitent pas à comparer collectivement à EINSTEIN. Mais, très influencée par la recherche médicale (d'où les termes de chronomédecine, chronotoxicologie, chronopharmacologie, chronopathologie, chronothérapeutique et chronoprévention), elle privilégie la **biopériodicité** aux dépens du **dynamisme** orienté. Si les deux comportements distincts qui se superposent au cours du temps étaient pris en compte simultanément, sans que l'un occulte l'autre, alors l'image de l'hélice s'imposerait en contraignant à donner le relief nécessaire à la problématique (planche 35).

Le classement des biorythmes par HALBERG s'inspire d'une conception du temps, non pas physique, mais historique au sens très large, c'est-à-dire prenant en compte implicitement des événements autres que ceux mis à l'étude. La définition des périodes biologiques se calque donc sur des périodes astronomiques. On distingue ainsi des rythmes :

- . circadiens (période de 20 h à 28 h), pouvant être nyctéméraux (période de 24 h)
- . ultradiens (période inférieure à 20 h et pouvant s'abaisser à la fraction de seconde)
- . infradiens (période supérieure à 28 h), notamment circaseptiens (environ 7 jours), circamensuels, circannuels etc.

Toujours sous l'influence de la médecine, les rythmes de haute et moyenne fréquence bénéficient d'une attention prioritaire de la part des chronobiologistes les plus en vue actuellement.

Pour GEORGES et IDELMANN la signification du temps n'est pas d'une parfaite clarté par rapport à la relation déterministe ; ils qualifient le temps de "fonction", mais "fonction de quoi ?" est-on tenté d'ajouter ; de même les facteurs synchroniseurs sont nommés des "donneurs de temps" par traduction de *zeitgeber*, appellation difficile à justifier. Néanmoins l'existence d'authentiques facteurs est affirmée à juste titre. Ces facteurs sont baptisés "exogènes" et "endogènes", adjectifs que l'on ne devrait pourtant appliquer qu'à des effets et non à des causes. On peut leur substituer "extrinsèques" et "intrinsèques", même si ces mots n'ont pas des consonances heureuses.

Par ailleurs, j'ai eu l'occasion de déclarer sans ambiguïté la signification que je reconnais au temps (cf § 11212), prise de position qui guide toute ma démarche.

HELICES CHRONOBIOLOGIQUES

Lorsqu'un phénomène se caractérise par une double tendance au cours du temps, périodicité et dynamisme orienté, il apparaît judicieux d'en donner une représentation mixte tridimensionnelle. Deux modèles sont concevables, avec certaines conventions communes. Dans les deux cas un vecteur AB prend son origine A sur une droite D qui lui est perpendiculaire. Il est animé d'un mouvement de rotation dont l'axe est la droite D et qui donne la mesure du temps écoulé (un tour par période). Il est animé aussi d'un mouvement de translation, A glissant sur D à partir du point O.

PREMIERE VERSION

CONVENTIONS

La longueur de OA représente l'intensité du phénomène étudié. La longueur de AB reste invariable.

PROPRIETES

Au cours du temps, le point B peut monter ou descendre. L'enveloppe de l'hélice est un cylindre, donc une figure qui peut être développée à plat. La section verticale de ce cylindre selon un demi-plan V ayant la droite D pour origine montre un alignement vertical de points irrégulièrement espacés. La projection d'une spire dans un plan horizontal H est un cercle.

INTERET

Cette version est démonstrative lorsque la dynamique orientée est rapide et fait l'objet d'une priorité dans l'analyse. En outre elle impose un déroulement de la figure à plat. On en fait usage dans les sciences humaines (exemple : évolution du taux mensuel du chômage sur une durée de quelques années).

DEUXIEME VERSION

CONVENTIONS

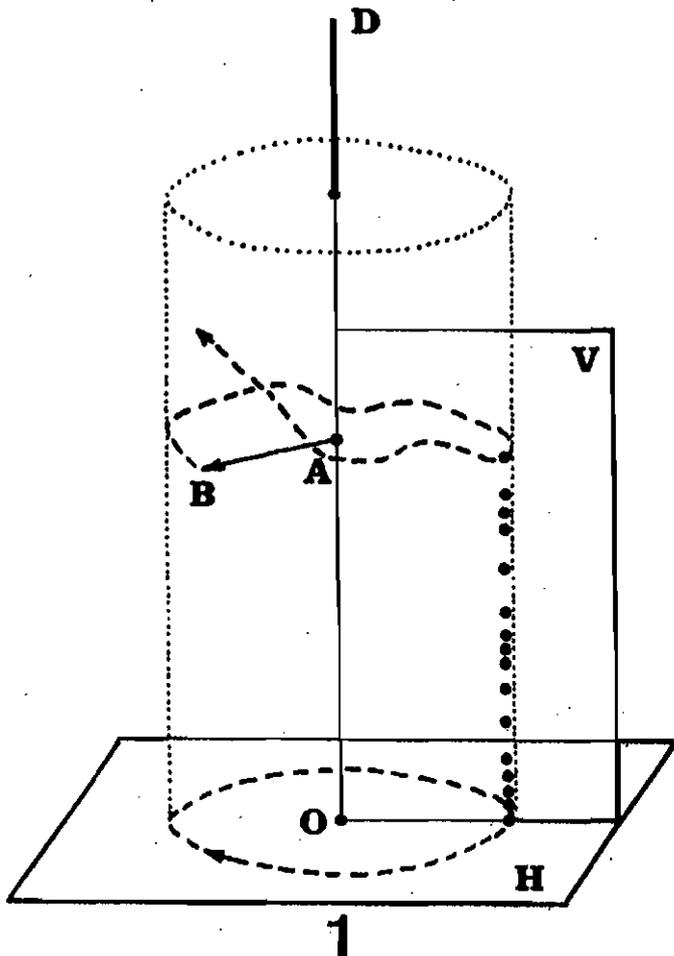
La longueur de OA représente la mesure du temps écoulé, conjointement avec l'angle de rotation. La longueur de AB traduit l'intensité du phénomène étudié.

PROPRIETES

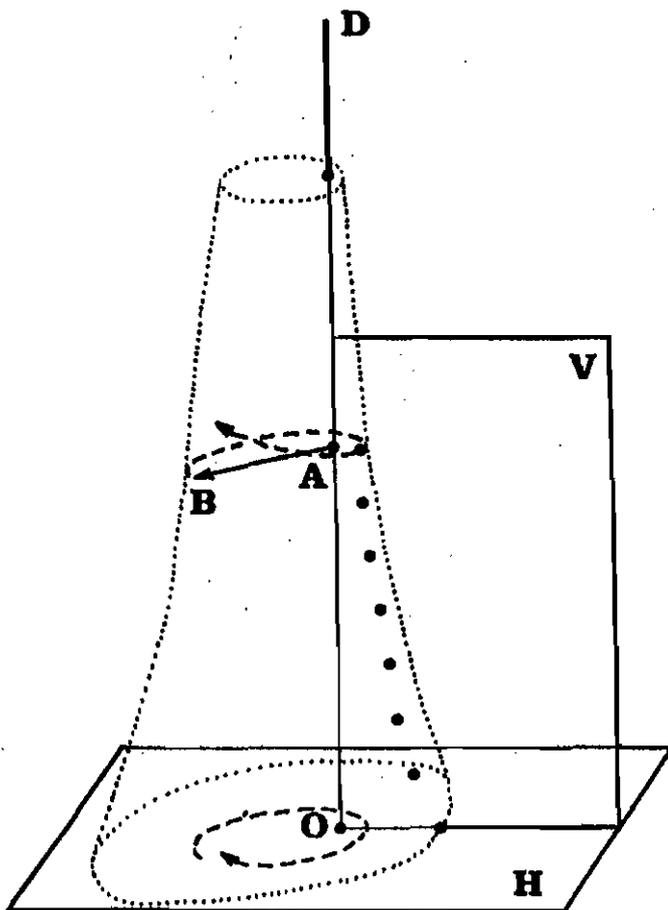
Au cours du temps, le point B ne peut que s'élever. L'enveloppe de l'hélice n'est pas une figure de révolution, mais un tronc de cône déformé par compression latérale, dévers ou torsion. Cette figure ne peut pas être développée à plat. La section verticale de cette surface selon un demi-plan V ayant la droite D pour origine montre un ensemble de points disposés en ligne brisée, avec typiquement une orientation générale oblique, mais par ailleurs régulièrement étagés. La projection d'une spire annuelle dans un plan horizontal H est une figure courbe excentrique, accidentée, imparfaitement refermée.

INTERET

Cette version est celle que nous avons retenue pour présenter les biorhythmes de floraison dans le flux de séquences dynamiques. En effet elle est démonstrative lorsque la dynamique est lente et lorsque l'on veut illustrer prioritairement la périodicité du phénomène. Pour la clarté de la démonstration, quelques tours de spire sont sélectionnés à des niveaux privilégiés de l'hélice, parce qu'ils sont au cœur de phases bien caractérisées. Chaque boucle est remise à plat et fermée en faisant abstraction du dynamisme, négligeable en première approximation sur un laps de temps aussi court que l'est une année.



1



2

412. Signification dans le cas particulier

. En premier lieu, seuls les biorythmes annuels seront traités, le qualificatif "annuel" étant délibérément préféré à "circannuel" pour la raison suivante. Un biorythme est "circa" quand sa période moyenne est légèrement supérieure ou inférieure à une période astronomique. Qu'en est-il pour les phénomènes naturels que nous analysons ? Au niveau des causes, le balancement saisonnier de chaque facteur climatique se traduit à la fois par des normales plurannuelles et par des anomalies annuelles. De même, au niveau des effets, les périodes successives sont soit supérieures, soit inférieures à une année. Mais leur durée moyenne est rigoureusement d'un an.

. En second lieu, les biorythmes ne seront envisagés, ni à l'échelle d'individus, ni à celle de populations unispécifiques, bien qu'un volumineux dossier ait été constitué dans ce sens au premier stade de mes recherches (cf § 111311 et planche 3). Dans le cadre de la problématique nouvelle à laquelle je me suis rallié, ce sont les rythmes de tranches entières de la biocénose, multi-spécifiques, qui seront pris en compte : végétation algale de peuplements portuaires, végétation phanérogamique de peuplements terrestres, faune d'invertébrés de la sansouire camarguaise.

. En troisième lieu, les rythmes observés ne seront pas ceux de comportements au sens de l'éthologie, mais d'"états végétatifs" et d'"états reproducteurs", plus fiables en raison de leur inertie.

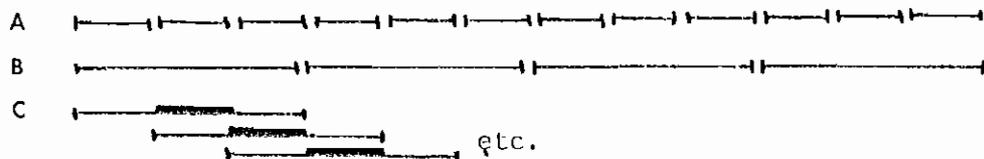
42. METHODOLOGIE

Le cycle annuel de floraison de l' *Asphodelo fistulosi Stipetum retortae* LOISEL 1976, fournit un bon exemple de continuité entre le traitement statistique et la modélisation (cf planche 36), même si ces deux opérations successives comportent des variantes importantes, selon le thème précis abordé.

421. Traitement statistique

4211. Le découpage chronologique

Trois éventualités se présentent :



. 12 périodes mensuelles pour les cycles de floraison (A) ;

. 4 périodes trimestrielles pour les cycles des peuplements portuaires (B) les trimestres correspondant à des "saisons aménagées" avec une avance de 3 semaines (exemple : "hiver" = décembre + janvier + février) ;

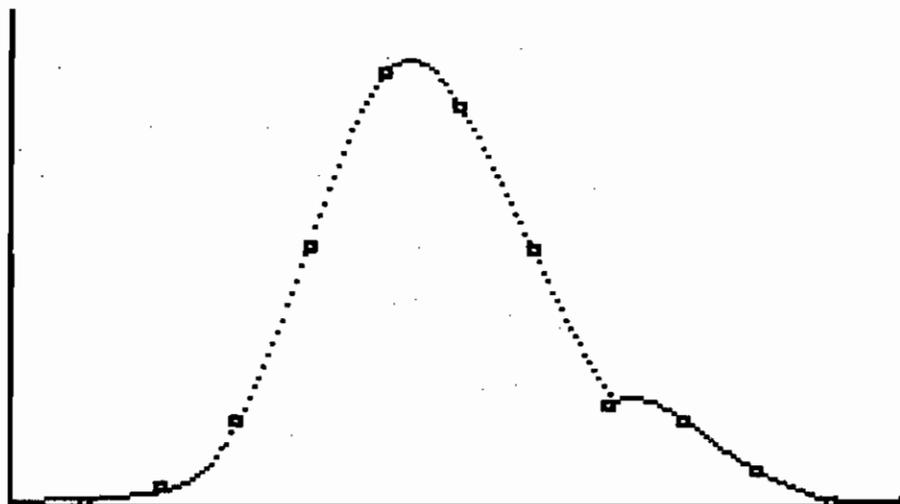
. 12 périodes trimestrielles se chevauchant de proche en proche, la mesure moyenne de trois mois étant attribuée au mois médian (C) ; Ce procédé connu sous le nom de "moyennes mobiles" convient lorsque les bases statistiques sont légères, ce qui est le cas pour la faune d'invertébrés de la sansouire camarguaise où les observations n'ont été reconduites que sur deux années consécutives. Il tend à écraser les anomalies imputables aux conditions météorologiques exceptionnelles de certaines années ; malheureusement, il atténue aussi des tendances pointues réelles.

EXEMPLE DE MODELISATION D'ELLIPTIQUE
D'UN BIORYTHME ANNUEL (FLORAISON)

VALEURS EXPERIMENTALES ET MODELISEES (pour 1000)

1	10	14
2	41	29
3	175	162
4	526	533
5	877	871
6	804	807
7	516	508
8	206	206
9	175	175
10	72	72
11	10	11
12	10	11

Asphodelo-Stipetum retortae



ELEMENTS REMARQUABLES DU GRAPHE POLAIRE

ELLIPSE NUMERO 1

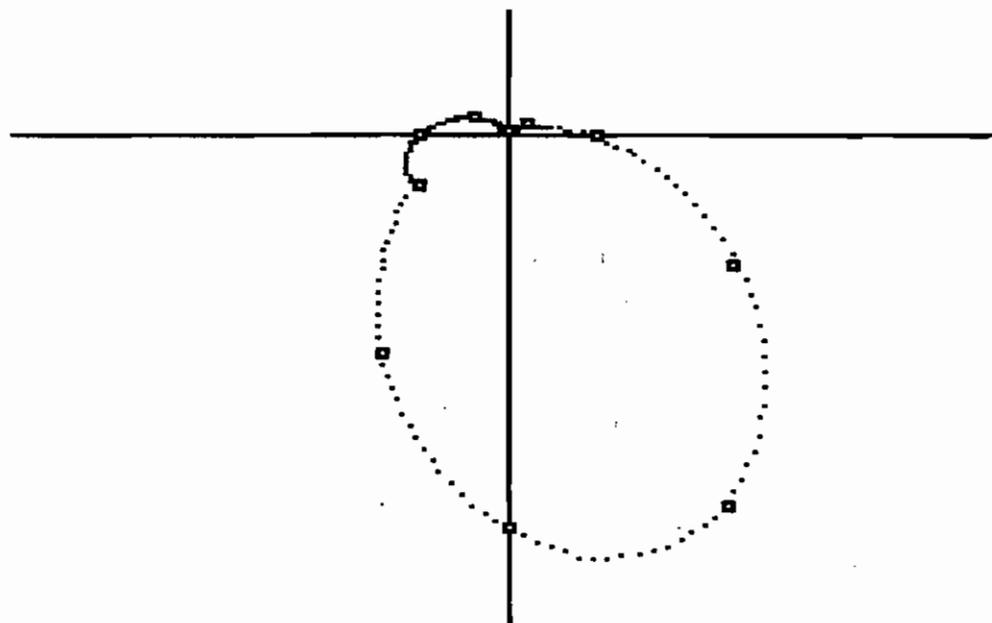
Longueur du rayon OA (%) : 89.7109375
 Pente du meme (en mois) : 5.243
 Longueur du rayon OB (%) : 9.3359375
 Pente du meme (en mois) : 8.57
 Long. du diametre AB (%) : 91.7639358
 Pente du meme (en degre) : -28.4633639
 Adequation au modele : .980069974

ELLIPSE NUMERO 2

Longueur du rayon OA (%) : 13.2664062
 Pente du meme (en mois) : 7.219
 Longueur du rayon OB (%) : 12.6820312
 Pente du meme (en mois) : 9.43
 Long. du diametre AB (%) : 14.2035996
 Pente du meme (en degre) : -18.2908009
 Adequation au modele : .999964293

ENSEMBLE DE LA COURBE

Lg vect. pole-baryc. (%) : 19.4279074
 Pente du meme (en degre) : 169.351648
 Surface enveloppee (%) : 17.2311017
 Adequation moy. ponderee : .985754065



ELEMENTS REMARQUABLES DU GRAPHE CARTESIEN

Minimum (%) : 1
 Maximum (%) : 87.7
 Amplitude (%) : 86.6
 Moyennes trimestr. (%) : 8 74 30 3
 Duree de null.hiv.(mois) : 0
 Pente progr.printan. (%) : 35
 Date du record : 27 Mai
 Pente recess.estiv. (%) : -22
 Tendence septembre (%) : -.3

4212. Les sources des données expérimentales

Les données expérimentales sont, pour la plupart, directement recueillies sur le terrain, mais certaines sont empruntées aux banques de données antérieures contenues dans des Flores ("Les Quatre Flores de la France" de P. FOURNIER 1936 pour les cycles de floraison de groupements végétaux de montagne et "Catalogue des plantes vasculaires croissant naturellement dans le département du Var" de E.ALBERT et E.JAHANDIEZ, 1908 pour les groupements du Sud-Est de la France décrits par R.LOISEL). Les dates de floraison proposées pour chaque espèce par ces auteurs se fondent sur des observations suffisamment répétées au fil des années sur le terrain, par eux-mêmes comme par d'autres, pour qu'on leur reconnaisse la signification de normales statistiques.

Les auteurs des divers inventaires, de leur côté, ont constitué ceux-ci à partir de relevés multipliés à des dates différentes (répétés sur cinq années pour les groupements portuaires varois) ce qui contribue à asseoir un peu plus la normalité des faits mis en évidence.

4213. Les variables mesurées

42131. Groupements portuaires varois (P.VIGNES et coll.)

Pour cinq groupements, aux 4 saisons, le tableau ci-dessous rassemble les moyennes stationnelles de biomasse collective en grammes pour une surface de 625 cm² (cf § 111222) et du nombre d'espèces, ces deux mesures ne concernant que les algues.

Groupements	Nombre de stations	Biomasse en g				Nombre d' espèces			
		P	E	A	H	P	E	A	H
<i>Cystoseiretum strictae</i>	6	419	453	236	246	13.17	10.33	8.83	12.67
<i>Cystoseiretum crinitae</i>	13	292	326	154	196	11.54	9.46	9.08	12.38
<i>Ceramio-Ulvetum</i>	8	316	279	246	237	12.37	9.00	10.00	14.62
<i>Ulvo-Antithamnetum plumulae</i>	13	161	128	91	144	10.08	7.54	8.15	12.08
Faciès à <i>Codium fragile</i>	4	248	393	247	245	10.50	7.00	10.25	14.00

42132. Groupements phanérogamiques du Sud-Est de la France

Le cycle collectif de floraison a fait l'objet d'études échelonnées au cours des dernières décennies. J'ai extrait des publications correspondantes 16 exemples (planche 37) qui seront suivis attentivement jusqu'au terme de la modélisation :

- . 4 des 25 groupements traités par P.VIGNES 1975 ; il s'agit de pelouses alpines décrites par Roger MOLINIER et A.PONS 1955.
- . 4 des 16 groupements traités par A.LAVAGNE et P.VIGNES 1981 ; il s'agit de mélézins (ou mélézeins) décrits par A.LAVAGNE 1964.
- . 8 des 124 groupements traités par R.LOISEL et P.VIGNES 1983 et 1984 à partir de la Thèse de R.LOISEL 1976.

DONNEES EXPERIMENTALES POUR DES BIORYTHMES ANNUELS

Taux % d'espèces fleuries dans des groupements végétaux (1 à 8 : groupements de montagne ; 9 à 16 : groupements végétaux varois). Nombre d'espèces (17 à 20) et d'individus (21 à 24) de la faune d'invertébrés de quatre groupements de la sansouire camarguaise

	JAN	FEV	MAR	AVR	MAI	JUN	JUL	AOU	SEP	OCT	NOV	DEC
1 <i>Festucetum halleri</i>	0	2	2	17	41	56	78	78	20	2	2	0
2 Pelouse à <i>Alopecurus gerardi</i> & <i>Ranunculus pyrenaicus</i>	0	0	2	14	37	63	88	74	11	2	0	0
3 <i>Seslerieto-sempervivretum</i>	0	0	4	16	49	74	93	81	25	5	0	0
4 Pelouse à <i>Nardus stricta</i>	0	0	0	15	49	76	88	66	15	7	2	0
5 Mélézin à <i>Deschampsia flexuosa</i> & <i>Leontodon pyrenaicum</i>	0	3	5	22	51	73	84	59	19	8	3	0
6 Mélézin sur <i>Ericeto-Pinetum</i>	0	0	9	40	60	66	66	46	9	3	3	0
7 Mélézin sur <i>Fagion silvaticae</i>	0	0	4	38	65	65	58	46	31	8	0	0
8 Mélézin sur <i>Calamagrostido-</i> <i>Pinetum</i>	0	0	2	27	73	82	70	52	34	14	5	0
9 <i>Phagnalo-Asplenietum</i> <i>glandulosi</i>	7.7	23.1	26.9	73.1	84.6	80.8	53.8	23.1	23.1	15.4	11.5	7.7
10 <i>Phlomidio-Brachypodietum</i> <i>ramosi</i>	1.0	4.0	18.2	53.5	85.9	80.8	51.5	19.2	15.2	7.1	1.0	1.0
11 <i>Helianthemo-Ericetum multiflorae</i> var. à <i>Convolvulus lanuginosus</i>	7.3	14.6	22.0	56.1	85.4	75.6	41.5	19.5	17.1	9.8	7.3	4.9
12 <i>Quercu-Pinetum halepensis</i> (sur calcaire)	5.9	11.8	22.1	57.4	77.9	60.3	44.1	19.1	25.0	14.7	4.4	4.4
13 <i>Lauro-Quercetum ilicis</i>	4.5	13.4	26.6	53.4	75.5	60.0	37.8	17.8	20.0	11.1	0	2.2
14 <i>Spartio-Clematidetum vitalbae</i> var. à <i>Cornus sanguinea</i>	0	5.5	9.1	43.6	63.6	65.5	54.5	30.9	20.0	9.1	1.8	0
15 <i>Euphorbio-Carpinetum betuli</i> <i>typicum</i>	4.8	12.0	25.3	60.2	67.5	56.6	38.6	18.1	9.6	3.6	0	0
16 <i>Populetum albae ulmetosum</i> <i>campestris</i>	3.4	10.3	20.7	41.4	55.2	48.3	37.9	24.1	13.8	6.9	0	0
17 <i>Anthrocnetum glauci</i>	5.0	6.6	4.8	4.5	2.9	3.1	3.0	3.9	4.1	5.2	4.2	5.6
18 <i>Salicornietum fruticosae</i>	10.6	11.6	10.2	8.7	6.2	6.1	5.7	6.3	6.6	8.1	9.1	10.2
19 <i>Brachypodietum phoenicoidis</i>	11.8	13.3	9.5	10.0	7.7	7.7	6.7	5.5	6.8	9.5	11.5	14.0
20 <i>Thero-Brachypodion</i>	21.5	23.5	20.0	19.3	16.3	15.0	13.8	13.2	15.2	18.8	20.8	23.7
21 <i>Anthrocnetum glauci</i>	10.4	15.6	13.2	11.6	6.4	5.1	5.4	9.0	16.3	17.5	13.9	10.2
22 <i>Salicornietum fruticosae</i>	65.0	59.0	45.3	43.2	38.2	38.7	46.7	46.2	69.0	80.0	91.5	81.5
23 <i>Brachypodietum phoenicoidis</i>	32.5	41.2	36.0	40.5	32.7	27.8	21.2	16.8	17.8	28.5	32.0	41.0
24 <i>Thero-Brachypodion</i>	93.7	97.5	77.2	65.2	45.5	39.2	63.8	71.7	81.8	75.8	83.8	100.3

Il convient d'ajouter que les cycles de 60 des 124 groupements évoqués ci-dessus sont présentés superposés sur 8 graphiques comparatifs (planches 49 à 52) sans rappel préalable des données expérimentales ; 26 des 124 groupements (dont 10 non compris dans les 60 précédents) seront rajoutés eux aussi tardivement (planches 53 à 58) pour introduire une dimension dynamique.

Il n'a pas semblé utile de reprendre par le menu détail les 165 cas abordés dans les publications antérieures. Les exemples sélectionnés ici devraient suffire pour confirmer la validité générale d'un modèle et la diversité de ses applications, ainsi que pour en éclairer des facettes encore méconnues.

Chaque ligne du tableau de données expérimentales pour les cycles de floraison (planche 37) est elle-même le produit de la digestion de données initiales groupées dans un tableau provisoire. L'épais cahier des tableaux provisoires n'a pas sa place dans cette étude, mais l'un d'eux est reconstitué en partie ci-dessous pour préciser la marche suivie. A.LAVAGNE 1964 donne du mélèzin *in situ* à *Deschampsia flexuosa* & *Leontodon pyrenaicum* un inventaire de 40 espèces végétales dont seules les 37 phanérogames nous intéressent maintenant. La Flore FOURNIER en précise le calendrier de floraison : avril à juin pour le mélèze, mai à août pour la canche flexueuse etc. En arithmétique binaire - puisque les mesures traduisent seulement l'alternative "présence ou absence" des fleurs - la grille de données brutes se meuble de la façon suivante :

Mois	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 <i>Larix decidua</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
2 <i>Deschampsia flexuosa</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
.....												
36 <i>Myosotis silvatica</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
37 <i>Pedicularis rostratospicata</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Total brut	0	1	2	8	19	27	31	22	7	3	1	0
Pourcentage arrondi	0	3	5	22	51	73	84	59	19	8	3	0

Seule la ligne des pourcentages (arrondis ou non) est exploitée par la suite.

42133. Faune d'invertébrés de la sansouire camarguaise

L.BIGOT 1965 a suivi pendant deux ans les variations quantitatives de la faune d'invertébrés hébergée par quatre groupements différents de Camargue. Même clairement remises au propre par ses soins, ses minutes de terrain sont des documents impressionnants par la richesse du contenu et la superficie des feuillets. Si nous prenons le cas du *Thero-Brachypodion*, 54 colonnes attribuées aux relevés successifs (il y en a de 1 à 3 par mois) recourent 216 lignes dont chacune est affectée à l'une des espèces recensées. Les 11664 cases découpées par ce quadrillage restent certes vierges en majorité car les espèces se montrent sporadiquement, mais des centaines de cases contiennent deux données jumelées : le nombre d'individus, la biomasse collective. De cette profusion j'ai extrait deux lignes de données expérimentales (planche 37), ramenées au nombre d'espèces et au nombre d'individus (toutes espèces confondues), au prix du traitement suivant.

Considérons le nombre d'espèces dans les relevés de janvier.

	relevé 1	relevé 2	relevé 3	moyenne
Janvier 1956	17	24	19	20
Janvier 1957	24	35	34	31
) 25.5

Reconduite sur les 12 mois, la même opération nous donne :

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
25.5	18.5	26.5	15.0	17.5	16.5	11.0	14.0	14.5	17.0	25.0	20.5

On constate beaucoup d'artefacts statistiques, anomalies déterminées par des causes extérieures objectives, météorologiques notamment, mais qui n'apparaîtraient pas avec des échantillons numériquement plus représentatifs : premièrement les manifestations des espèces sont capricieuses, même en l'absence d'extinction saisonnière des populations ; deuxièmement les moyennes de janvier 1956 et janvier 1957 diffèrent entre elles de plus de 50 % ; troisièmement la séquence des douze moyennes mensuelles montre des dents de scie suspectes. Les artefacts sont en partie gommés par le jeu des moyennes mobiles dont les mérites et les inconvénients ont été signalés (cf § 4211) :

Trimestres mobiles	Nombre moyen d'espèces / mois	Mois d'affectation
Mois 1, 2 & 3	$(25.5 + 18.5 + 26.5)/3 = 23.5$	2
Mois 2, 3 & 4	$(18.5 + 26.5 + 15.0)/3 = 20.0$	3

Les deux valeurs 23.5 et 20.0 figurent - dans les colonnes de février et mars - sur la ligne du nombre d'espèces de la faune d'invertébrés qu'hébergent les pelouses du *Thero-Brachypodium* (planche 37). Ces données synthétiques sont le produit du traitement de données analytiques, mais elles n'ont pas subi d'autres manipulations, en particulier de modélisation, et doivent être tenues pour rigoureusement expérimentales.

422. Modélisation

Plusieurs fonctions algébriques ont pour représentation graphique des courbes qui ressemblent à celles des biorythmes. Elles peuvent être ramenées à deux modèles principaux.

4221. La fonction cosinus

HALBERG vers 1961 met au point un modèle cosinor qui ajuste une fonction sinusoïdale aux données expérimentales par la méthode des moindres carrés :

$$Y(t) = M + A * \cos(t * 2\pi / \tau + \phi)$$

Ce modèle comporte une variable-effet $Y(t)$ et une variable de position qui est le temps t (ce dernier omis par GEORGES et IDELMANN 1984, ce qui fait du deuxième terme de l'équation une constante). Les variables-causes ne sont pas exprimées mais seront identifiées grâce au synchronisme du rythme étudié avec leur rythme propre.

Les paramètres sont : M ou mésor = moyenne des données expérimentales ; A ou amplitude = maximum - mésor ; τ est la période définie expérimentalement et exprimée avec la même unité que t ; ϕ nommé acrophase est la date du premier maximum par référence à une origine du temps conventionnelle (par exemple minuit pour une échelle horaire).

Si l'on veut trouver une justification, pragmatique mais limitée, au modèle cosinor, on peut admettre avec B.MILLET 1978 le rapprochement suivant : il est commode de caractériser la courbe d'un biorythme à l'aide de paramètres utilisés par les mathématiciens et les physiciens pour les sinusoides : période, fréquence, amplitude, phase. Mais MILLET ajoute judicieusement que "tous les phénomènes périodiques ne se représentent pas par des sinusoides".

A.REINBERG estime de son côté que l'assimilation de la variation de la série temporelle à une fonction sinusoidale est "le plus souvent légitime". Ce jugement semble confondre adéquation de fait et légitimité de principe, cette dernière n'étant pas négociable au coup par coup.

Nous nous sommes vigoureusement inscrits en faux contre la validité du modèle cosinor (J.GALANGAU et P.VIGNES 1979, R.LOISEL et P.VIGNES 1983).

. Une première critique porte sur la forme : bon nombre de "houles" figurant des biorythmes, même si elles affichent une répétitivité régulière, ne répondent pas à l'image de la sinusoidale. Souvent leurs anticlinaux et synclinaux n'ont pas même rayon de courbure ; les uns sont larges et les autres aigus, ou inversement ; ils se déversent fréquemment vers la droite ou la gauche et il n'est pas rare que deux vagues d'inégale amplitude se succèdent à chaque période. Ces formes plus évoluées que des sinusoides sont réalisables - si l'on tient à tout prix à se cramponner à ce type de modèle - par sommation de sinusoides différant par l'amplitude, la phase, la fréquence, le mésor. En particulier les séries de FOURIER pourraient être empruntées à la physique des mouvements vibratoires. Le théorème de FOURIER énonce qu'une fonction périodique de fréquence N peut toujours se décomposer d'une seule façon en une somme de fonctions sinusoidales de fréquences $N, 2N \dots KN$ (le premier terme étant le "fondamental", les suivants les "harmoniques"). On peut estimer que la sophistication de tels modèles, même reflétant plus fidèlement les courbes expérimentales, serait inutilement saugrenue.

. En effet une deuxième critique porte sur le fond. Un profil de biorythme et une sinusoidale ou une somme de sinusoides, si ressemblants soient-ils par pur hasard, demeurent mutuellement irréductibles sur le plan logique. L'une des propriétés intouchables - ou du moins qui devrait être jugée telle - d'un phénomène cyclique en est l'aptitude à la représentation fermée, sur un graphique à coordonnées polaires, avec le temps comme variable angulaire. Or la transformation polaire d'une fonction cosinor donne toujours une figure en spatangue, plus ou moins déprimée à un bout sans jamais porter d'excroissance, excentrique mais toujours globuleuse. Cette forme ne s'éloigne jamais sensiblement de celle d'un cercle ; d'ailleurs la croix inscrite dans la courbe polaire, leurs axes de symétrie étant confondus, présente deux bras perpendiculaires de longueur égale, de surcroît constante et égale à $2M$. Une forme subcirculaire de courbes polaires ne couvre qu'une minorité de biorythmes. Les partisans du modèle cosinor semblent embarrassés par les représentations polaires puisque celles qu'ils publient souffrent de cette invraisemblable carence d'être privées de courbe ; elles comportent seulement un vecteur dont la longueur représente l'amplitude de la sinusoidale et dont la position angulaire mesure l'acrophase. Une légère incertitude sur ces deux paramètres laisse flotter l'extrémité du vecteur dans une "ellipse d'erreur", région du champ graphique dont la superficie dépend de la qualité des données expérimentales mais qui, petite ou non, assure dans ses limites une confiance à 95 %. En fait un seul point de la courbe en coordonnées cartésiennes est jugé digne de figurer sur le graphique dit polaire. Sans doute pour compenser l'indigence de telles représentations, les figures s'entourent de fioritures qui les font ressembler aux anciens compas de navigation...

4222. La fonction ellipse

42221. Genèse du modèle elliptique

. Nos premiers graphiques polaires de biorythmes (P.VIGNES 1973 et 1975) ne comportent que des courbes expérimentales, lissées manuellement. Un appareil de confection artisanale est alors employé pour contrôler le lissage. Les contraintes géométriques du lissage sont comparées par les mathématiciens aux contraintes physiques subies par une lame de ressort amenée en souplesse au contact de n obstacles ponctuels. L'appareil utilisé est formé d'un plateau de bois à nombreuses perforations alignées suivant des rayons, de clous solides qui s'y encastrent à volonté et d'un ruban de forte élasticité. Les figures obtenues retiennent déjà l'attention par leurs formes géométriques harmonieuses, manifestement apparentées entre elles, et aussi par leurs particularités permettant de les classer : excentricité inégale, aspect globuleux ou étiré, présence ou absence d'un petit lobe etc. . Quelques années plus tard, la mise à contribution de l'outil informatique et la création de logiciels personnels, spécialement adaptés à nos besoins, conduit à modéliser les biorythmes (P.VIGNES 1979, J.GALANGAU et P.VIGNES 1979, A.LAVAGNE et P.VIGNES 1981, VIGNES 1982). Le modèle est alors monoelliptique, nos interrogations sur l'opportunité d'un modèle plus complexe se heurtant au souci d'unité et de simplicité de la méthode.

. L'étude de J.GALANGAU et P.VIGNES se veut offensive. Afin de ne pas encourir le reproche d'avoir créé un modèle de portée limitée, nous n'hésitons pas à ratisser large chez nos concurrents dans les banques de données de biologie animale et de physiologie médicale. Nous récupérons, dans le nombre, des exemples traités par les partisans du modèle cosinor, afin de les retraiter mieux si possible et selon nos conceptions. La liste des cas envisagés est éclectique puisque l'on y trouve, outre des biorythmes végétaux : le cycle ultradien des pulsations cardiaques de grenouille, trois cycles circadiens de la souris (activité locomotrice, nombre d'éosinophiles du sang, incorporation du P^{32} dans les phospholipides du sang), deux cycles circamensuels chez la femme (taux plasmatiques d'oestradiol et de progestérone), trois cycles circannuels (spermatogénèse de la pipistrelle, fréquence d'oestrus chez le mérinos du Kenya, diamètre du plus grand follicule ovarien du ramier). Cette évasion, hors de notre domaine de recherches, n'a jamais été renouvelée. Mais, avec une adéquation moyenne de 0.94 pour les problèmes de biologie animale abordés, nous avons démontré suffisamment la validité de notre modèle dans les cas de biorythme les plus divers pour en surlégitimer l'emploi dans nos propres chantiers.

. Dans ce nouveau contexte, l'étude comparative de cycles de floraison par A.LAVAGNE et P.VIGNES consacre le modèle, non plus seulement au titre d'instrument de lissage automatique, mais en tant qu'objet d'étude à part entière. Les propriétés mathématiques de la figure apportent un supplément d'information à retombées biologiques inéluctables.

. Lors de l'étude des cycles de floraison de syntaxons du Sud-Est méditerranéen français (R.LOISEL et P.VIGNES 1983 et 1984), bon nombre de courbes polaires expérimentales, relatives à des groupements à forte empreinte méditerranéenne, montrent une boursoufflure comme des levures qui bourgeonnent. La mise au point d'un modèle dielliptique ne peut plus dès lors être différée. Corrélativement, l'exploitation mathématique des figures franchit une nouvelle escalade. Alors que les graphiques polaires modélisés cautionnent le modèle, les graphiques cartésiens expérimentaux retrouvent une nouvelle faveur ; ils recèlent des tendances hautement significatives mais jusque-là ignorées ou bien sous-estimées.

42222. Aspects mathématiques du modèle elliptique

Alors que le modèle cosinor s'appuie sur des graphiques cartésiens dont les courbes ouvertes sont ajustées à une fonction cosinus par la méthode des moindres carrés, le modèle elliptique s'appuie sur des graphiques polaires dont les courbes fermées sont ajustées à la fonction d'un mouvement elliptique, également par la méthode des moindres carrés.

Un graphique polaire expérimental de biorythme est supporté par n points (12 par exemple pour les cycles de floraison), approximativement disposés selon une trajectoire elliptique. Malheureusement l'ellipse la plus affine à cet ensemble de points occupe une position quelconque dans le champ du graphique. Il n'y a pas coïncidence entre des éléments remarquables de la courbe et du référentiel. Ni le barycentre, ni l'un ou l'autre des pôles de l'ellipse ne tient lieu de pôle du graphique et aucun des axes de symétrie de l'ellipse ne passe non plus par ce pôle. Repérée par rapport à des axes de coordonnées cartésiennes coïncidant avec ses deux axes de symétrie, l'ellipse correspond à une équation algébrique courte et élémentaire. Mais la même figure, toujours aussi dépouillée dans sa forme, se traduit par une fonction trigonométrique longue et complexe quand elle adopte une position quelconque dans le champ d'un graphique polaire. Il est donc avantageux - avant d'entreprendre l'ajustement du modèle et pour y parvenir rapidement - de procéder à un changement de référentiel par étapes, provisoirement, avec retour ultérieur au référentiel d'origine (cf planche 38).

L'ajustement d'une ellipse par la méthode des moindres carrés n'est pas aussi simple que celui d'une droite de régression à partir d'un nuage de points. Pour l'ellipse comme pour la droite, la position dans le plan est inconnue à l'avance ; mais en outre, pour l'ellipse, sa forme ("grosesseur", "étirement") est également objet d'incertitude. La difficulté est donc d'amorcer le processus d'ajustement. On ne peut pas mettre à contribution le barycentre des points expérimentaux qui, même dans l'éventualité d'une adéquation promise à la perfection, reste indépendant du barycentre de l'ellipse ; en effet les points sont dispersés, sur la trajectoire elliptique, avec des intervalles inégaux qui, typiquement, augmentent puis régressent.

La tactique utilisée pour l'ajustement est la suivante. Des coordonnées vraisemblables sont proposées pour les deux extrémités A et B du grand diamètre de l'ellipse. Cela représente donc quatre valeurs. Dans l'exemple de l'*Asphodelo-Stipetum retortae* (planche 36) et en s'en tenant au grand arc de l'ellipse, ces valeurs sont :

- . pour le point A (en bas à droite, non figuré)
 - distance au pôle ≈ 89 % de l'inventaire floristique
 - date angulaire ≈ 5.2 (5 = 15 mai)
- . pour le point B (en haut à gauche, non figuré)
 - distance au pôle ≈ 9 % de l'inventaire floristique
 - date angulaire ≈ 8.6 (8 = 15 août)

L'unité angulaire vaut, dans le cas de périodes annuelles découpées en douze mois : 30 jours, 10 heures et 30 minutes. Il est à noter que les points A et B ne situent pas nécessairement le maximum et le minimum du phénomène étudié.

ETAPES DE LA MODELISATION ELLIPTIQUE

1. -ENTREE DES DONNEES EXPERIMENTALES

UN GRAPHIQUE POLAIRE EXPERIMENTAL EST CONSTRUIT EN 12 POINTS. POUR L'UN QUELCONQUE DE CES POINTS DESIGNÉ PAR LA LETTRE P, L'ANGLE x_0 EST LE RANG DU MOIS CONSIDÉRE, LA LONGUEUR DU VECTEUR y_0 EST LE TAUX % DE FLORAISON POUR LE MEME MOIS. CES COORDONNEES SONT *EXPERIMENTALES ET CONCRETES*. UN TRACE APPROXIMATIVEMENT CONFORME AU MODELE EST ESQUISSE MANUELLEMENT. LA SUITE DES OPERATIONS SE DERoule SUR ORDINATEUR. SI LE TRACE PROVISOIRE FAIT SE RELAYER DEUX ARCS D'ELLIPSES, LA MODELISATION DE CHACUN D'EUX EST EFFECTUEE SEPARÉMENT POUR LES ETAPES 2 A 6, SELON LE MEME SCENARIO.

2. -PREMIERE TRANSFORMATION DES COORDONNEES

LE NOUVEAU SYSTEME RESTE POLAIRE, MAIS CHANGE DE REFERENTIEL : AXE PORTEUR DU SEGMENT AB (UN DES DIAMETRES DE L'ELLIPSE) ET CENTRE O_1 DE CE SEGMENT. LES COORDONNEES x_1 ET y_1 SONT *EXPERIMENTALES MAIS ABSTRAITES*.

3. -DEUXIEME TRANSFORMATION DES COORDONNEES

LE NOUVEAU SYSTEME EST CARTESIEN, AVEC DEUX AXES DE COORDONNEES CONSTITUES PAR LES AXES DE SYMETRIE DE L'ELLIPSE. LES COORDONNEES w ET z OBTENUES PAR PROJECTION DEMEURENT *EXPERIMENTALES ET ABSTRAITES*.

LES PARAMETRES a ET b DE L'EQUATION $a.w^2 + b.z^2 = u$ SONT AUTOMATIQUEMENT CALCULES PAR LA METHODE DES MOINDRES CARRÉS DE TELLE MANIERE QUE $\sum u/12$ SOIT AUSSI PROCHE QUE POSSIBLE DE 1. UN COEFFICIENT DONNE LA MESURE DE L'ADEQUATION ENTRE MODELE ET REALITE. PAR RETOURS SUCCESSIFS EN "2" LA PREMODELISATION EST AFFINEE EN MODIFIANT INSENSIBLEMENT LES POSITIONS PRESUMÉES DES POINTS A ET B, JUSQU'A CE QUE L'ADEQUATION N'AUGMENTE PLUS.

4. -TROISIEME TRANSFORMATION DES COORDONNEES

CETTE TRANSFORMATION SE FAIT SANS CHANGEMENT DE SYSTEME. APRES IMMOBILISATION DES POINTS A ET B ET FIXATION DE LA VALEUR DES PARAMETRES a ET b , L'APPLICATION DEDUCTIVE DE L'EQUATION $a.w^2 + b.z^2 = 1$ FAIT CORRESPONDRE A CHAQUE ABSCISSE w UNE NOUVELLE ORDONNEE z' TRES PEU DIFFERENTE DE z . LES COORDONNEES w ET z' DU POINT P' SONT *MODELISEES ET ABSTRAITES*.

5. -QUATRIEME TRANSFORMATION DES COORDONNEES

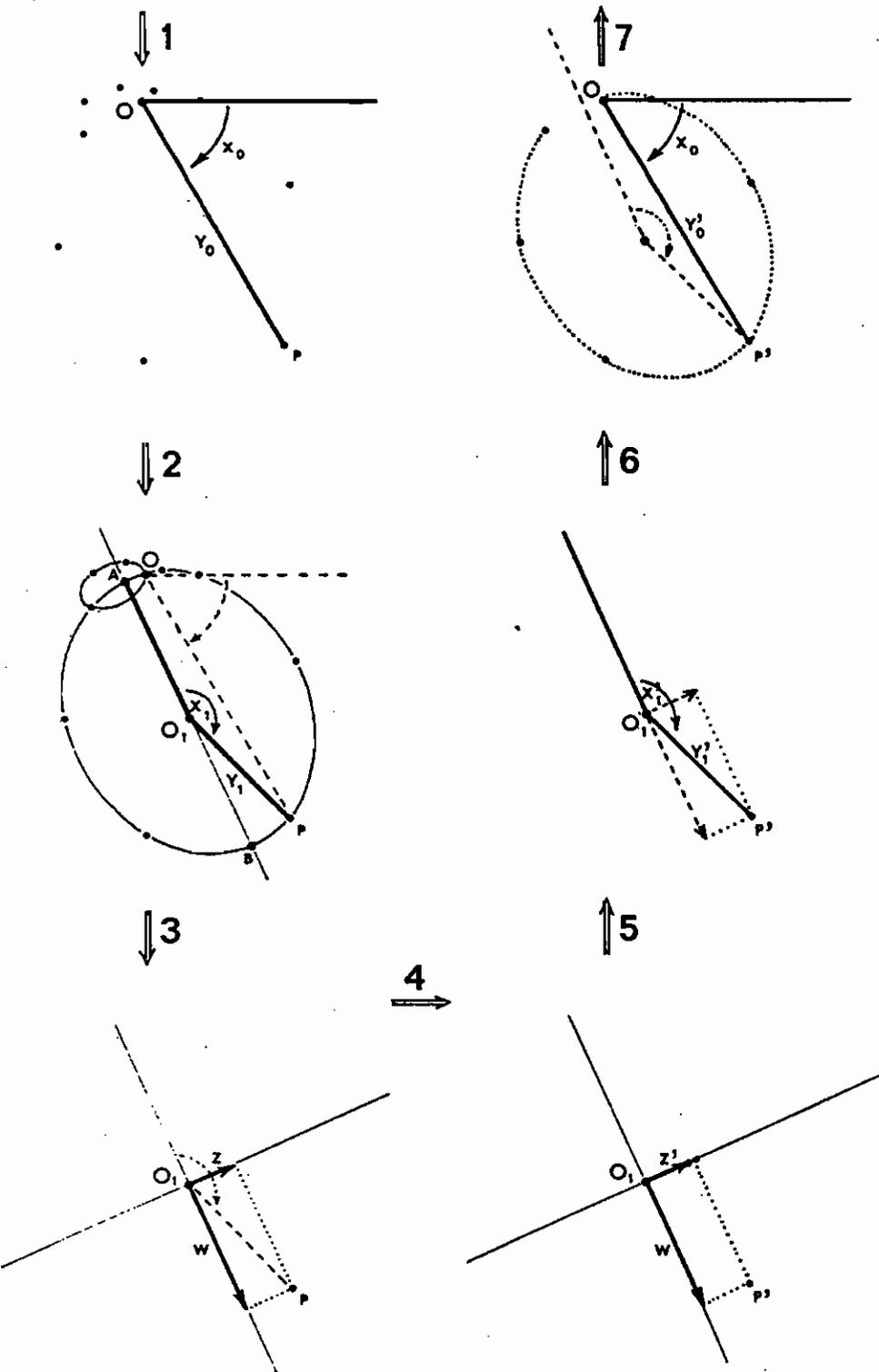
LE NOUVEAU SYSTEME REDEVIENT POLAIRE, AVEC POUR REFERENTIEL LE POLE O_1 ET L'AXE PORTEUR DU DIAMETRE AB. LES COORDONNEES x_1 ET y_1 DE P' DEMEURENT *MODELISEES ET ABSTRAITES*.

6. -CINQUIEME TRANSFORMATION DES COORDONNEES

LE DERNIER SYSTEME EST ENCORE POLAIRE ET RETROUVE LE REFERENTIEL INITIAL. DE CE FAIT, LES COORDONNEES x_0 ET y_0 SONT *CONCRETES* (POSITION DU MOIS ET TAUX % DE FLORAISON), MEME SI LA SECONDE EST *MODELISEE*.

7. -SORTIE DES DONNEES EXPERIMENTALES ET MODELISEES

LES DIVERSES DONNEES SONT AFFICHEES COTE A COTE SOUS FORME D'UN TABLEAU ET EN SUPERPOSITION DANS DEUX GRAPHIQUES, L'UN CARTESIEN, L'AUTRE POLAIRE.



Les propositions de coordonnées pour les points A et B entraînent le calcul précis des paramètres de la fonction de l'ellipse de diamètre AB la plus affine aux points expérimentaux et du même coup celui du coefficient d'adéquation. Mais une ellipse de diamètre A'B' insensiblement déplacé par rapport à AB jouira peut-être d'une adéquation supérieure. Le tâtonnement porte sur quatre valeurs de coordonnées polaires (longueurs et positions angulaires des vecteurs \overline{OA} et \overline{OB}). Si l'on ne joue que sur deux de ces valeurs à la fois, de préférence celles dont l'effet d'entraînement apparaît d'emblée le plus sensible, on peut recourir utilement à la méthode exploratoire nommée "paysage des adéquations" (cf § 11213 et planche 4).

Le modèle dielliptique, correspondant au cas de l'*Asphodelo-Stipetum retortae* entre autres, s'appuie sur la même démarche d'ensemble, mais reconduite une deuxième fois. Pour n points expérimentaux, les deux arcs en totalisent n + 2 puisque leurs extrémités sont communes ; ce nombre est donc de 14 pour un cycle annuel étudié sur 12 mois. En outre les deux arcs, en général, n'ont pas le même nombre de points expérimentaux et leurs adéquations respectives sont pondérées pour le calcul de l'adéquation globale du modèle. Cela donne, toujours pour le même groupement de référence :

$$((0.980 * 10) + (1.000 * 4))/14 = 0.986$$

Dans le cas de petits arcs à 4 points de courbes dielliptiques de floraison connues de 12 mois, comme dans le cas de l'arc unique à 4 points également des courbes monoelliptiques des groupements portuaires connues de 4 trimestres, l'adéquation atteint le maximum, c'est-à-dire l'unité. En effet, par les quatre sommets d'un quadrilatère aux angles tous saillants, on peut faire passer jusqu'à une infinité d'ellipses qui l'inscrivent parfaitement. Au cours de la modélisation, nous avons toujours opté pour l'ellipse la plus compacte. Ce choix, parfois restrictif, engage peu quand il se limite à l'excroissance automnale de certaines courbes de floraisons, mais il pose davantage problème quand il conditionne la forme de la courbe entière d'un groupement portuaire. A cette critique fondée, il est permis d'opposer les assurances suivantes :

. Une ellipse "minimale" peut atténuer des tendances existantes, mais elle n'en forge pas de toutes pièces.

. Les courbes de biorythmes algaux construites sur 12 points, compte tenu des dates précises des relevés trimestriels et en effectuant des moyennes mobiles sur les "12 trimestres" d'une année (cf § 4211), confirment la forme imaginée sur 4 points. Ainsi sur graphique cartésien la courbe de périodicité à deux pics de *Halopteris scoparia* (planche 3) devient une houle souple à deux crêtes inégales par le jeu des moyennes mobiles (J.GALANGAU & P.VIGNES 1979) ; l'équivalent en coordonnées polaires est une ellipse simple, légèrement étirée.

. Les courbes polaires soutenues par seulement quatre points expérimentaux demeureraient-elles suspectes pour des observateurs méfiants ? Reconnaissons-leur au moins le rôle d'une enveloppe géométrique valorisant les quatre rayons en croix qui la sous-tendent.

. Enfin, dans le cas des groupements portuaires, j'assume le parti pris d'une application déductive d'un modèle élaboré par induction, à partir d'un grand nombre d'autres cas de biorythmes et dont la validité me paraît généralisable.

Logiciel BIORYTHME

```

5 REM **BIORYTHME" Pierre VIGNE
  S Nov 84
10 INPUT "Cas de biorythme ? ";C
  A$
11 INPUT "Nombre de donnees par
  periode ";D
12 IF D < > 12 THEN 14
13 INPUT "S'agit-il d'un rythme
  de floraison ? (1=oui 2=non)
  ";FL
14 RR = 1:XM = 0:MX = 0:MN = 1000
  O:NP = 0
15 DIM V(192): DIM VV(D,2): DIM
  T(D,2): DIM U(21)
22 PRINT "Dicter, sans decimale, d
  es donnees rapportees a 1280
  , avec une valeur negative f
  ictive pour les points qui e
  chappent provisoirement a la
  modelisation"
24 FOR J = 1 TO D
26 INPUT VV(J,1)
28 IF VV(J,1) > = 0 THEN VV(J,2
  ) = VV(J,1) / 10
29 IF VV(J,1) > = 0 OR RR > 2 THEN
  31
30 RR = 2:NP = NP - 1
31 IF MN > VV(J,1) AND VV(J,1) >
  = 0 THEN MN = VV(J,1)
32 IF MX < VV(J,1) THEN MX = VV(
  J,1)
33 NEXT J
34 FOR J = 1 TO D
36 VV(J,1) = VV(J,1) / MX
38 NEXT J
39 REM **"Distance suivante expri
  mee par rapport a un rayon d
  e 128mm"
40 INPUT "Reperes decimaux (angl
  e en mois, distance au pole e
  n mm) des extremités A et B
  du grand diametre ";E,M,F,N
41 PRINT " ";E;" ";M;" ";F
  ";N
42 GOSUB 542
74 PRINT " K*";1 - SQR (Z / D
  O)
76 INPUT "Corrections ? (0,1,2,3
  ,4) ";RP
78 IF RP = 0 THEN 176
79 IF RP = 1 THEN INPUT E
80 IF RP = 2 THEN INPUT M
81 IF RP = 3 THEN INPUT F
82 IF RP = 4 THEN INPUT N
83 GOTO 41
176 LL = 4: IF RR < 3 THEN LL = 0
177 U(LL + 1) = M / 1.28:U(LL + 2
  ) = E:U(LL + 3) = N / 1.28:U
  (LL + 4) = F

```

```

179 U(LL / 4 + 20) = 1 - SQR (Z /
  OO)
180 W = INT (192 / D):O = 0.0327
  249
185 FOR J = 1 TO 192
190 JJ = W * INT (J / W):KK = JJ
  + W
195 IF JJ = 0 THEN JJ = 192
200 IF KK > 192 THEN KK = W
202 IF VV(JJ / W,1) < 0 OR VV(KK
  / W,1) < 0 THEN 248
205 S = SIN (J * Q):C = COS (J *
  Q):P = A * (GG * C + HH * S)
  ^ 2 + B * (GG * S - HH * C)
  ^ 2
210 R = - A * 2 * (HH * S + GG *
  C) * (Y * HH + X * GG) + B *
  2 * (GG * S - HH * C) * (X *
  HH - Y * GG)
215 S = A * (Y * HH + X * GG) ^ 2
  + B * (X * HH - Y * GG) ^ 2
  - 1
220 IF R ^ 2 - 4 * P * S > 0 THEN
  240
225 V(J) = 0
230 IF - R / 2 / P > 0 THEN V(J
  ) = - R / 2 / P
235 GOTO 247
240 V(J) = (- R + SQR (R ^ 2 -
  4 * P * S)) / 2 / P
245 IF V(J) < 0 THEN V(J) = 0
246 REM **"Adapter le denominateu
  r si utile"
247 V(J) = V(J) * MX / 10
248 NEXT J
249 RR = RR + 1
250 IF RR = 3 THEN 22
252 IF O < > 12 THEN 322
253 A = U(2) * 0.5236:B = U(4) *
  0.5236:C = U(6) * 0.5236:D =
  U(8) * 0.5236
254 U(17) = ATN ((U(1) * SIN (A
  ) - U(3) * SIN (B)) / (U(1)
  * COS (A) - U(3) * COS (B
  ))) * 57.296
255 U(16) = SQR ((U(1) * COS (A
  ) - U(3) * COS (B)) ^ 2 + (
  U(1) * SIN (A) - U(3) * SIN
  (B)) ^ 2)
256 IF LL = 0 THEN 259
257 U(18) = SQR ((U(5) * COS (C
  ) - U(7) * COS (D)) ^ 2 + (
  U(5) * SIN (C) - U(7) * SIN
  (D)) ^ 2)
258 U(19) = ATN ((U(5) * SIN (C
  ) - U(7) * SIN (D)) / (U(5)
  * COS (C) - U(7) * COS (D
  ))) * 57.296

```

```

259 FOR J = 1 TO 12
260 IF VV(J,2) = 0 THEN U(12) =
  U(12) + 1
261 IF J = 12 THEN 263
262 IF VV(J,2) < 32 AND VV(J + 1
  ,2) > = 32 THEN U(13) = J
263 IF VV(J,2) > MX / 10 - 0.01 AND
  VV(J,2) < MX / 10 + 0.01 THEN
  U(14) = J
264 U(9) = U(9) + COS (J * 0.523
  6) * VV(J,2) / 12
265 U(10) = U(10) + SIN (J * 0.5
  236) * VV(J,2) / 12
266 NEXT J
267 FOR J = 1 TO 192
268 IF J < 8 OR INT (J / 4) < >
  J / 4 THEN 270
269 U(11) = U(11) + (V(J) + V(J -
  4)) ^ 2
270 IF XM > = V(J) THEN 272
271 XM = V(J):U(15) = J
272 NEXT J
273 U(11) = (U(11) + (V(4) + V(19
  2)) ^ 2) / 31416
274 U(15) = INT (U(15) * 365 / 1
  92 + 0.5)
276 PR# 1
277 PRINT : PRINT : PRINT : PRINT
278 PRINT CHR# (27);"4"; CHR# (
  14);
279 PRINT CA$
280 PRINT CHR# (27);"5"; CHR# (
  20)
281 PRINT : PRINT : PRINT
282 PRINT "VALEURS EXPERIMENTALE
  S ET MODELISEES (pour 1000)"
283 FOR J = 1 TO 12
284 PRINT J, INT (VV(J,2) * 10 /
  1.28 + 0.5), INT (V(J * 16) *
  10 / 1.28 + 0.5)
285 NEXT J
286 PRINT : PRINT : PRINT : PRINT
287 PRINT "ELEMENTS REMARQUABLES
  DU GRAPHE POLAIRE"
288 A = 1: IF LL = 4 THEN A = 2
289 FOR J = 1 TO A
290 PRINT : PRINT " ELLIPSE NUM
  ERO ";J
291 PRINT " Longueur du rayon
  OA (Z) : ";U(1 + (J - 1) *
  4)
292 PRINT " Pente du mene (en
  mois) : ";U(2 + (J - 1) *
  4)
293 PRINT " Longueur du rayon
  OB (Z) : ";U(3 + (J - 1) *
  4)

```

```

294 PRINT " Pente du meme (en
    mois) : ";U(4 + (J - 1) *
    4)
295 PRINT " Long. du diametre
    AB (%) : ";U(16 + (J - 1) *
    2)
296 PRINT " Pente du meme (en
    degre) : ";U(17 + (J - 1) *
    2)
297 PRINT " Adequation au mod
    ele : ";U(19 + J)
298 NEXT J
299 PRINT : PRINT " ENSEMBLE DE
    LA COURSE": PRINT " Lg v
    ect. pole-baryc. (%) : "; SQR
    (U(9) ^ 2 + U(10) ^ 2) / 1.2
    8
300 PRINT " Pente du meme (en
    degre) : ";180 + ATN (U(10
    ) / U(9)) * 57.2958: PRINT "
    Surface enveloppee (%)
    : ";U(11): IF RR < 3 THEN 3
    02
301 PRINT " Adequation moy. p
    ondere : ";(U(20) * NP + U(
    21) * (14 - NP)) / 14
302 PRINT : PRINT : PRINT
    "ELEMENTS REMARQUABLES DU GR
    APHE CARTESIEN"
303 PRINT : PRINT " Minimum (
    %) : "; INT (MN
    / 1.28 + 0.5) / 10
304 PRINT " Maximum (%)
    : "; INT (MX / 1.28 +
    0.5) / 10
305 PRINT " Amplitude (%)
    : "; INT ((MX - MN) /
    1.28 + 0.5) / 10
306 PRINT " Moyennes trimestr
    . (%) : "; INT ((VV(1,2) +
    VV(2,2) + VV(3,2)) / 3.84 +
    0.5); " "; INT ((VV(4,2) + V
    V(5,2) + VV(6,2)) / 3.84 + 0
    .5); " "; INT ((VV(7,2) + VV
    (8,2) + VV(9,2)) / 3.84 + 0.
    5); " "; INT ((VV(10,2) + VV
    (11,2) + VV(12,2)) / 3.84 +
    0.5)
307 IF FL = 2 THEN 318
308 PRINT " Duree de null.hiv
    .(mois) : ";U(12)
309 PRINT " Pente progr.print
    an. (%) : "; INT ((VV(U(14),
    2) - VV(U(13),2)) / 1.28 / (
    U(14) - U(13)) + 0.5)
310 PRINT " Date du record
    : ";
311 A = U(15); IF A > 135 AND A <
    167 THEN PRINT A - 135;" Ma
    i"
312 IF A > 166 AND A < 197 THEN
    PRINT A - 166;" Juin"

```

```

313 IF A > 196 AND A < 228 THEN
    PRINT A - 196;" Juillet"
314 IF A > 227 THEN PRINT A - 2
    27;" Aout"
315 PRINT " Pente recess.esti
    v. (%) : ";
316 A = 1: IF U(14) < B THEN A =
    B - U(14): PRINT INT ((VV(B
    ,2) - VV(U(14),2)) / 1.28 /
    A + 0.5)
317 PRINT " Tendence septembr
    e (%) : "; INT ((VV(9,2) -
    VV(B,2)) / 1.28 + 0.5) / 10
318 A = 7: IF RR < 4 THEN A = A +
    10: IF FL = 2 THEN A = A + 5
319 FOR J = 1 TO A
320 PRINT
321 NEXT J
322 PR# 0
325 HGR2
326 HCOLOR= 3
327 HPLLOT 15,176 TO 207,176
328 HPLLOT 15,48 TO 15,176
330 FOR J = 1 TO 192
332 V(J) = INT (V(J) + 0.5)
335 HPLLOT J + 15,176 - V(J)
340 NEXT J
345 FOR J = 1 TO 0
350 XX = 15 + J * W
355 YY = INT (176.5 - VV(J,2))
356 HCOLOR= 4
357 HPLLOT XX,YY
358 HCOLOR= 3
360 HPLLOT XX - 1,YY - 1 TO XX -
    1,YY + 1
362 HPLLOT XX - 1,YY + 1 TO XX +
    1,YY + 1
364 HPLLOT XX + 1,YY - 1 TO XX +
    1,YY + 1
366 HPLLOT XX + 1,YY - 1 TO XX -
    1,YY - 1
370 NEXT J
375 PR# 1
380 PRINT CHR# (27);"4"; CHR# (
    14);
385 PRINT CA#
390 PRINT CHR# (27);"5"; CHR# (
    20)
395 PRINT CHR# (9);"GE2"
400 PR# 0
410 HGR2
415 HCOLOR= 3
420 HPLLOT 9,48 TO 221,48
425 HPLLOT 115,16 TO 115,176
430 FOR J = 1 TO 192
433 Q = - 1.5707963 + J * 0.0327
    249
435 HPLLOT INT (115.5 + V(J) * COS
    (Q) * 0.83), INT (48.5 + V(J
    ) * SIN (Q))
440 NEXT J
445 FOR J = 1 TO 0

```

```

450 Q = - 1.5707963 + J * W * 0.
    0327249
455 XX = INT (115.5 + VV(J,2) *
    COS (Q) * 0.83)
457 YY = INT (48.5 + VV(J,2) * SIN
    (Q))
459 HCOLOR= 4
460 HPLLOT XX,YY
461 HCOLOR= 3
462 HPLLOT XX - 1,YY - 1 TO XX -
    1,YY + 1
464 HPLLOT XX - 1,YY + 1 TO XX +
    1,YY + 1
466 HPLLOT XX + 1,YY - 1 TO XX +
    1,YY + 1
470 HPLLOT XX + 1,YY - 1 TO XX -
    1,YY - 1
475 NEXT J
480 PR# 1
485 PRINT CHR# (9);"GE2"
490 PRINT : PRINT : PRINT : PRINT
    : PRINT
495 PR# 0
500 POKE - 16300,0
503 TEXT
505 STDP
542 Q = 6.283185 / 0:00 = 0
544 A = M * SIN (Q * E) * 10 / M
    X:B = M * COS (Q * E) * 10 ,
    MX:C = N * SIN (Q * F) * 10
    / MX:D = N * COS (Q * F) *
    10 / MX
546 R = SQR ((A - C) ^ 2 + (B -
    D) ^ 2):Y = (A + C) / 2:X =
    (B + D) / 2
548 GG = (B - D) / R:HH = (A - C)
    / R:A = 4 / R ^ 2:B = 0:Z =
    0
550 FOR J = 1 TO 0
552 IF VV(J,1) < 0 THEN 566
554 T(J,1) = VV(J,1) * SIN (Q *
    J):T(J,2) = VV(J,1) * COS (
    Q * J)
556 S = (T(J,1) - Y) * GG - (T(J,
    2) - X) * HH:C = (T(J,2) - X
    ) * GG + (T(J,1) - Y) * HH
558 T(J,1) = S:T(J,2) = C
562 IF ABS (S) < 1 / 50 OR ABS
    (1 - A * C ^ 2) < 1 / 500 THEN
    566
564 B = B + LOG ( ABS ((1 - A *
    T(J,2) ^ 2) / T(J,1) ^ 2)):Z
    = Z + 1
566 NEXT J
568 B = EXP (B / Z):Z = 0
570 FOR J = 1 TO 0
571 IF VV(J,1) > = 0 THEN Z = Z
    + (A * T(J,2) ^ 2 + B * T(J
    ,1) ^ 2 - 1) ^ 2
572 IF VV(J,1) < 0 THEN 00 = 00 -
    1
573 NEXT J
575 RETURN

```

42223. Aspects informatiques du modèle elliptique

La dernière génération des logiciels de modélisation des biorythmes se nomme précisément BIORYTHME (cf planche 39). Elle date de 1984, est donc postérieure aux plus récentes publications citées dont certaines incluent les listings des logiciels alors en usage. BIORYTHME est écrit en Basic pour APPLE 2e couplé à une imprimante EPSON RX80. Sa partie modélisante est relativement courte, mais il assume d'autres tâches, dont l'exécution de graphiques tels ceux qui illustrent ce chapitre. Plutôt que d'en donner l'organigramme à l'intention des informaticiens, je crois plus utile d'en préciser l'articulation et le mode d'emploi au bénéfice d'utilisateurs éventuels.

La section A (lignes 22 à 250 du logiciel) concerne la modélisation. Elle est branchée par un "Gosub" sur la section D (lignes 542 à 575), procédure externe du calcul d'adéquation. Une tranche de la section A (lignes 39 à 83) représente la phase de tâtonnement pour ajustement progressif du modèle. Elle est répétitive à volonté. Un paramètre-test RR (ligne 250) renvoie si nécessaire en début de section A pour la modélisation d'un deuxième arc d'ellipse.

La section B (lignes 252 à 321) concerne les calculs et l'affichage d'un tableau numérique explicite. Cette section est sautée dans le cas des rythmes non annuels. Une sous-section (lignes 308 à 317) est évitée dans le cas de rythmes annuels non floraux.

La section C (lignes 322 à 500) commande la construction des graphiques sur écran, puis sur imprimante : graphique cartésien (lignes 322 à 400) et graphique polaire (lignes 410 à 500).

N.B. : Alors que le traitement statistique et la majeure partie de la modélisation sont exécutés sur ordinateur, une opération demeure manuelle entre temps, pour une plus grande efficacité : c'est le positionnement, en première approximation, des points A et B délimitant le grand diamètre présumé de l'ellipse. Les points expérimentaux étant affichés, on les relie par lissage à l'estime sur une feuille de papier calque. Celle-ci est pliée en deux de manière à obtenir en transparence un recouvrement optimal d'une moitié de courbe par l'autre. Le bon pli est écrasé en laissant un sillon qui marque l'emplacement du grand diamètre à soumettre aux essais.

423. Tendances générales après traitement statistique et modélisation

4231. Adéquation du modèle aux faits expérimentaux (planche 40)

. Elle est virtuellement de 1.000 pour les groupements portuaires, parce que les courbes polaires s'appuient sur 4 points seulement. En fait elle s'arrête à 0.996 en moyenne par suite d'une légère érosion lors du traitement informatique. La quête de perfection n'est pas scientifiquement rentable lorsqu'on en est parvenu si près du but mais que les ultimes tâtonnements s'annoncent les plus laborieux. Ce minime écart en retrait par référence à une limite connue d'avance prouve que la modélisation ne gonfle pas artificiellement le coefficient d'adéquation, mais tend au contraire à l'éroder.

Ensembles	Groupements	Premier arc d'ellipse ou arc unique					Deuxième arc d'ellipse					Adéquat. pondérée	
		Point A		Point B		Adéquat.	Point A		Point B		Adéquat.		
		Angle	Distance	Angle	Distance		Angle	Distance	Angle	Distance			
Groupements végétaux portuaires varois : Biomasse (en haut) Nombre d'espèces (en bas)	<i>Cystoseinetum strictae</i>	1.1498	59.05	2.478	35.99	0.9966						0.9966	
	<i>Cystoseinetum crinitae</i>	0.2136	29.36	1.88	45.61	0.9998						0.9998	
	<i>Ceramio-Ulvetum</i>	0.08	31.906	1.92	37.501	0.9888						0.9963	
	<i>Ulvo-Antithamnietum</i>	0.952	21.31	3.021	12.12	0.9963						0.9963	
	Fac. à <i>Codium fragile</i>	0.003	32.5	2.00	52.10	0.9986						0.9986	
	<i>Cystoseinetum strictae</i>	0.1218	53.715	1.8883	44.144	0.9943						0.9943	
	<i>Cystoseinetum crinitae</i>	0.9576	47.250	3.1488	38.616	0.9951						0.9951	
	<i>Ceramio-Ulvetum</i>	0.0898	60.766	1.978	37.134	0.9988						0.9988	
	<i>Ulvo-Antithamnietum</i>	0.0499	50.049	1.910	31.500	0.9913						0.9913	
	Fac. à <i>Codium fragile</i>	0.001	57.5	1.979	28.72	0.9998						0.9998	
Pelouses alpines	<i>Festucetum halleri</i>	6.33	80.3	8.78	45.1	0.9617						0.9617	
	P. à <i>Alopecurus gerardi</i>	6.10	84.0	8.56	55.9	0.9717						0.9717	
	<i>Seslerio-Sempervivietum</i>	6.04	95.9	8.70	55.7	0.9674						0.9674	
	P. à <i>Nardus stricta</i>	5.79	88.32	8.53	54.81	0.9471						0.9471	
Mélézins	M. à <i>Deschampsia flexuosa</i>	5.60	82.8	8.38	55.9	0.9525						0.9525	
	M. sur <i>Ericeto-Pinetum</i>	4.49	66.1	7.81	65.5	0.9369						0.9369	
	M. sur <i>Fagion silvaticae</i>	4.91	80.0	8.46	48.3	0.9117						0.9117	
	M. sur <i>Calamagrostido-Pinetum</i>	5.37	104.8	8.92	44.7	0.9344						0.9344	
Groupements végétaux terrestres du Sud-Est varois	<i>Phragalo-Asplenietum</i>	5.22	110.0	11.69	6.38	0.8806	3.05	10.4	8.55	31.04	0.9328	0.9030	
	<i>Phlomidio-Brachypodietum</i>	5.31	113.7	8.67	8.03	0.9866	3.45	0.05	8.14	24.76	0.9986	0.9900	
	<i>Helianthemo-Ericetum</i>	5.26	110.4	10.65	6.85	0.9408	3.13	7.39	8.33	25.29	0.9275	0.9360	
	<i>Quercu-Pinetum</i> (calcaire)	4.73	96.19	8.44	22.71	0.9214	5.31	4.07	8.99	32.01	0.9994	0.9437	
	<i>Laino-Quercetum</i>	4.93	96.4	8.70	10.31	0.9190	5.66	7.19	9.01	25.6	0.9976	0.9414	
	<i>Sparto-Clematidetum</i>	4.40	69.06	7.56	54.4	0.9542	7.26	43.58	10.49	6.05	0.9842	0.9649	
	<i>Euphorbio-Carpinetum</i>	5.97	72.3	3.107	37.66	0.9158						0.9158	
	<i>Populetum albi</i>	5.344	72.46	1.943	9.948	0.9357	5.89	62.22	9.398	13.43	0.9543	0.9437	
	Faune d'invertébrés de la sansouire camarguaise : Nombre d'espèces (en haut) Nombre d'individus (en bas)	<i>Anthrocnetum glauci</i>	9.04	39.25	2.32	55.91	0.8078						0.8078
		<i>Salicornietum fruticosae</i>	9.665	38.64	2.725	55.836	0.9323						0.9323
<i>Brachypodietum phoenicoidis</i>		0.131	60.61	5.364	34.19	0.8334						0.8334	
<i>Thero-Brachypodion</i>		10.891	52.00	3.994	47.65	0.9047						0.9047	
<i>Anthrocnetum glauci</i>		1.899	52.739	5.88	18.515	0.8458	9.496	63.33	2.621	32.67	0.9202	0.8883	
<i>Salicornietum fruticosae</i>	10.232	56.19	3.288	29.923	0.9005						0.9005		
<i>Brachypodietum phoenicoidis</i>	10.27	38.76	3.69	58.96	0.8458	4.82	58.65	11.45	57.26	0.8724	0.8610		
<i>Thero-Brachypodion</i>	0.35	55.75	6.094	23.39	0.9266	7.712	43.68	0.643	59.14	0.9141	0.9195		

MODELISATION DE BIORYTHMES ANNUELS

Nomenclature détaillée au § 12 ; signification des points A et B au § 4222 ; standardisation des distances au § 4312

. Avec les cycles de floraison, l'adéquation est passée de 0.90 pour 16 cas (A.LAVAGNE et P.VIGNES 1981) à 0.946 pour 124 cas (R.LOISEL et P.VIGNES 1983) en raison d'une optimisation méthodologique générale. En ce qui concerne les 8 groupements de montagne (planche 40), l'adéquation moyenne est de 0.948. Il faut noter qu'elle est remontée à 0.934 pour les 4 mélézins décrits par A.LAVAGNE et qu'elle atteint 0.962 pour les 4 pelouses alpines décrites par Roger MOLINIER et A.PONS.

. Pour les invertébrés de la sansouire, l'adéquation chute à la valeur très médiocre de 0.881, ce qui prouverait - si c'était vraiment nécessaire - que le modèle n'est pas automatiquement complaisant. Les relevés zoosociologiques s'avèrent toujours beaucoup plus aléatoires que les relevés phytosociologiques : les plantes ne s'esquivent, ni à l'approche de l'homme ou de prédateurs, ni en raison de la pluie, d'un coup de froid ou d'une pointe de sécheresse, toutes circonstances qui poussent les animaux en liberté vers des abris en les soustrayant aux observations. La plupart des plantes, notamment les ligneuses, réagissent avec une telle inertie aux variations météorologiques que la présence de telle ou telle espèce, à elle seule, équivaut à la collecte des valeurs statistiquement normales qui définissent un climat. J'ai signalé (§ 42221) que la modélisation de divers comportements périodiques d'animaux, lorsqu'ils sont en élevage à la disposition permanente des chercheurs, s'est soldée par une adéquation de 0.94 en moyenne. On peut admettre que ce modèle elliptique rend compte des biorythmes végétaux et animaux sur un pied d'égalité. Quand la collecte des données expérimentales est conduite dans des conditions favorables, l'adéquation du modèle doit graviter autour d'une valeur de 0.94, sorte d'étalon de référence.

Ceci amène à poser la question de l'erreur et de l'**approximation**, question sous-jacente dans chaque chapitre, mais qui connaît à ce stade le record d'acuité. Reprenons l'exemple démonstratif du biorythme de floraison de l'*Asphodelo-Stipetum* (planche 36). Plusieurs chercheurs ont contribué, indépendamment les uns des autres, à le faire connaître :

- . ALBERT et JAHANDIEZ 1908 pour le calendrier des floraisons dans le Var ;
- . LOISEL 1976 pour la définition de l'association et la constitution des inventaires précis qui l'introduisent ;
- . VIGNES 1975 pour le traitement statistique d'ailleurs élémentaire et 1979 pour la modélisation elliptique des biorythmes.

On parle parfois de la "méthode des deux aveugles" pour des chercheurs dont la contribution à un même chantier s'opère séparément de manière telle qu'aucun ne peut prévoir l'orientation générale qui en résultera. Dans le cas qui nous intéresse, le nombre des "aveugles" s'élève à trois. C'est au moins une garantie d'honnêteté : les données expérimentales n'ont pu être amendées pour favoriser la démonstration d'une idée préconçue. Mais honnêteté n'est pas synonyme de vérité. Quels sont les risques de dérapage successifs ?

. Au niveau du calendrier, quelles que soient la fréquence et la rigueur des observations qui confèrent au catalogue une valeur statistique fondée sur la loi des grands nombres, la subjectivité demeure inévitable. Deux botanistes d'égale compétence ne se rencontreront pas nécessairement sur l'opportunité d'homologuer des dates de floraison particulièrement précoces ou tardives, si cette floraison se manifeste dans une station exceptionnelle par son microclimat ou encore, n'importe où, à la suite de circonstances météorologiques tout à fait anormales pour la saison. Pas plus qu'au stade suivant, je n'envisage la possible confusion entre espèces, sous-espèces ou variétés difficiles à distinguer entre elles.

. Au cours des relevés sur le terrain, l'association de l' *Asphodelo-Stipetum* a été caractérisée à partir de 10 stations cumulant 97 espèces. Mais l'extrapolation de la relation entre la superficie totale des échantillons et le nombre d'espèces (chapitre 2) fournit une estimation de 123 espèces pour l'inventaire-limite. Les 26 espèces du contingent supplémentaire, non identifiées bien entendu, infléchiraient-elles la tendance retenue pour le cycle de floraison ?

. Le traitement statistique introduit à son tour deux causes d'erreur ou d'approximation. Premièrement, nous n'effectuons pas de pondération en fonction de la production florale des diverses phanérogames territorialement voisines. Ce serait une obligation dans le cadre d'autres recherches, relatives à l'apiculture par exemple. Pour nous l'herbe la plus humble est qualitativement l'égale de l'arbrisseau le plus insolemment fleuri, chaque espèce ayant même valeur présumée de réactif aux conditions climatiques. Deuxièmement, dans le décompte et les moyennes, chaque mois est indivisible. Tout mois achevé ou commencé est retenu en totalité ; en poussant le paradoxe à son comble, deux espèces qui fleuriraient, l'une deux mois pleins, l'autre deux jours, pourraient être créditées d'une même performance, alors que les durées réelles s'étaleraient dans un rapport de 1 à 30.

. Enfin la modélisation n'est pas toujours optimale, malgré les moyens réunis pour viser si possible la meilleure adéquation (cf planche 4).

De l'ensemble de ce tableau un peu sombre, on pourrait conclure hâtivement que toute l'entreprise se dissout dans l'incertitude et la suspicion. Certes il est impossible d'évaluer la marge d'erreur, contrairement au cas de travaux physiologiques dont les données expérimentales résultent toutes de mesures physiques et de dosages chimiques, avec une approximation calculable. Mais quatre arguments différents nous confortent dans nos options.

. En premier lieu les équations modélisées des très nombreux biorythmes étudiés jouissent le plus souvent d'une adéquation élevée avec les faits réels ; de plus ces équations, classées par affinités mathématiques, épousent des ensembles de groupements partageant des affinités écologiques (cf § 4322). La probabilité d'obtenir de telles coïncidences par pur hasard est infinitésimale.

. En second lieu, alors que les physiciens choisissent toujours l'hypothèse la plus pessimiste, celle où toutes les erreurs seraient individuellement maximales et collectivement cumulées, il est raisonnable d'opter pour un tout autre pari. Pour chacun des chercheurs concernés (par exemple ALBERT et JAHANDIEZ, LOISEL, VIGNES...), le cas de centaines d'espèces est envisagé. On n'imagine pas qu'un vice intellectuel, un parti pris, une malédiction, n'importe quelle cause orientée, puisse entraîner une dérive continue vers des résultats de plus en plus aberrants. En termes probabilistes une compensation s'effectue et chaque petite erreur méthodologique perturbe à peine des valeurs synthétiques de plus grande inertie, comme les molécules dont le bombardement incessant crée le mouvement brownien de particules micellaires plus grosses.

. En troisième lieu, chaque fois que nous avons pu disposer de sources d'information mieux cadrées, l'adéquation du modèle à un même thème a fait un nouveau bond dans un sens de progrès. C'est ainsi que les groupements végétaux décrits par R.LOISEL ont été modélisés une première fois par mes soins, sur le thème des cycles floraux, à partir de deux fichiers : les tableaux d'inventaire publiés dans la Thèse de R.LOISEL 1976, le calendrier des floraisons contenu dans "Les Quatre Flores de la France" de P.FOURNIER. Dans un deuxième temps, toute l'entreprise a été recommencée radicalement en remplaçant les tableaux de Thèse par des minutes de terrain, floristiquement plus

complètes, et la Flore FOURNIER par le Catalogue d' ALBERT et JAHANDIEZ, beaucoup mieux focalisé sur notre région. C'est à la suite de ce double affinage, pour une part importante, que l'adéquation moyenne du modèle, pour 124 groupements, est montée de 0.90 environ à 0.946.

. En quatrième lieu, l'adéquation est corrélée positivement avec le nombre d'espèces du groupement et le nombre de relevés qui ont permis de caractériser ce dernier. Si elle est bonne, ce n'est pas une tendance illusoire à partir d'un échantillon réduit. Les 124 cas étudiés par R.LOISEL et P.VIGNES 1983 et 1984 se répartissent ainsi :

20 cas de	11 à 34 espèces :	adéquation moyenne	0.941
48 "	35 à 58 "	" :	" " 0.946
41 "	59 à 82 "	" :	" " 0.948
15 "	83 à 106 "	" :	" " 0.952
33 "	1 à 5 relevés :	" "	0.944
26 "	6 à 9 "	" :	" " 0.944
29 "	10 à 14 "	" :	" " 0.948
36 "	15 à 32 "	" :	" " 0.948

Ainsi une bonne adéquation du modèle elliptique ne peut être imputée à des artefacts. Bien au contraire, d'inévitables artefacts, minimes heureusement, en freinent l'envol vers des valeurs-record, telles celles enregistrées dans la relation entre superficie et diversité spécifique.

4232. Eléments remarquables du modèle

Compte tenu des particularités des fonctions algébriques de l'ellipse, l'une concrète mais de formulation très complexe dans le référentiel d'origine, l'autre simple mais abstraite dans un référentiel modifié (cf § 42222), il est préférable, dans le cas des biorythmes, d'analyser les propriétés géométriques des courbes représentatives plutôt que les propriétés des paramètres algébriques (planche 41). Pour 124 cycles de floraison (R.LOISEL et P.VIGNES 1983), des corrélations nettes - les plus fortes soulignées ci-dessous - ont été mises en évidence entre des éléments graphiques que je désignerai en abrégé par leur numéro d'ordre sur la planche de référence : 1 avec 5, 7 et 9 ; 2 avec 5, 6 et 8 ; 5 avec 1, 2, 7, 9 et 10 à 13 ; 6 avec 2, 8, 10 à 13, et 16 ; 7 avec 1, 5 et 9 ; 8 avec 2, 6, 9 et 10 à 13 ; 9 avec 1, 5, 7, 8 et 10 à 13 ; 10 à 13 avec 5, 6, 8 et 9 ; 16 avec 6. Toutes ces corrélations ont été mises en évidence sans ambiguïté par l'analyse mathématique des correspondances.

D'après le nombre des corrélations qui les touchent, quatre éléments de la courbe polaire appellent une attention spéciale : la distance du pôle au barycentre et la pente du vecteur correspondant qui, solidairement, mesurent et situent l'excentricité ; la pente du grand diamètre ; la surface enveloppée qui permet de juger l'intensité annuelle du phénomène.

Bien entendu, les éléments graphiques sont aussi et surtout corrélés avec des causes écologiques et des circonstances biologiques qui seront évoquées plus loin (cf § 433). Auparavant, ils guideront des comparaisons de groupements et des classements (cf § 432). Si l'on s'en tient provisoirement à la logique mathématique interne des courbes, certaines corrélations d'éléments géométriques vont de soi : entre deux longueurs, entre deux pentes, entre une longueur et une surface. D'autres, moins évidentes, traduisent sans doute par avance une intrusion inavouée du déterminisme écologique, avec des effets concomitants n'ayant pas de relation directe entre eux.

ELEMENTS GRAPHIQUES REMARQUABLES DES COURBES DE BIORYTHMES

Dans la grande ellipse ou l'ellipse unique :
 O est le pôle du référentiel et O_1 le barycentre de la courbe
 M et m sont les points situant les records maximal et minimal
 A et B sont les extrémités du grand diamètre

	* Pm	Cm	Ce
1. longueur du vecteur \vec{OM} (intensité du record maximum)	+	+	(+)
2. pente du vecteur \vec{OM} (date du record maximum = acrophase)	+	≈	(≈)
3. longueur du vecteur \vec{Om} (intensité du record minimum)	+	+	(+)
4. pente du vecteur \vec{Om} (date du record minimum)	+	≈	(≈)
5. longueur du vecteur $\vec{OO_1}$ (intensité d'excentricité)	+		
6. pente du vecteur $\vec{OO_1}$ (angle d'excentricité)	+		
7. longueur du segment inorienté \overline{AB}	+		
8. pente du segment \overline{AB} (ne peut être assimilée à une date)	+		
9. surface enveloppée de la courbe (intensité annuelle)	+	≈	(≈)
10 à 13. surface enveloppée des quadrants (intensité saisonnière)**	+	≈	(≈)
14. pente de croissance α		+	(+)
15. pente de décroissance β		+	(+)
16. angle de rupture d'accident secondaire γ ***		+	(+)

≈ indique une approche équivalente mais d'expression différente

() indique une approche de même expression mais moins précise

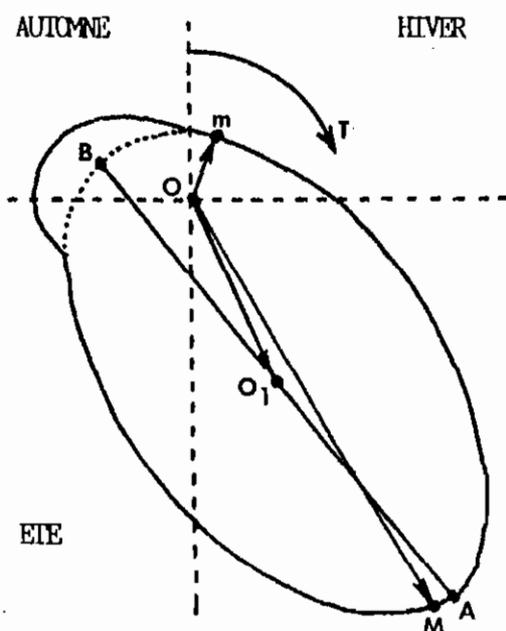
* Pm = graphique polaire modélisé, Cm = graphique cartésien modélisé,
 Ce = graphique cartésien expérimental

** indique en outre une idée de classement

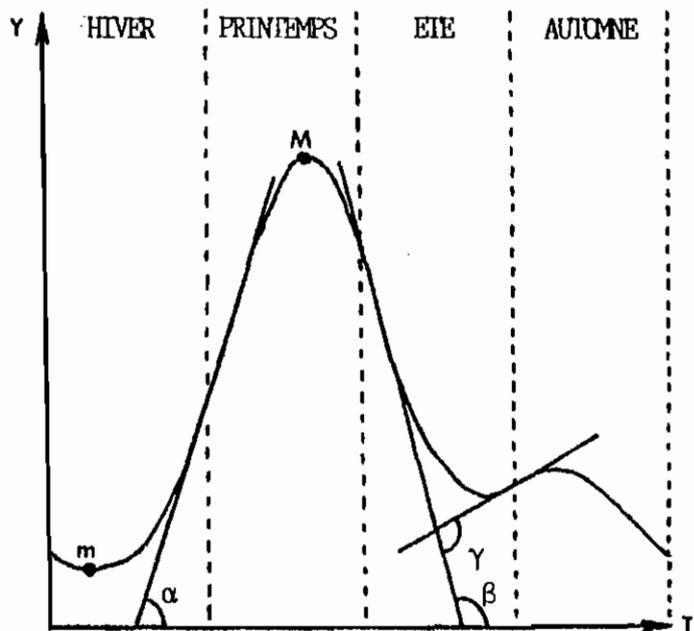
*** deuxième pic plus petit, ressaut émoussé, plateau, ralentissement temporaire de la décroissance, ou accident inexistant

$\alpha\beta\gamma$ peuvent être mesurés à partir des tangentes aux points d'inflexion de la courbe modélisée, ou selon des conventions particulières si l'on utilise la courbe expérimentale (cf § 4311)

Graphique polaire



Graphique cartésien



43. ETUDE COMPARATIVE DES GROUPEMENTS

431. Principe de la comparaison

4311. Tableau synoptique

Ce tableau (planche 42) a été composé à la seule destination des cycles de floraison, particulièrement analysés dans le détail en raison du grand nombre de cas disponibles, et dont 16 exemples seulement sont repris ici.

. La surface **enveloppée** de la courbe est l'unique élément descriptif emprunté au graphique polaire des biorythmes, mais j'ai montré qu'il est plus ou moins étroitement corrélé avec huit autres éléments du même graphique. La surface est exprimée en pourcentage de celle du grand cercle que cernerait la courbe représentative si par hypothèse toutes les espèces fleurissaient durant douze mois. L'amplitude de la variation va de 8.5 % à 21.3 %. Dans les limites de nos travaux antérieurs, le record maximal pour le Var revient au *Linario origanifoliae Galietum pusilli* avec une surface enveloppée de 25.3 %.

. Le **taux minimum** mensuel est souvent nul et, dans cette éventualité, il peut le demeurer plus de 3 mois.

. Le **taux maximum** mensuel oscille entre 55 % et 93 % pour les 16 exemples. Ailleurs, il monte à 100 % dans le *Linario-Galietum*.

. L'**amplitude** (maximum - minimum) est égale ou de peu inférieure au maximum.

. Les moyennes trimestrielles dégagent le profil du spectre saisonnier. Pour les 16 exemples (qui ne représentent pas un échantillon statistique, mais un assortiment expressément diversifié), les spectres saisonniers se classent ainsi : (H) P E A deux fois, H P E (A) neuf fois, (H) P E A ou encore (H) P E (A) cinq fois. Dans ces formules abrégées, la saison soulignée est celle du maximum, celle du minimum s'inscrivant entre parenthèses.

. La **pente de progression printanière**, la **pente de récession estivale** et la **tendance de septembre**, s'expriment toutes trois - non par des angles comme il est envisagé plus haut - mais par des différences de pourcentages, du fait qu'elles sont déduites du graphique expérimental à douze points :

Pente de progression printanière = $\Delta Y / \Delta t$ (ΔY = différence entre taux maximal et taux inférieur à 25 % le plus tardif au cours des mois qui précèdent ; Δt est la durée en mois entiers séparant ces deux dates).

Récession estivale = $\Delta Y' / \Delta t'$ ($\Delta Y'$ = différence entre taux maximal et taux du mois d'août ; $\Delta t'$ est la durée en mois entiers séparant ces deux dates).

Tendance de septembre = $\Delta Y'' / \Delta t''$ ($\Delta Y''$ = différence entre les taux d'août et septembre ; $\Delta t''$, en fait sous-entendu, vaut 1).

Pour les 16 exemples proposés, la pente de progression printanière varie de 14 % à 34 %, la pente de récession automnale de 0 % à -25 %, la tendance de septembre de -11.1 % à + 5.9 %. Pour 124 groupements (R.LOISEL et P.VIGNES 1983), ces éléments graphiques passent à des records maximaux de 43.2 %, -34.8 % et + 6.4 %, respectivement dans l'*Onobrychido caput-galli Barbuletum*, le *Sileno saxifragae Asplenietum fontani* et l'*Oleo europaeae Pistacietum lentisci euphorbietosum dendroïdis*.

. Enfin la **date du record**, qui équivaut à l'acrophase de HALBERG, varie du 13 mai au 3 août pour les 16 exemples. Calculée d'une manière pointue par application déductive du modèle, cette date ne correspond pas à une situation d'exception que l'on détecterait visuellement, pas plus que l'instant d'une haute mer annoncé à la minute près par les horaires de marées, alors que les eaux sont étales. Mais c'est probablement l'une des meilleures précisions pour un classement phénologique des groupements.

ENSEMBLES	GROUPEMENTS	SURFACE ENVELOPPEE EN %	MINIMUM EN %	MAXIMUM EN %	AMPLITUDE EN %	MOYENNES TRIMESTRIELLES				DUREE DE NULLITE EN MOIS	PENIE % DE PROGRESSION PRINTANIERE	DATE DU RECORD ANNUEL	PENIE % DE RECESSION ESTIVALE	TENDANCE EN % DE SEPTIEMBRE
						H	P	E	A					
PELOUSES ALPINES	<i>Festucetum halleri</i>	14.8	0	78	78	1	38	59	1	2	15	3 Août	0	-5.8
	Pelouse à <i>Alopecurus gerardi</i>	16.0	0	88	88	1	38	58	1	4	25	26 Jul	-14	-6.3
	<i>Seslerio- Sempervivretum</i>	19.9	0	93	93	1	46	66	2	4	26	25 Jul	-12	-5.6
	Pelouse à <i>Nardus stricta</i>	17.3	0	88	88	0	47	56	3	4	24	17 Jul	-22	-5.1
MELEZINS	Mélèzin à <i>Deschampsia flexuosa</i>	16.1	0	84	84	3	49	54	4	2	21	11 Jul	-25	-4.0
	Mélèzin sur <i>Ericeto- Pinetum</i>	13.3	0	66	66	3	55	40	2	3	14	20 Jun	-20	-3.7
	Mélèzin sur <i>Fagion silvaticae</i>	12.8	0	65	65	1	56	45	3	4	20	1 Jun	-9	-1.5
	Mélèzin sur <i>Calamagrostido-Pinetum</i>	17.8	0	82	82	1	61	52	6	3	27	7 Jun	-15	-1.8
GROUPEMENTS VAROIS	<i>Phagnalo-Asplenietum glandulosae</i>	21.3	7.7	84.6	77	19	79	33	12	0	21	23 Mai	-21	0
	<i>Phlomidio-Brachypodietum ramosae</i>	17.0	1	85.9	84.8	8	73	29	3	0	34	28 Mai	-22	-4.0
	<i>Helianthemo-Ericetum multiflorae</i>	16.1	4.8	85.4	80.5	15	72	26	7	0	32	25 Mai	-22	-2.4
	<i>Quercu-Pinetum halepensis</i>	14.1	4.4	78.0	73.6	13	65	29	8	0	28	15 Mai	-20	+5.9
	<i>Lauro-Quercetum ilicis</i>	12.9	0	75.5	75.5	15	63	25	4	1	21	17 Mai	-19	+2.0
	<i>Spanto-Clematidetum vitalbae</i>	12.5	0	65.5	65.5	5	58	35	4	2	19	7 Jun	-17	-11.1
	<i>Euphorbio-Carpinetum betuli</i>	11.9	0	67.5	67.5	14	61	22	1	2	18	13 Mai	-16	-8.5
	<i>Populetum albae ulmetosum campestris</i>	8.5	0	55.2	55.2	11	48	25	2	2	17	25 Mai	-10	-10.3

Cycles de floraison de groupements végétaux divers
 Eléments remarquables du graphique polaire modélisé (surface enveloppée)
 et des graphiques cartésiens

4312. Graphiques

Les graphiques polaires et les graphiques cartésiens ne font double emploi, ni avec les tableaux de valeur, ni entre eux. Pour un phénomène cyclique, les graphiques polaires - avec leurs courbes fermées - sont globalement les mieux adaptés et les plus suggestifs. Mais les graphiques cartésiens, d'un emploi familier, s'exploitent plus facilement. Lorsqu'on passe d'un système référentiel à l'autre, les distorsions sont du même ordre que celles des tracés continentaux après changement du système de projection cartographique. Un cycle "déroulé" en coordonnées cartésiennes présente des déformations comparables à celles du continent antarctique sur un planisphère ou, plus prosaïquement, d'un grain de pop-corn éclaté à la chaleur. De ce fait, tantôt la représentation polaire, tantôt la représentation cartésienne, développe certaines particularités. Dans le cas du biorythme végétatif de l'algue brune *Halopteris scoparia*, la courbe cartésienne juxtapose à chaque période deux vagues inégales, mais toutes deux importantes (cf § 111311) ; or la courbe polaire est une ellipse simple dont les deux ogives opposées, plus ou moins éloignées du barycentre, se retrouvent pour cette raison mamelons jumeaux dans l'autre système de représentation. A l'inverse, le replat discret de la courbe cartésienne qui traduit le cycle de floraison du *Phagnalo-Asplenietum glandulosi* (planche 45) devient hernie volumineuse sur la courbe polaire.

Du fait que les graphiques ont la destination d'outils intellectuels, trois qualités leur sont essentielles : la cohérence logique, la lisibilité, la compatibilité entre représentations de même type ou ayant même objet, afin d'en faciliter la comparaison. Si la première de ces trois qualités répond à un impératif incontournable dans tous les cas, les deux autres ne se concilient pas toujours autant qu'on le souhaiterait et appellent des priorités alternées ou des compromis. Il faut faire un tel choix quand des biorythmes de groupements apparentés donnent à même échelle des figures, les unes amples et les autres minuscules.

43121. Standardisation des courbes expérimentales et modélisées

Sur mes graphiques, aussi bien polaires que cartésiens, les "points" expérimentaux (situations trimestrielles ou mensuelles) sont figurés par de petits carrés. La courbe modélisée, subcontinue, est faite de 192 points fins, soit 16 par mois (lignes 330 et 340 du logiciel BIORYTHME). Bien entendu, les deux courbes réunies sur un graphique partagent les mêmes échelles d'abscisses et d'ordonnées, ce qui double l'adéquation calculée d'une "adéquation optique", qualitative et non quantitative. Dans l'exemple de l'*Asphodelo-Stipetum retortae* (planche 36), tous les "points" expérimentaux semblent enfilés sur la courbe modélisée comme des perles sur le fil d'un collier. Cette conjonction presque idéale rend plus sensible la bonne adéquation du modèle à la réalité que ne le fait la valeur calculée de 0.986.

43122. Normalisation du champ des graphiques polaires

Contrairement à une table traçante, l'imprimante couplée à l'écran graphique d'un microordinateur n'est pas orthonormée. C'est sans importance pour les graphiques cartésiens, puisque les variables mises en abscisses et en ordonnées ne sont pas réductibles à un même vecteur unitaire. Par contre, dans le cas des graphiques polaires et afin d'éviter la distorsion des figures, un coefficient correcteur (0.83 avec l'imprimante EPSON RX80) est appliqué aux distances dans le sens horizontal (lignes 435 et 455 du logiciel BIORYTHME).

Quant au choix d'un référentiel, après des hésitations traduites par des orientations différentes des figures polaires dans les publications successives consacrées aux biorythmes, j'ai opté définitivement pour les conventions suivantes. Premièrement le sens de rotation n'est pas le sens trigonométrique direct mais le sens rétrograde (celui des aiguilles d'une montre). Deuxièmement le temps n'a pas une origine trigonométrique à "3 h", mais part de la position "midi". Au total les 12 mois sont disposés comme les 12 heures d'un cadran d'horloge. Cette convention claire et familière permet d'alléger la légende des graphiques où l'échelle de temps demeure implicite.

43123. Standardisation partielle des graphiques polaires et cartésiens

A une date donnée, les ordonnées Y_p et Y_c des points correspondants, respectivement sur le graphique polaire et le graphique cartésien, proviennent d'une transformation - préalable et manuelle pour l'une, différée et automatique pour l'autre - de la valeur réelle y , selon la formule :

$$Y = y * K/MAX$$

où K est une constante de lisibilité et MAX la valeur d'un certain record maximal, défini différemment selon les ensembles de groupements.

K a la valeur 128 pour tous les graphiques cartésiens et pour les graphiques polaires des cycles de floraison et 60 pour les graphiques polaires des groupements portuaires et de la faune d'invertébrés de Camargue. Cette différence de 128 à 60 se justifie si l'on compare les diverses figures polaires (notamment planches 44 et 48). Les courbes fortement excentriques tolèrent de grands rayons-vecteurs alors que pour les autres, mieux réparties sur les quatre quadrants saisonniers, l'encombrement du champ en surface contraint à raccourcir les rayons-vecteurs.

N.B. 128 représente, sur imprimante EPSON en format élargi, le nombre de lignes horizontales étalées en hauteur sur 9 cm.

MAX est le record absolu théorique de 100 % pour les cycles de floraison, le record absolu réel dans les groupements portuaires : 453 g pour la biomasse sur 625 cm² et 14.62 pour le nombre d'espèces. MAX est le record relatif réel, cas par cas, pour la faune d'invertébrés camarguaise, car les écarts trop grands d'un groupement à l'autre rendraient certaines courbes minuscules avec une échelle commune. MAX est donc affecté de huit valeurs indépendantes :

	Cycle du nombre d'espèces	Cycle du nombre d'individus
<i>Arthrocnemum</i>	6.6	17.5
<i>Salicornietum fruticosae</i>	11.6	91.5
<i>Brachypodietum phoenicoïdis</i>	14.0	41.2
<i>Thero-Brachypodion</i>	23.7	100.3

Concrètement la transformation des ordonnées est la suivante dans deux cas précis :

. *Asphodelo-Stipetum retortae* (planche 36) pour le taux de floraison en mai :

$$y = 87.7 \quad Y_p = Y_c = 87.7 * 128/100 = 112 \text{ points}$$

(il s'agit de 112 points consécutifs à la verticale sur feuillet d'imprimante)

. *Ceramio-Ulvetum* (cf § 42131) pour la biomasse au printemps rapportée à une surface de 625 cm² :

$$y = 316 \text{ g} \quad Y_p = 316 * 60/453 = 42 \text{ points}$$

$$Y_c = 316 * 128/453 = 89 \text{ points}$$

N.B.1 : Les figures qui illustrent cet exposé ont fait l'objet de réductions à partir des documents originaux. Pour des raisons de mise en page, les graphiques polaires et cartésiens ont été réduits en général dans des proportions différentes.

N.B.2 : Tel qu'il est présenté (planche 39) le logiciel BIORYTHME est sous sa version plus spécialement adaptée aux cycles floraux. Une autre version déplace par translation le référentiel des graphiques polaires pour accepter dans leur intégralité des courbes moins excentriques.

432. Tendances remarquables

4321. Tendances collectives des groupements végétaux et animaux

Tous les biorythmes étudiés (planches 43 à 60) témoignent d'une propriété remarquable que peut seul résumer correctement le néologisme "ellipsicité". Le même jugement de valeur qu'au chapitre 2 (cf § 2321) s'impose : cette propriété mathématique d'une grande constance accrédite à la fois la notion d'ordre intrinsèque des biocénoses et celle d'ordre extrinsèque au plan méthodologique.

L'unité cohabite, comme toujours, avec son antithèse la diversité.

4322. Tendances particulières

43221. Groupements portuaires (planches 43 et 44)

Construites à partir de 4 points expérimentaux qui traduisent des situations trimestrielles, les courbes ne peuvent s'appuyer que sur le modèle monoelliptique en postulant la simplicité objective des cycles qui est d'ailleurs probable (cf § 42222).

La plupart des courbes polaires ont une forme subcirculaire qui n'est nullement la conséquence obligée de la recherche de la forme la plus compacte, au cours de la modélisation. Elles ont donc une excentricité propre très faible (le rapport de a et b, paramètres de l'équation $a * W^2 + b * Z^2 = 1$, est voisin de l'unité). En outre leur excentricité par rapport au référentiel n'est pas considérable, ce que confirment les courbes cartésiennes. Dans un seul cas (biomasse du *Cystoseiretum crinitae*) la vague se creuse de plus de moitié.

Mais le fait le plus remarquable est le déphasage des cycles de biomasse et de diversité floristique, déphasage visible sur les courbes observées deux à deux et aussi sur le tableau des données expérimentales (cf § 42131). Les faits peuvent se résumer comme suit, en reprenant des conventions déjà explicitées à propos des floraisons (cf § 4311).

	Biomasse			Nombre d'espèces		
<i>Cystoseiretum strictae</i>	P	\overline{E} (A) H		\overline{P}	E (A) H	
<i>Cystoseiretum crinitae</i>	P	\overline{E} (A) H		\overline{P}	E (A) H	
<i>Ceramio-Ulvetum</i>	\overline{P}	\overline{E} A (H)		P (E) A	\overline{H}	
<i>Ulvo-Antithamnetum plumulae</i>	\overline{P}	\overline{E} (A) H		P (E) A	\overline{H}	
Faciès à <i>Codium fragile</i>	\overline{P}	\overline{E} A (H)		P (E) A	\overline{H}	

Le record maximal est au printemps ou en été pour la biomasse (surtout en été), en hiver ou au printemps pour le nombre d'espèces (surtout en hiver). Le record minimal est en automne ou en hiver pour la biomasse (surtout en automne), en été ou en automne pour le nombre d'espèces (en été pour les peuplements les plus typiques des milieux portuaires, en automne pour les peuplements les plus sauvages).

L'automne qui n'est jamais nominé pour quelque record maximal que ce soit apparaît comme étant le plus souvent et à tous égards la saison de crise dans les biotopes infralittoraux des côtes varoises.

43222. Groupements phanérogamiques

432221. Ensemble hétérogène

Les 8 exemples de groupements empruntés à la Thèse de R.LOISEL 1976 (planches 45 et 46) l'ont été en raison de leur absence de parenté.

Du groupement des rochers exposés au Sud à la ripisylve, on constate un decrescendo de la surface enveloppée exprimée en % (planche 42) :

21.3 17.0 16.1 14.1 12.9 12.5 11.9 8.5

Cette tendance abstraite traduit concrètement une durée moyenne de floraison des espèces de plus en plus courte. Cependant ces groupements varois sont moins diversifiés qu'on le souhaiterait pour la démonstration du large éventail des possibilités de la nature. Tous de basse altitude, ils trahissent plus ou moins leur commune obédience méditerranéenne à travers des similitudes ou des dominantes :

. Les floraisons sont précoces (record maximal du 13 mai au 7 juin, dans un laps de temps inférieur à 4 semaines).

. La tendance de septembre s'exprime sur une majorité de courbes par une excroissance automnale qui les fait ressembler à des citrons. Ce lobe se manifeste, non seulement dans les deux cas où le taux de floraison connaît un sursaut positif, mais aussi dans quatre cas où la récession estivale ne fait que ralentir.

432222. Ensembles homogènes selon le type de formation

4322221. Groupements de montagne

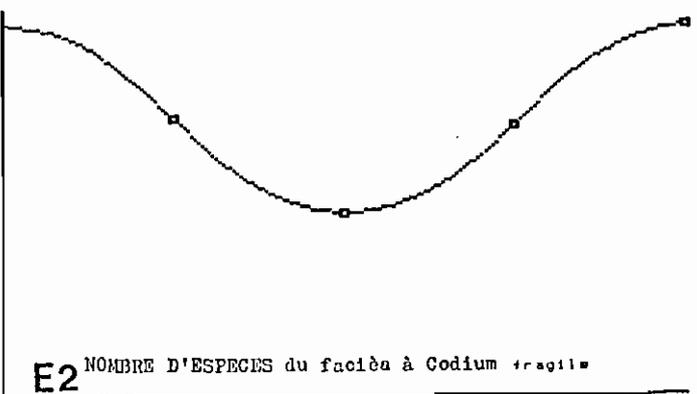
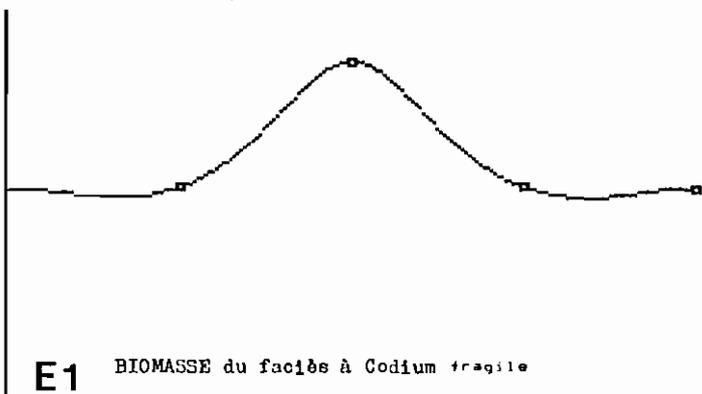
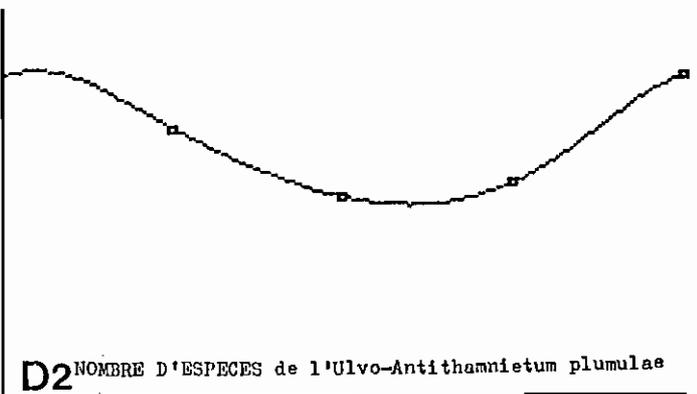
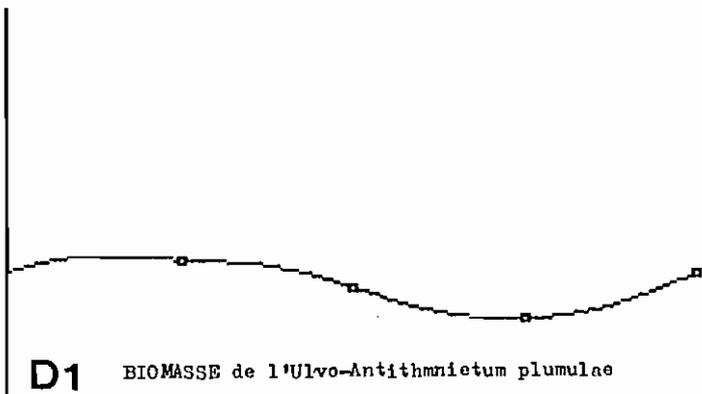
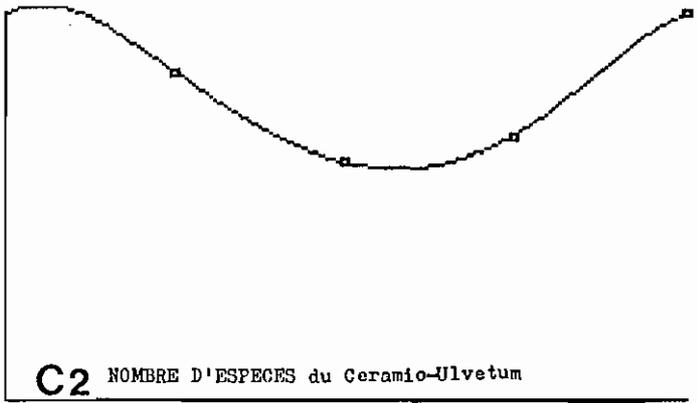
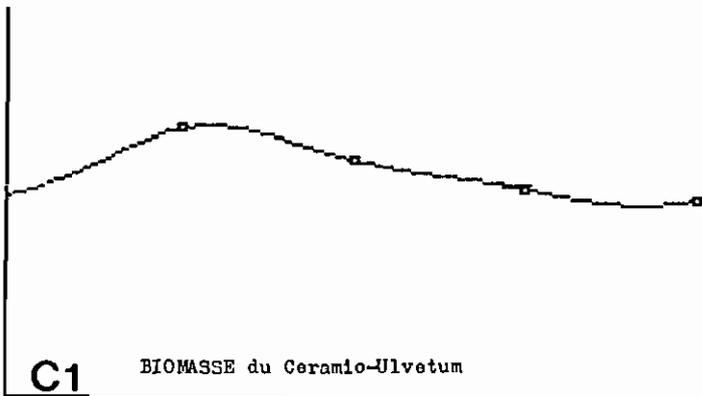
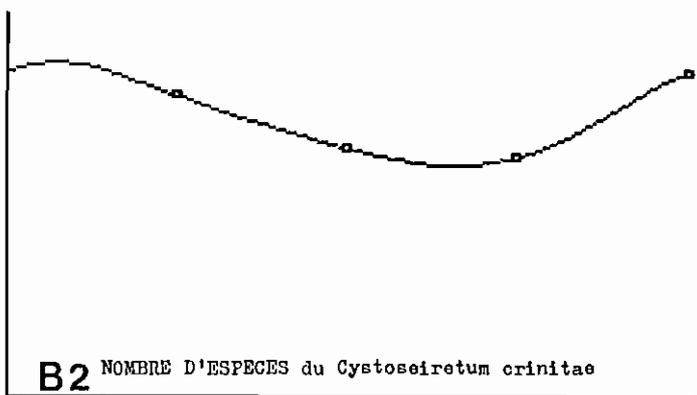
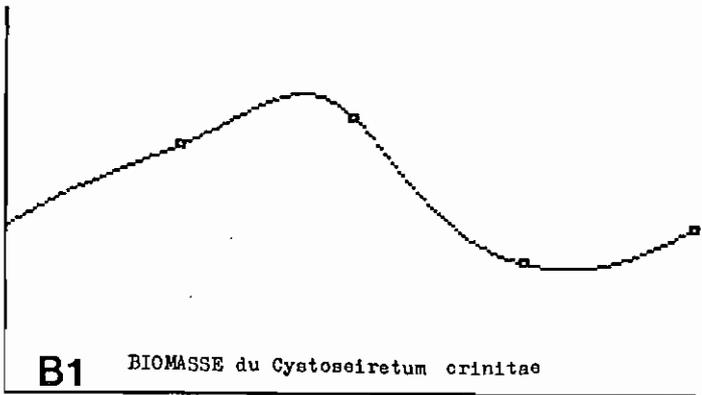
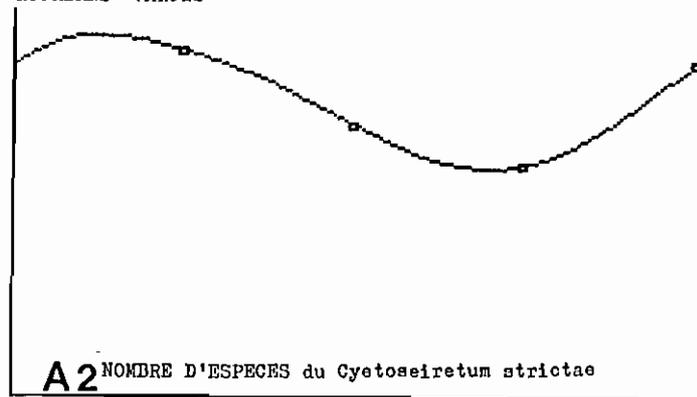
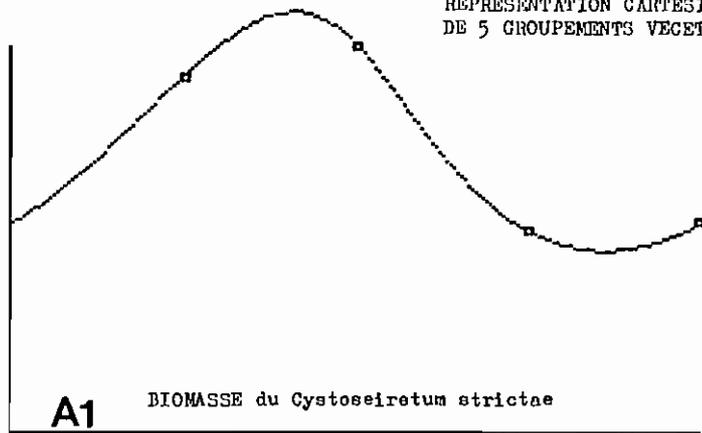
Tous les exemples retenus, pelouses alpines d'une part, mélézins de divers étages d'autre part (planches 47 et 48), se caractérisent par des courbes polaires monoelliptiques à forte adéquation (0.948 en moyenne), très excentriques car les floraisons s'annulent au moins en décembre et janvier. Les surfaces enveloppées par les courbes polaires ne sont jamais très faibles, malgré deux quadrants saisonniers presque totalement inoccupés. Les floraisons sont toutes tardives (record maximal du 1er juin au 3 août étalé sur 9 semaines).

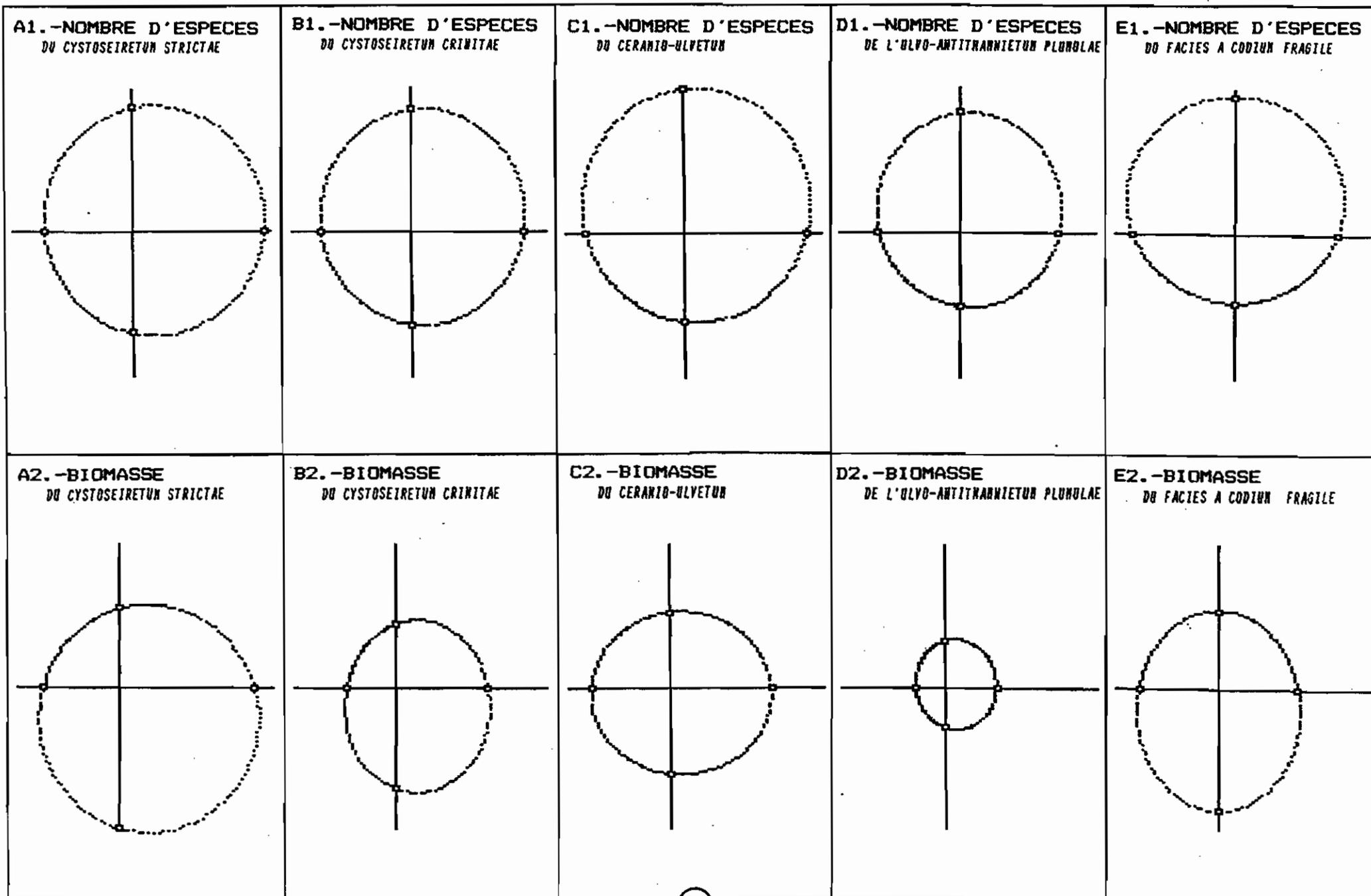
4322222. Groupements du Sud-Est de la France

Parmi les 124 groupements dont les cycles de floraison ont été analysés (R.LOISEL et P.VIGNES 1983 et 1984), 60 sont repris ici sous la forme de graphiques comparatifs obtenus par superposition de courbes à même échelle, cette dernière demeurant implicite (planches 49 à 52). Ces groupements sont classés par types de formations : formations herbacées, arbustives, arborescentes (sempervirentes ou caducifoliées). A l'examen des graphiques, chaque sous-ensemble s'avère relativement homogène, sauf celui des pelouses et - à un degré moindre - celui des ripisylves.

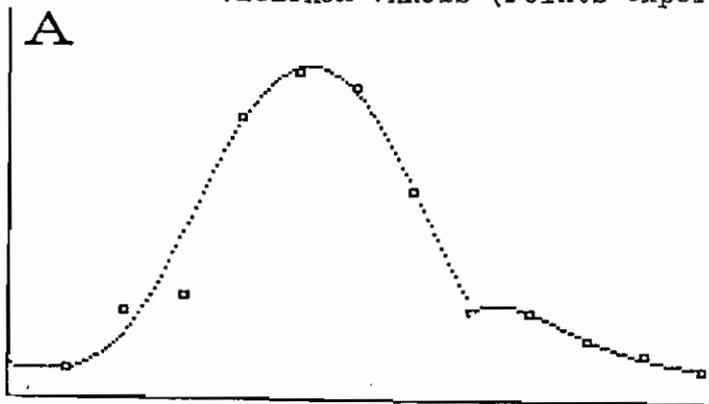
Le caractère méditerranéen se reflète dans deux traits dominants : le record maximal de floraison en mai et la présence d'une excroissance automnale sur les courbes polaires.

REPRESENTATION CARTESIENNE DES CYCLES ANNUELS
DE 5 GROUPEMENTS VEGETAUX PORTUAIRES VAROIS

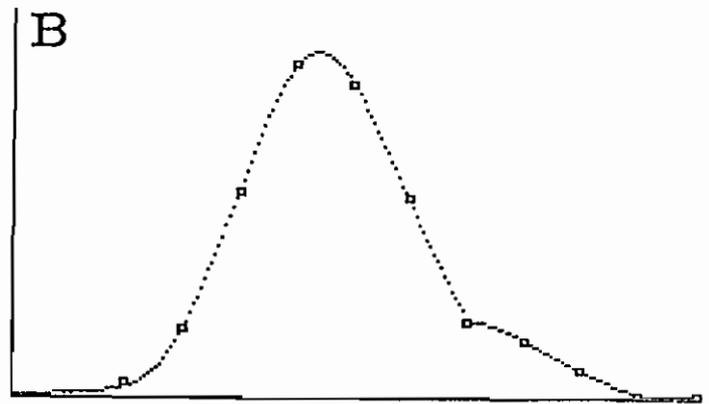




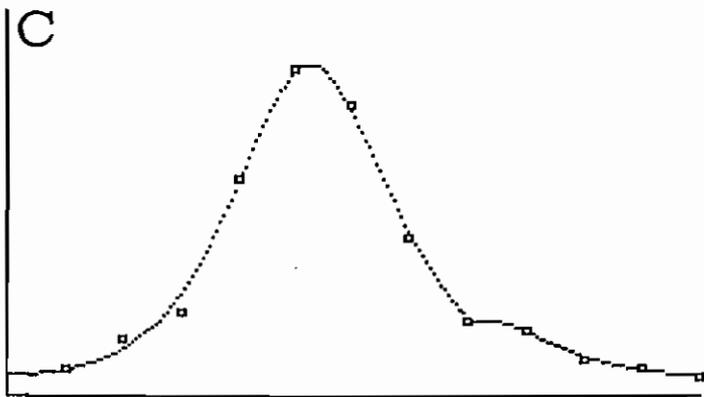
REPRESENTATION CARTESIEENNE DES CYCLES ANNUELS DE FLORAISON DE 8 GROUPEMENTS
VEGETAUX VAROIS (Points expérimentaux et courbe modélisée)



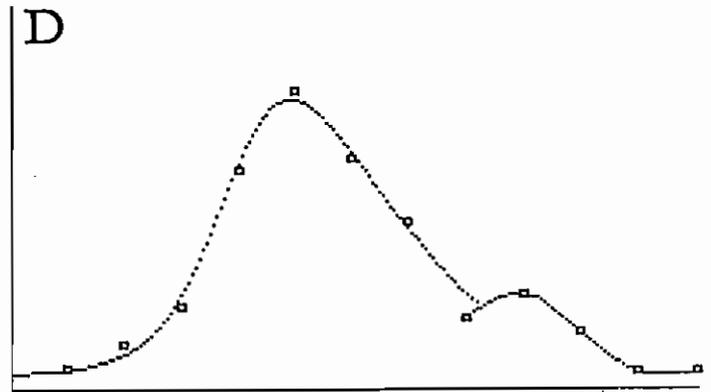
GROUPEMENT DES ROCHERS EXPOSES AU SUD ;
Phagnalo-Asplenietum glandulosi



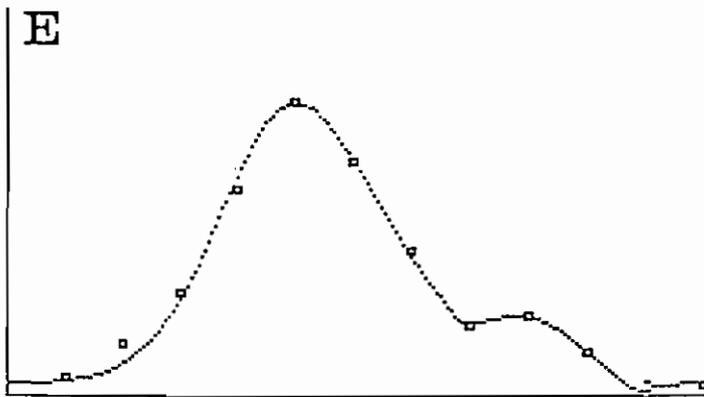
PELOUSE ;
Phlomido-Brachypodietum ramosi



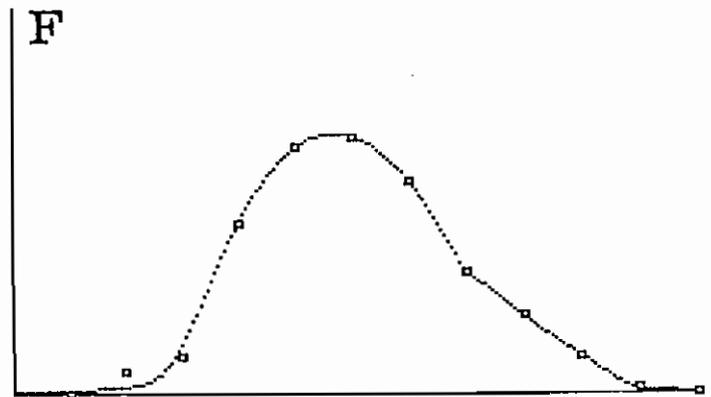
GARRIGUE ;
Helianthemo-Ericetum multiflorae
variante à *Convolvulus lanuginosus*



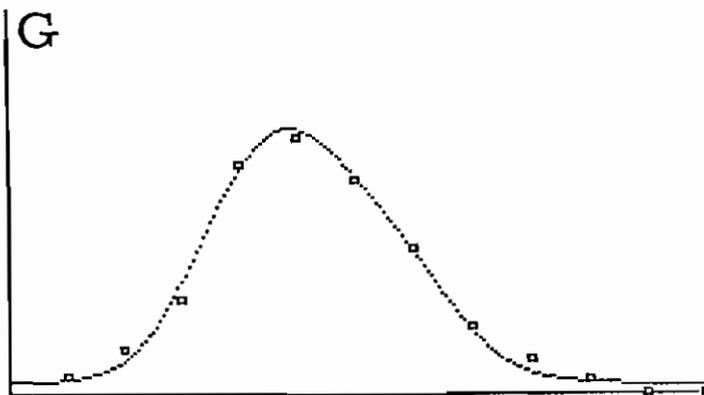
FORMATION PREFORESTIERE SCLEROPHYLLE ;
Quercu-Pinetum halcensis (sur calcaire)



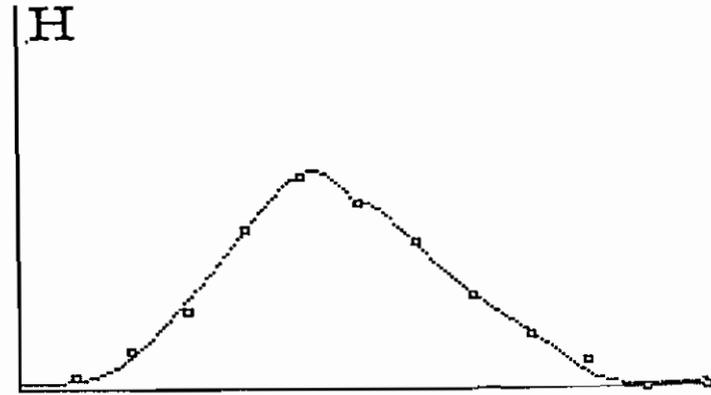
FORMATION FORESTIERE SCLEROPHYLLE ;
Lauro-Quercetum ilicis



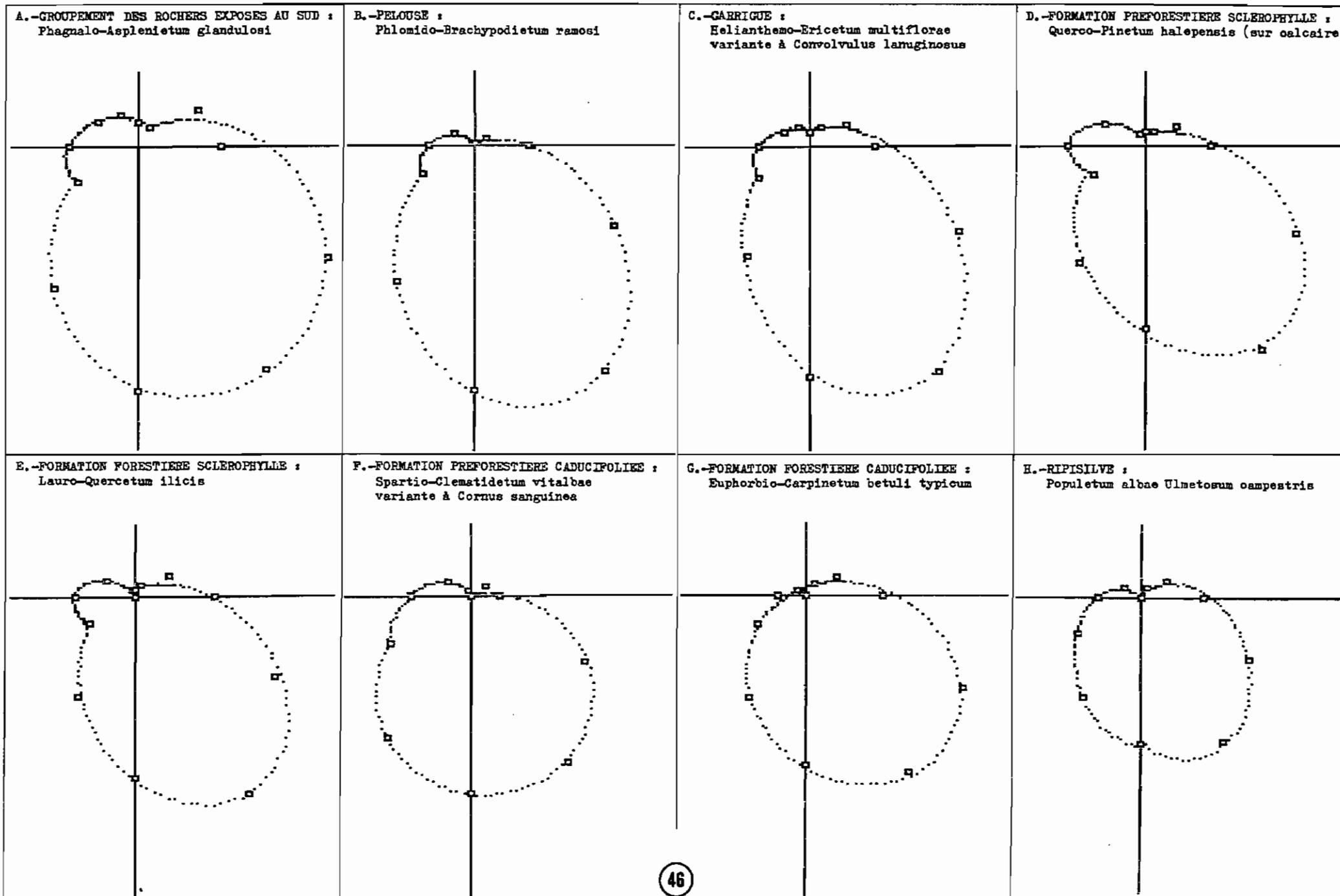
FORMATION PREFORESTIERE CADUCIFOLIEE ;
Spartio-Clematidetum vitalbae
variante à *Cornus sanguinea*



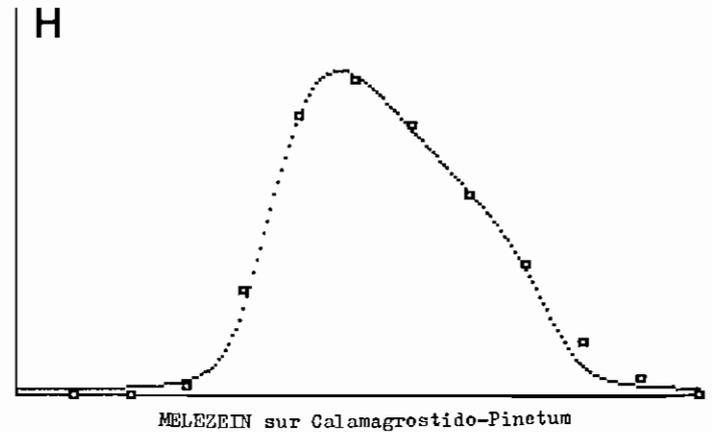
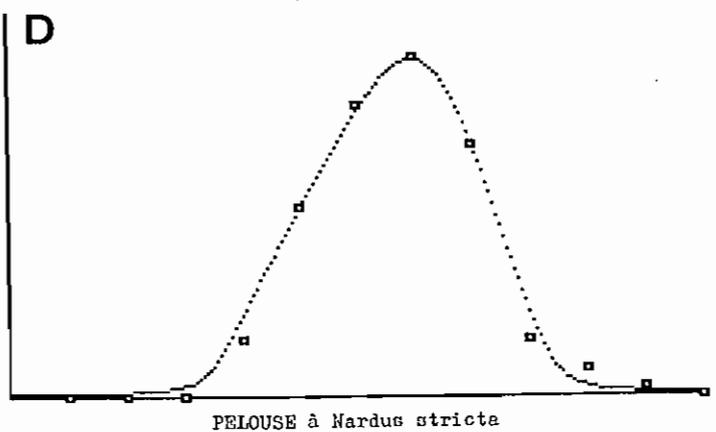
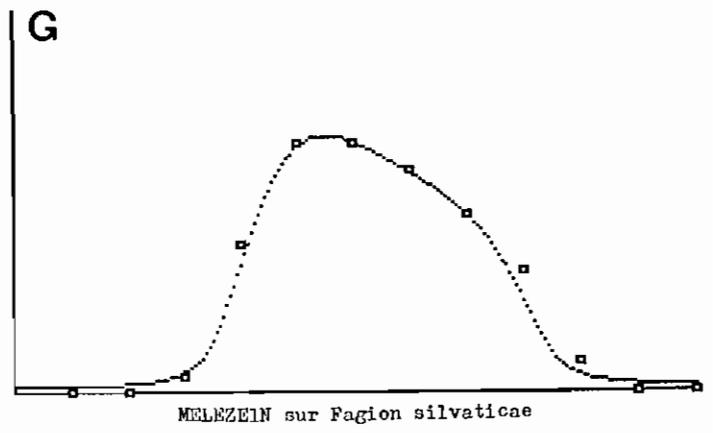
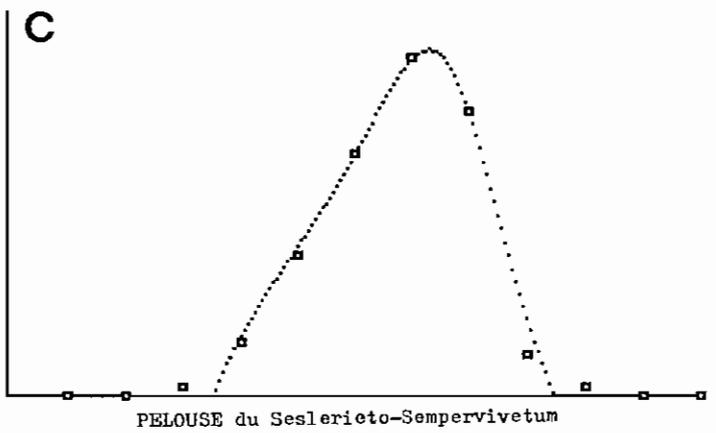
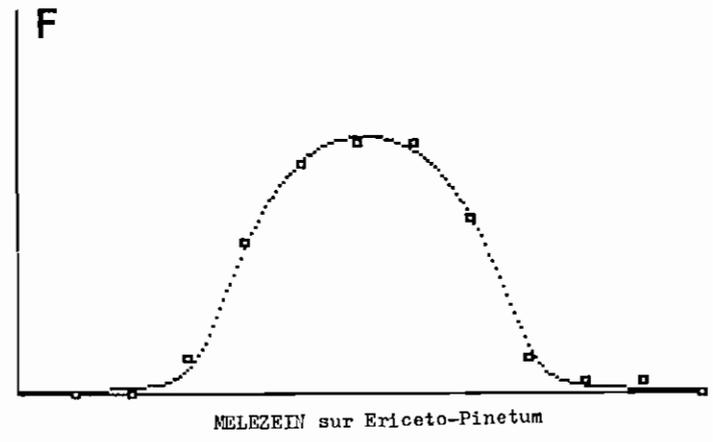
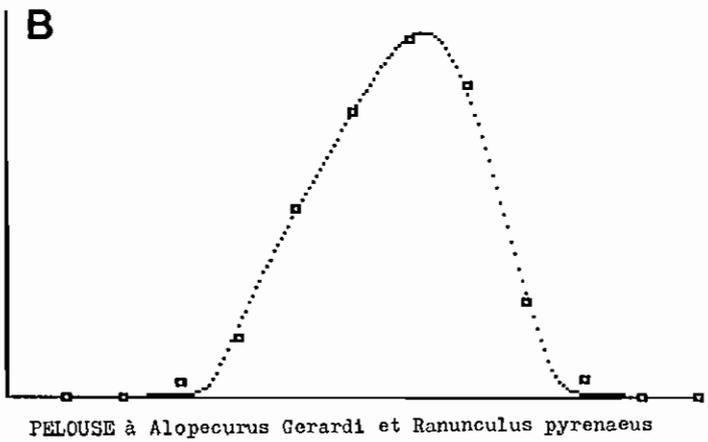
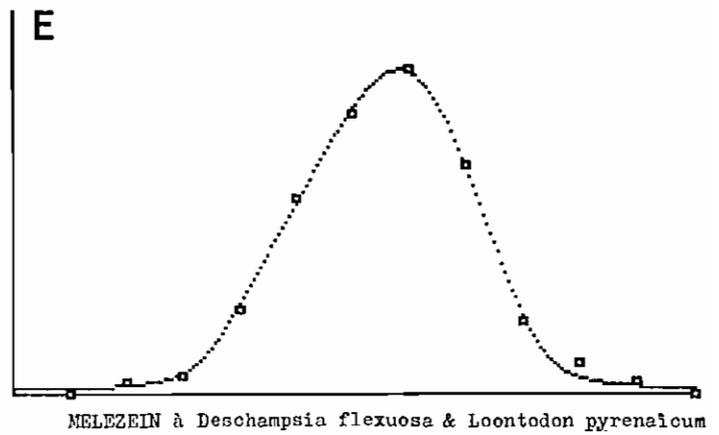
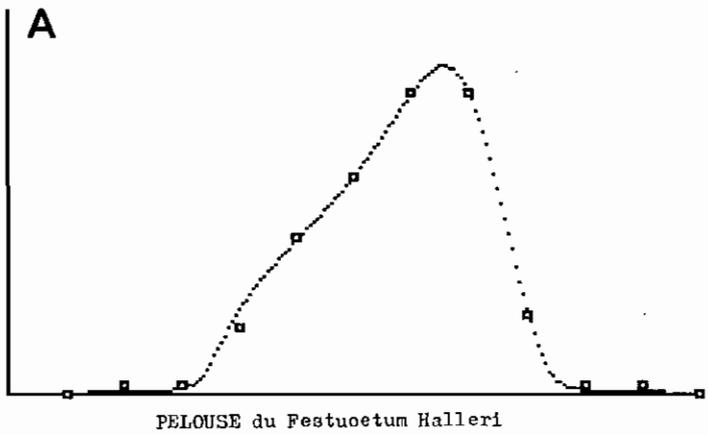
FORMATION FORESTIERE CADUCIFOLIEE ;
Euphorbio-Carpinetum betuli typicum



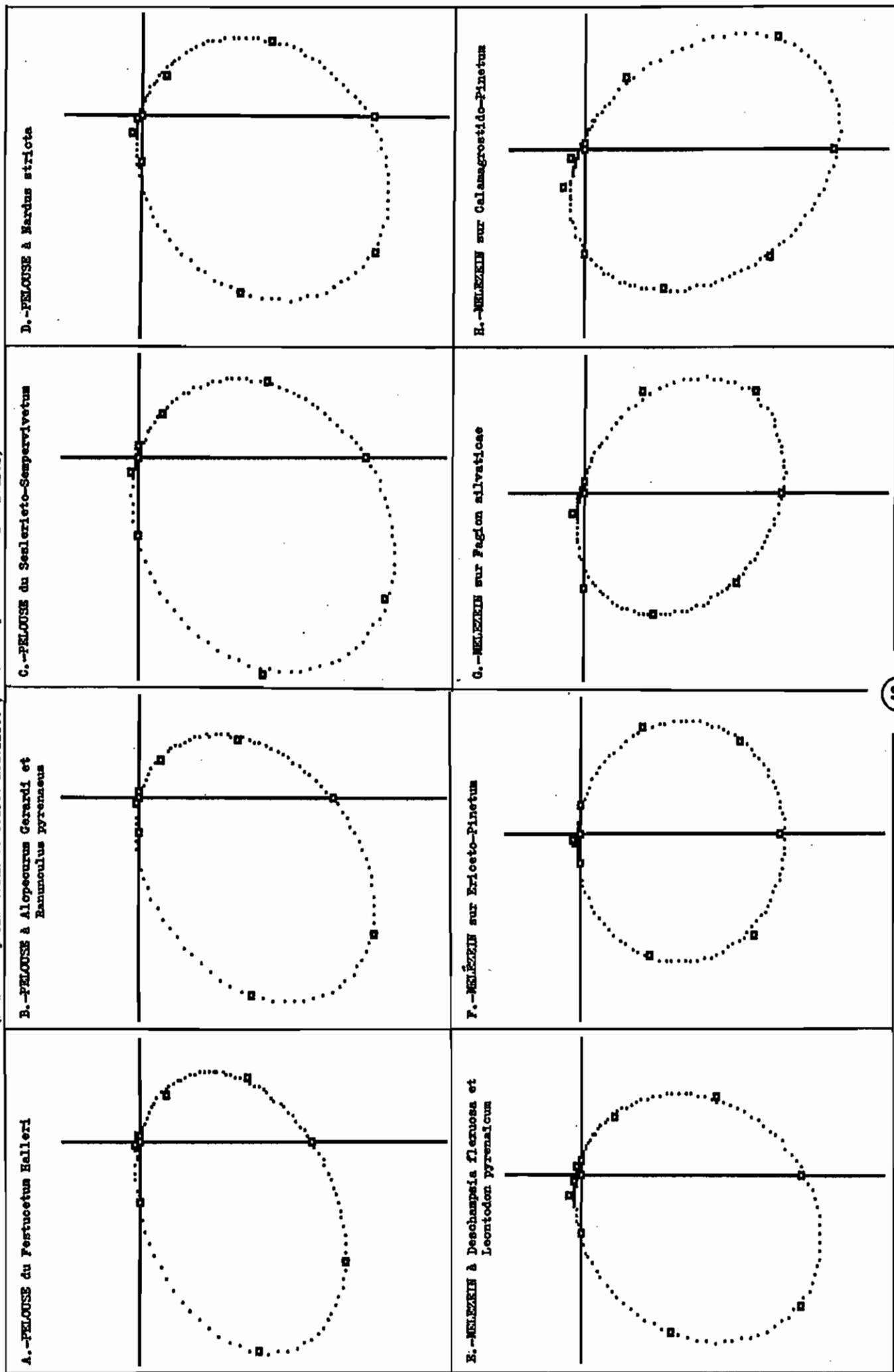
RIPISILVE ;
Populetum albae Ulmetosum oampestriae

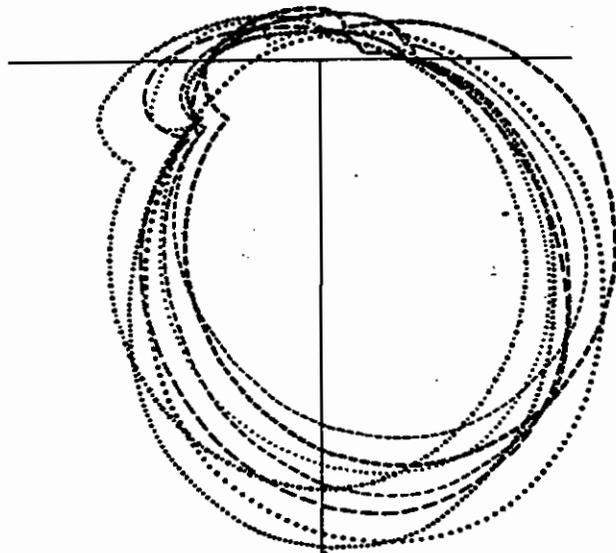
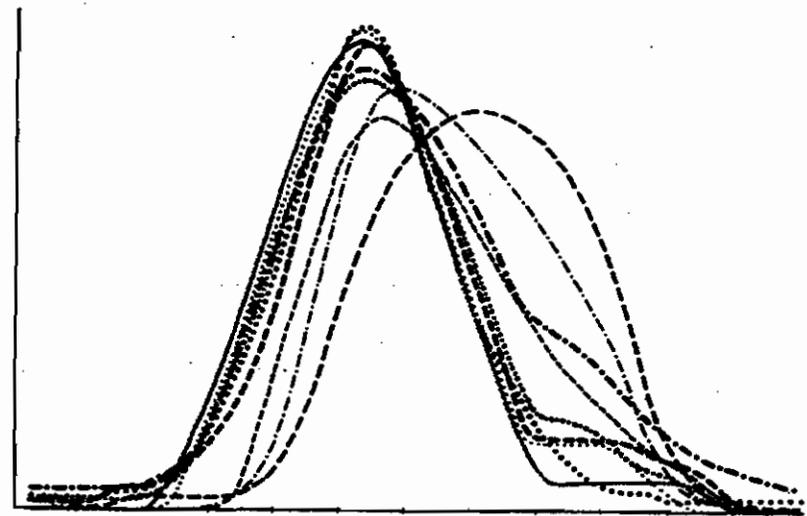
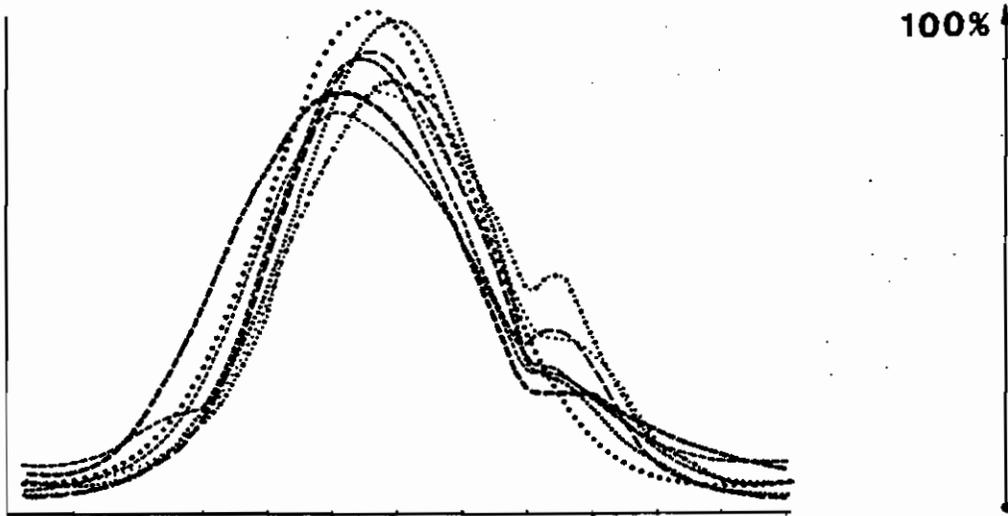


REPRESENTATION CARTESIENNE DES CYCLES ANNUELS DE
FLORAISON DE 4 PELOUSES ALPINES ET 4 MELEZEINS

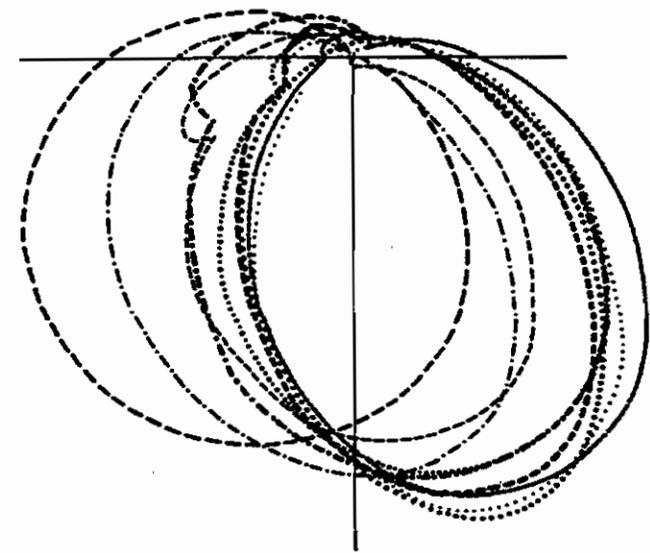


REPRESENTATION POLAIRE DES CYCLES ANNUELS DE FLOAISON DE 4 PELOUSES ALPINES ET DE 4 MELZEXINS
 (Points expérimentaux et courbe modélisée ; mois disposés comme les heures)





les mois sont disposés
comme les heures sur
un cadran de montre

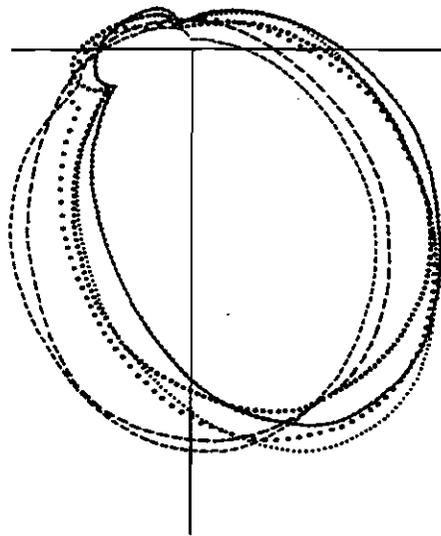
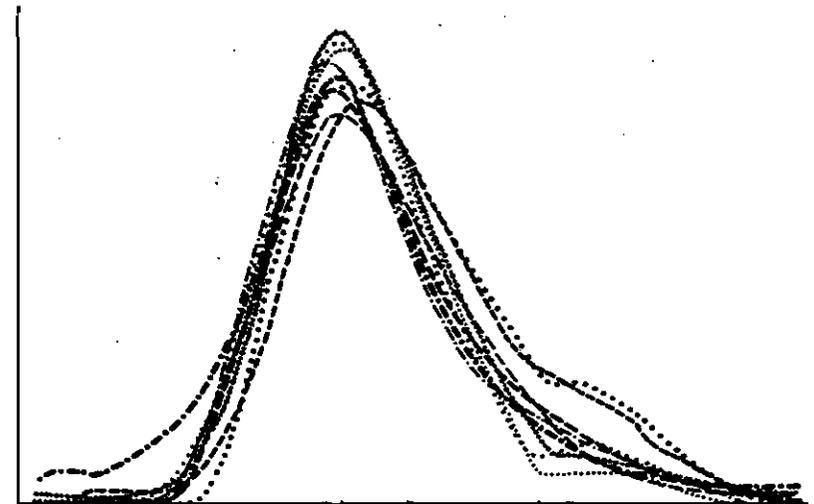
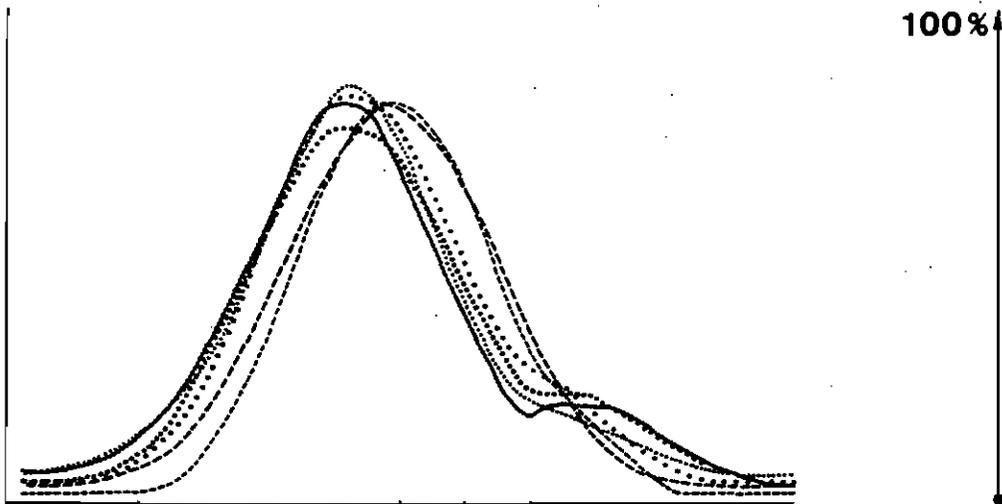


- *Buffonio-Linarietum galioidis saxifrago-asplenietosum*
- *Buffonio-Linarietum galioidis plantaginetosum recurvatas*
- *Sileno-Asplenietum fontani*
- *Linario-Galietum pusilli*
- *Buffonio-Linarietum galioidis typicum*
- *Rhagnalo-Cheilanthesum fragrantis*
- *Brasico-Galeopsidetum angustifoliae*
- *Rhagnalo-Asplenietum glandulosi*

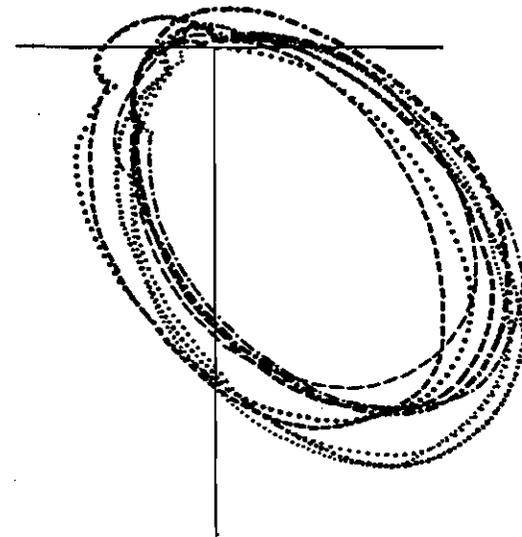
Cycles de floraison des groupements rupicoles et d'éboulis

- *Loto-Trifolietum resupinati*
- *Onobrychido-Barbuletum*
- *Isoeto-Nasturtietum*
- *Phlomidio-Brachypodietum ramosi*
- *Crucianellietum maritima*
- *Cyperetum flavascentis*
- *Groupement à Lythrum tribracteatum et Teucrium cravense*
- *Helianthemo-Brachypodietum ramosi*
- *Trifolio-Hyparrhenietum hirtopubescentis typicum*

Cycles de floraison des pelouses



les mois sont disposés
comme les heures sur
un cadran de montre

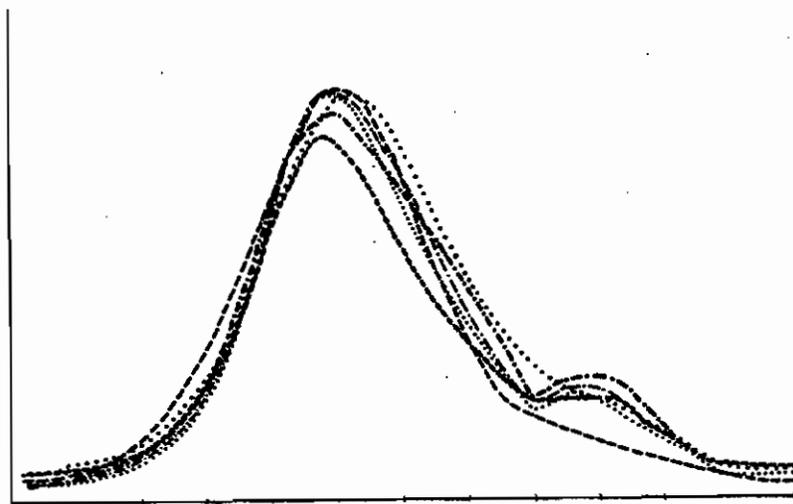


- *Helianthemo-Ericetum multiflorae* var. à *Convolvulus lanuginosus*
- *Junipérale* à *Juniperus phoenicea*
- *Rosmarino-Staehelinatum dubiae typicum*
- *Helianthemo-Ericetum multiflorae typicum*
- *Staehelino-Dorycnietum suffruticosi*
- *Genistetum Lobelii* var. à *Ptilotrichum spinosum*

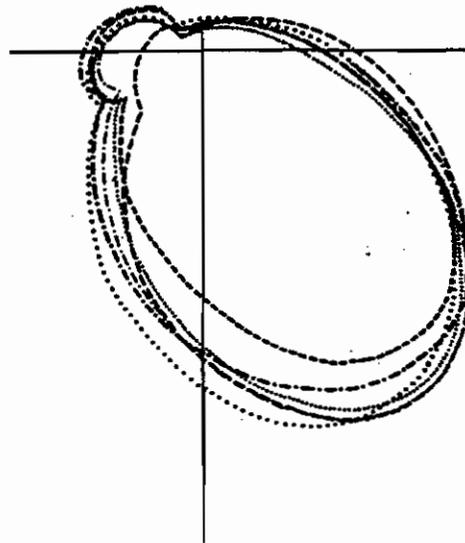
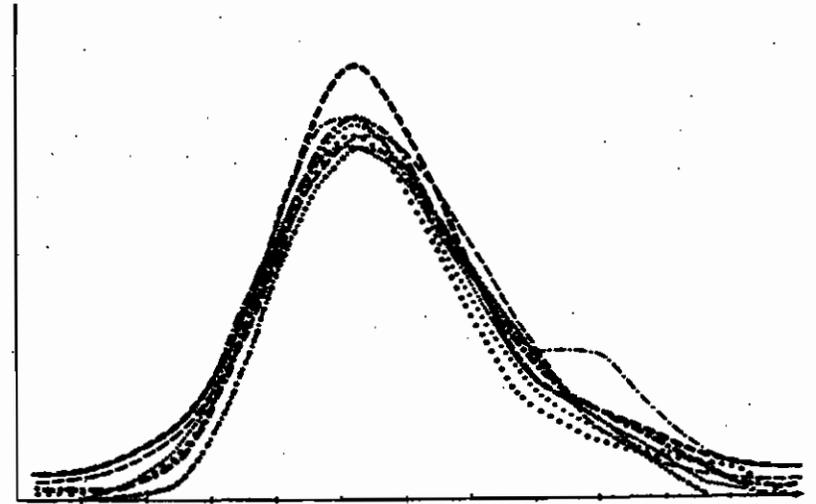
Cycles de floraison des garrigues

- *Erico-Genistetum pilosae pinetosum mesogensis*
- *Cistaies* à *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius* des *Calluno-Ulicetea*
- *Cistaies issues des Chênaies vertes acidiphiles*
- *Maquis thermophile*
- *Helichryso-Cistetum albidii*
- *Cistetum ladaniferi*
- *Cistetum crispi*
- *Cistaies* à *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius* et *Myrta*
- *Cistaies* à *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius* peu individualisées

Cycles de floraison des landes, maquis et cistaies calcifuges

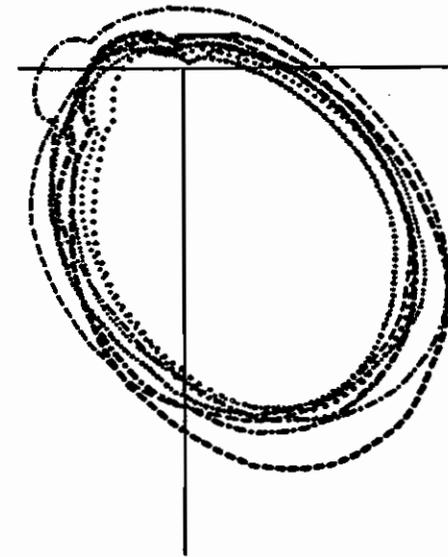


100%



les mois sont disposés
comme les heures sur
un cadran de montre

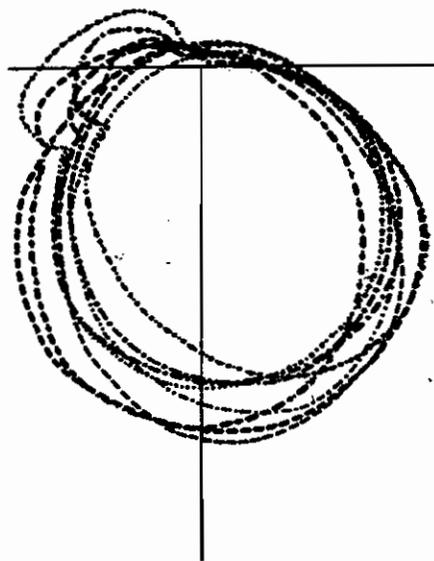
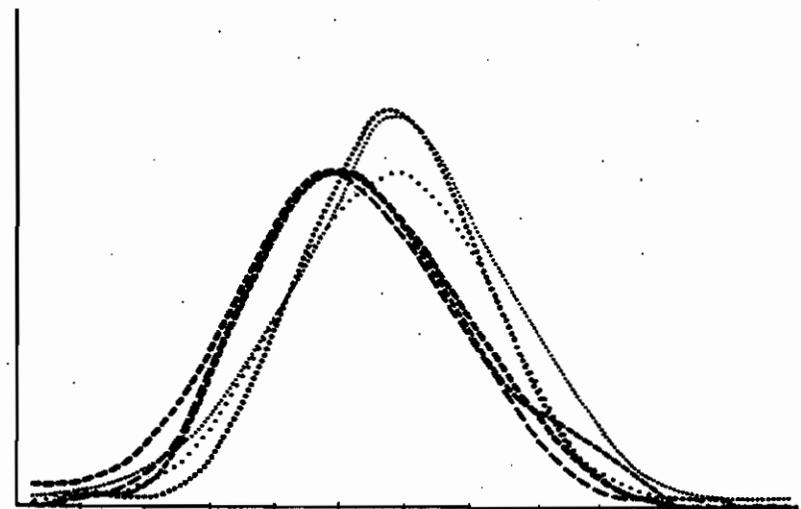
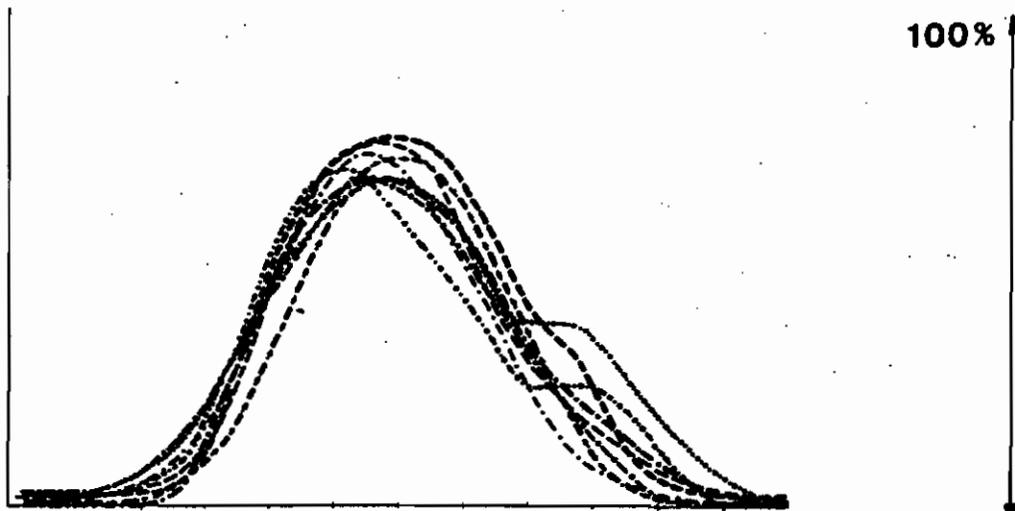
- Pistacio-Rhamnetum alaterni
- Cocciferetum typicum
- Calycotomo-Myrtetum communis
- Quercu-Pinetum halepensis juniperetosum lycias
- Quercu-Pinetum halepensis (sur silice)
- Quercu-Pinetum halepensis (sur calcaire)



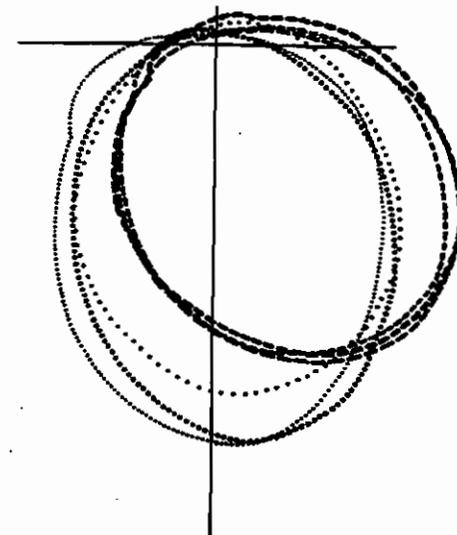
- Epipactido-Quercetum ilicis
- Viburno-Quercetum ilicis buxetosum communis
- Lathyro-Quercetum pubescentis
- Querq-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis
- Junipero-Quercetum ilicis
- Quercu-Genistetum linifolias
- Viburno-Quercetum ilicis pistaciotosum terebinthi
- Asplenio-Quercetum ilicis quercetosum pubescentis

Cycles de floraison des formations préforestières sclérophylles

Cycles de floraison des formations forestières sclérophylles



les mois sont disposés
comme les heures sur
un cadran de montre



- *Rubo-Coriarietum myrtifolias ostrystosum carpiniifolias*
- *Rubo-Coriarietum myrtifolias corylo-ulmetosum*
- *Spartio-Clematidetum vitalbas var. à Cornus sanguinea*
- *Rubo-Coriarietum myrtifolias typicum*
- *Spartio-Clematidetum vitalbas var. à Coriaria myrtifolia*
- *Spartio-Clematidetum vitalbas var. à Paliurus australis*
- *Arundino-Narcissetum tazettae*
- Groupement à *Viburnum tinus* et *Crataegus monogyna*

Cycles de floraison des formations préforestières caducifoliées

- *Euphorbio-Carpinetum betuli quercetosum carridis*
- *Euphorbio-Carpinetum betuli typicum*
- *Euphorbio-Carpinetum betuli muscaristosum botryoidis*
- *Quercu-Vicio-Carioctum depauperatas*
- *Alno-Tilietum cordatas typicum*
- *Alno-Tilietum cordatas aspidetosum aculeati*

Cycles de floraison des formations forestières caducifoliées

Dans la séquence qui va des groupements les plus pauvres aux plus exubérants, la durée moyenne des floraisons diminue, ce que prouve la réduction de la surface enveloppée des courbes polaires. Cette surface ne régresse pas par un simple rapetissement de courbes qui demeureraient semblables. Les ellipses commencent par se rétrécir puis elles se raccourcissent. On passe ainsi des courbes globuleuses et imposantes des groupements rupicoles aux courbes oblongues des matorrals calcifuges, pour finir avec les courbes globuleuses et petites des formations caducifoliées. En se limitant aux exemples illustrés, les moyennes de surfaces enveloppées sont les suivantes.:

. pour 8 groupements rupicoles et d'éboulis	21.2 %
. pour 9 pelouses	17.8 %
. pour 6 matorrals calcicoles	15.5 %
. pour 9 matorrals calcifuges	14.6 %
. pour 6 formations préforestières sclérophylles	14.0 %
. pour 8 formations forestières sclérophylles	13.9 %
. pour 8 formations préforestières caducifoliées	12.6 %
. pour 6 formations forestières caducifoliées	12.5 %

On remarque l'homogénéité des quatre derniers sous-ensembles pris deux à deux : 14 % et 13.9 %, 12.6 % et 12.5 %), mais le sensible avantage des matorrals calcicoles sur les matorrals calcifuges.

La réduction de la surface enveloppée des courbes polaires va de pair avec la chute du record maximal mensuel de floraison. Pour s'en tenir aux deux sous-ensembles extrêmes, il tombe de 89.4 % pour les groupements rupicoles et d'éboulis à 72.3 % pour les formations forestières caducifoliées.

432223. Ensembles groupés par séquences dynamiques

Dans l'esprit du second modèle d'hélice chronobiologique (planche 35), j'ai proposé (P.VIGNES 1975) une représentation tridimensionnelle de l'évolution du cycle de floraison dans une série dynamique méditerranéenne. Cette série glissant "d'une culture abandonnée au climax" était à vrai dire mal définie du point de vue phytosociologique et la construction manuelle de la figure pouvait être jugée sommaire et trop subjective. Cependant je formulai alors une appréciation qui s'est trouvée confirmée depuis lors : "L'ensemble de la figure est vaguement tronconique, mais il ne s'agit pas d'un tronc de cône de révolution car il est sensiblement tordu et déjeté. L'image qui vient à l'esprit est plutôt celle d'une coquille de dentale".

Je me suis penché sur l'évolution du cycle de floraison dans le flux de 12 séquences dynamiques (planches 53 à 58). Ces séquences comportent 3 ou 4 stades bien individualisés au titre d'associations et réunis, bien entendu, par des groupements de transition aux inventaires composites. Les 12 séquences ne totalisent que 26 associations car certains stades inférieurs, moyens ou supérieurs, appartiennent en commun à deux ou plusieurs séquences. Les inventaires des associations qui ont permis d'en connaître le calendrier collectif de floraison sont empruntés à R.LOISEL 1976. Pour couvrir un éventail de cas suffisant les séquences sont choisies en fonction de leurs climax forestiers, conduits par des essences sempervirentes, marcescente ou caducifoliées.

Un logiciel spécialement conçu construit les graphiques cartésiens et polaires tridimensionnels. En outre il les met en mouvement afin d'identifier sur l'écran graphique l'angle d'observation le plus performant.*

Les figures situées en haut des planches sont les graphiques cartésiens tridimensionnels en perspective cavalière. Afin d'éviter toute illusion d'optique, l'objet pouvant être compris dans deux positions, il faut préciser que l'arche, de même que son socle, est située sous l'observateur et qu'elle s'ouvre à gauche. Cet angle de regard offre deux avantages : premièrement il démasque sur la droite l'accident automnal quand il existe ; deuxièmement les arceaux les plus grands sont en retrait, les plus petits par devant comme dans une photographie de groupe, ainsi leurs proportions ne peuvent être confondues avec un effet de fuite de la perspective. Sur certaines figures, B ou F par exemple, l'arche lève à quelque distance de son socle.

Les figures situées à mi-hauteur et au bas des planches sont les graphiques polaires tridimensionnels, soumis pour plus de clarté à une rotation de 90 degrés dans le sens rétrograde et à un mouvement basculant vers l'avant. D'abord faible, cette inclinaison s'achève elle aussi à 90 degrés en restituant l'image bidimensionnelle de chaque courbe, déjà connue. Dans la position où le relief est le plus apparent, chaque courbe polaire tridimensionnelle montre, en un seul édifice, les ellipses couchées sur autant de niveaux, les 12 rayons mensuels de chacune d'elles (certains très courts ou nuls), rayons qui dessinent collectivement des cloisons verticales d'une grande régularité, et 12 montants qui relient entre eux les points de même rang chronologique et qui s'élèvent en ligne brisée. En outre la figure s'empale sur l'axe de rotation commun aux trois ou quatre cycles empilés. Si la figure n'était pas artificiellement tronçonnée, c'est le long de cet axe que glisserait en tournant, dans un mouvement hélicoïdal, l'unique vecteur de rayon variable caractérisant à tout moment l'intensité du phénomène étudié.

Les tendances exprimées sont les suivantes. Les graphiques cartésiens sont dyssymétriques et déversés vers l'avant. Les graphiques polaires, s'ils n'évoquent plus une coquille de dentale en raison d'un tassement volontaire, peuvent faire penser à divers types de képis ou encore à des sabots d'équidés : vaguement cylindriques ou tronconiques, ils n'ont rien de figures de révolution.

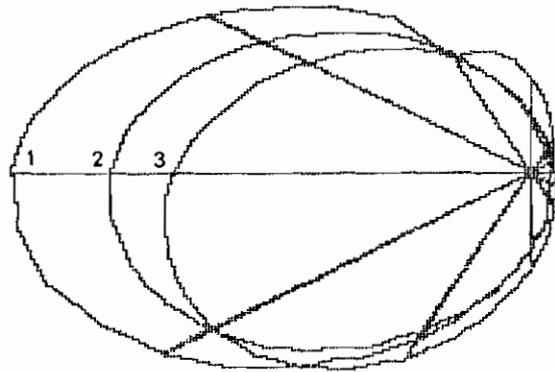
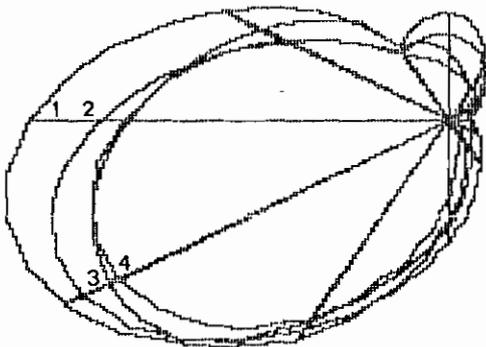
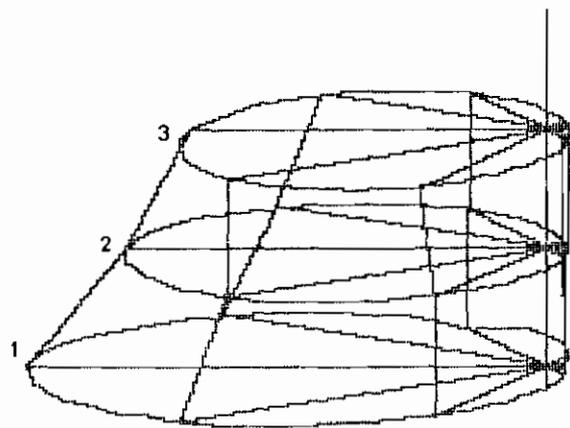
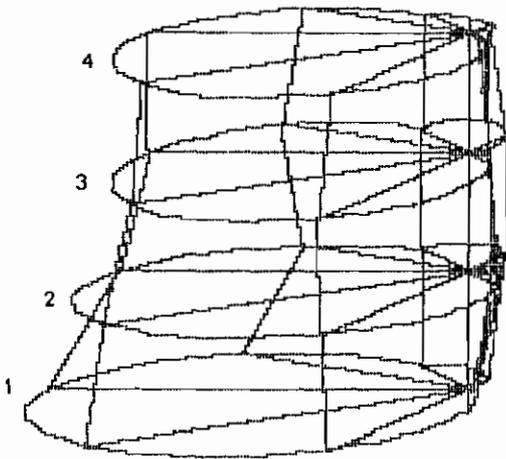
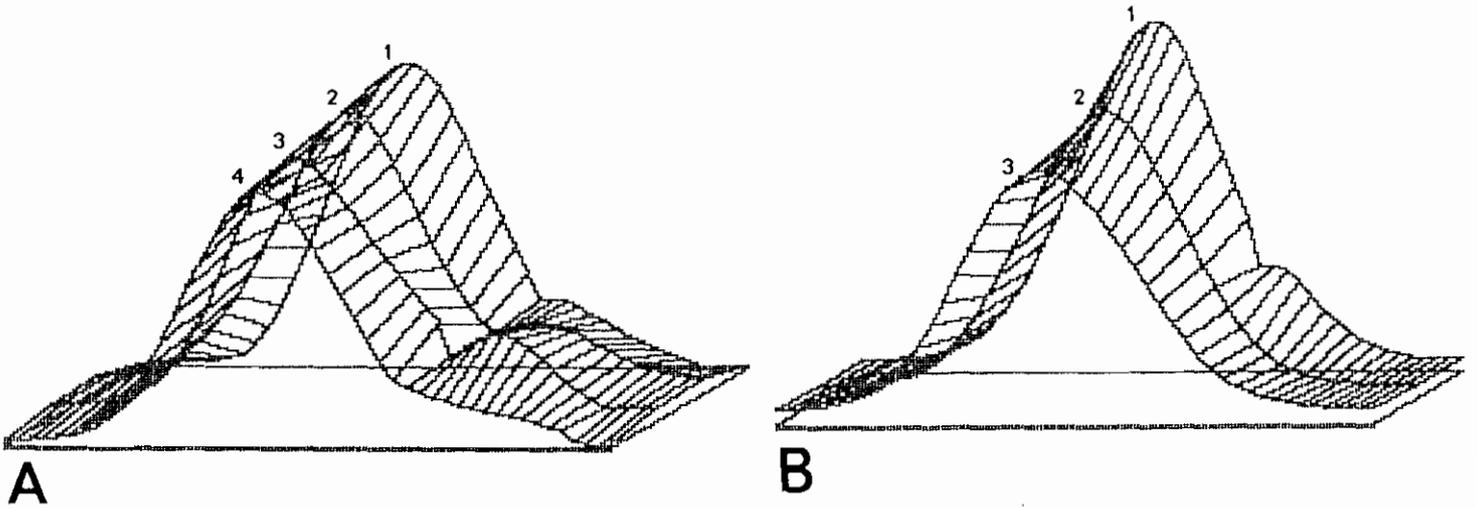
Observés dans le sens de leur axe (figures du bas), les graphiques polaires montrent, à des degrés divers, deux tendances évolutives du début à la fin des séquences dynamiques :

- . D'une part les courbes rapetissent, comme je l'ai déjà signalé, ce qui prouve la diminution de la durée moyenne des floraisons. Les exemples les plus clairs sont la séquence du chêne vert et du genévrier de Phénicie (B) et celle du peuplier blanc (K).

- . D'autre part les courbes se décalent de proche en proche dans le sens trigonométrique direct, ce qui traduit des floraisons de plus en plus précoces. Les exemples les plus nets sont la séquence du chêne pubescent méditerranéen sur calcaire (H) et celle du charme (J).

A partir de bases scientifiques incomparablement plus solides, je ne peux que confirmer une intuition formulée en 1975 au sujet des groupements végétaux : "La sexualité tend à devenir de plus en plus discrète quand la réussite végétative du peuplement s'accroît". Il convient d'ajouter qu'elle est de plus en plus précoce.

* Voir annexe 6 : logiciel "PLI3"



CYCLES ANNUELS DE FLORAISON ET DYNAMIQUE A LONG TERME

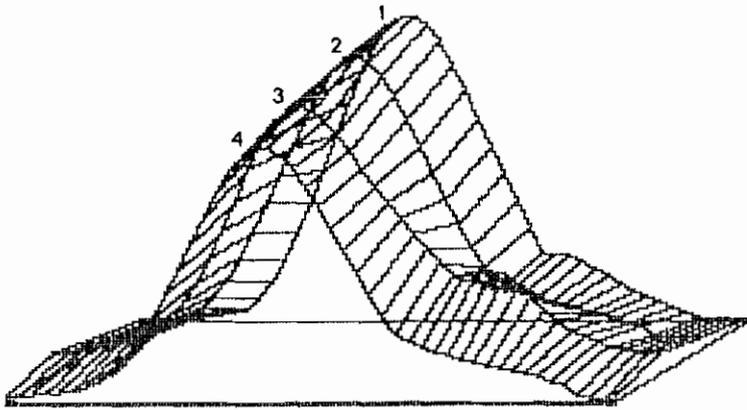
GRAPHIQUES TRIDIMENSIONNELS CARTESIENS (JANVIER A GAUCHE) ET POLAIRES (JANVIER A 4 HEURES)

A SEQUENCE DU PIN D'ALEP EVOLUANT VERS LA CHENAIE VERTE

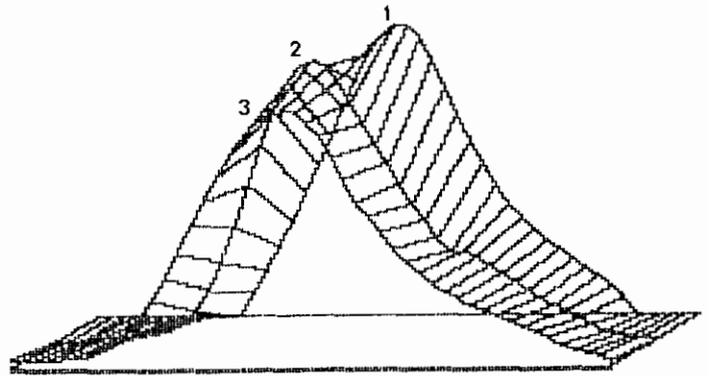
- 1 PHLOMIDO-BRACHYPODIETUM RAMOSI
- 2 HELIANTHEMO-ERICETUM MULTIFLORAE
- 3 QUERCO-PINETUM (SUR CALCAIRE)
- 4 EPIACTIDO-QUERCETUM ILICIS

B SEQUENCE DU CHENE VERT ET DU GENEVRIER DE "PHENICIE"

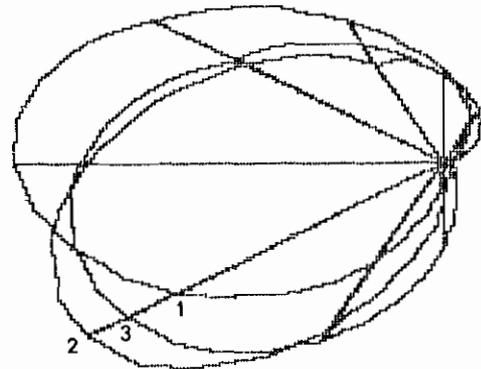
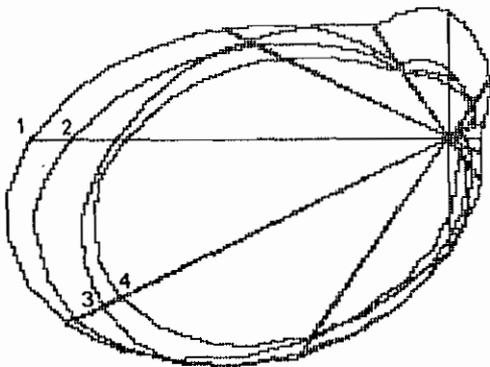
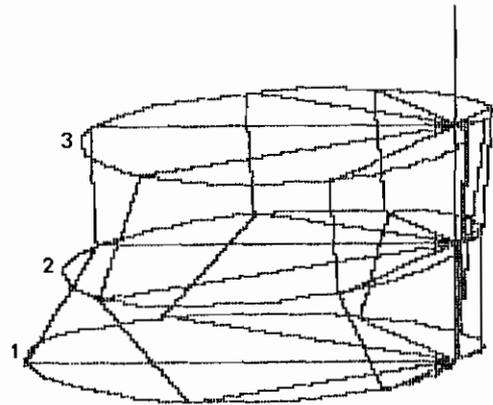
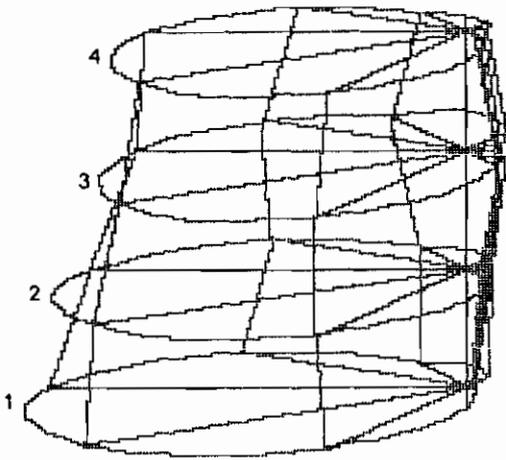
- 1 SILENO-ASPLENIETUM FONTANI
- 2 GENISTETUM LOBELII
- 3 JUNIPERO-QUERCETUM ILICIS



C



D



CYCLES ANNUELS DE FLORAISON ET DYNAMIQUE A LONG TERME

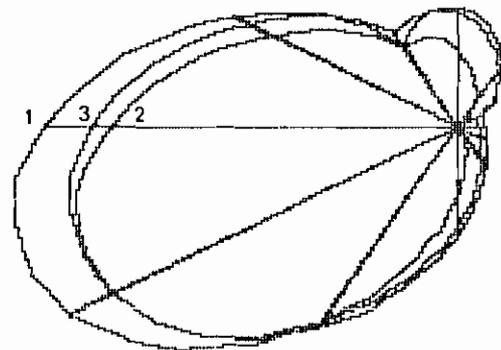
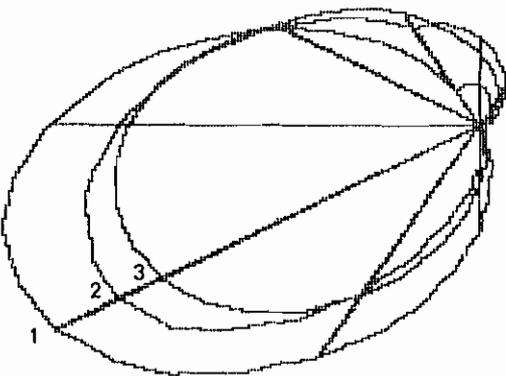
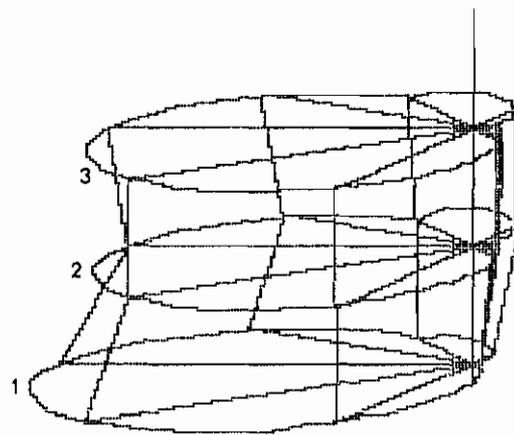
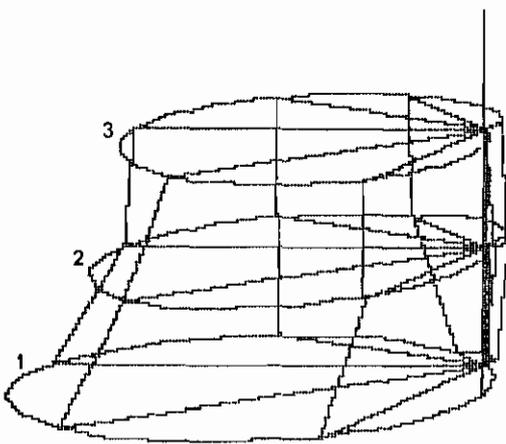
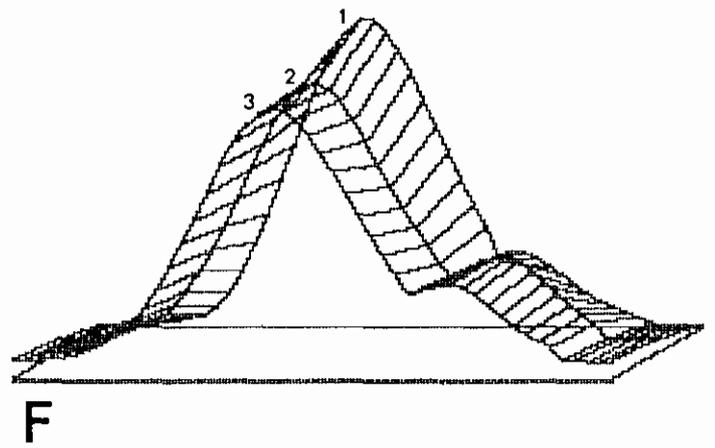
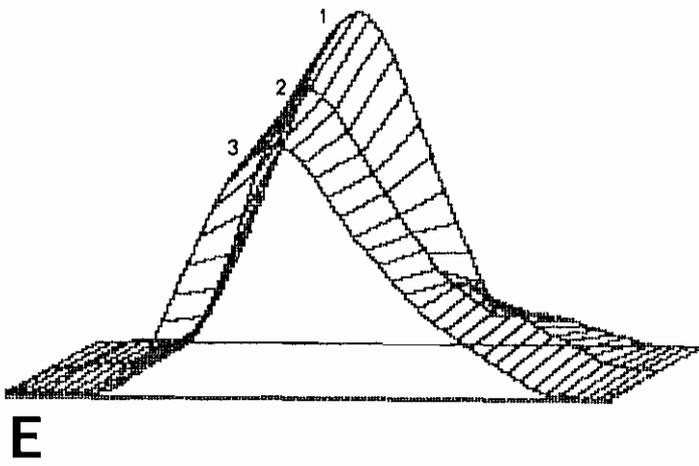
GRAPHIQUES TRIDIMENSIONNELS CARTESIENS (JANVIER A GAUCHE) ET POLAIRES (JANVIER A 4 HEURES)

C SEQUENCE DU CHENE VERT SUR CALCAIRE (NIVEAUX INF. ET MOY.)

- 1 PHLOMIDO-BRACHYPODIETUM RAMOSI
- 2 ROSMARINO-LITHOSPERMETUM TYPICUM
- 3 VIBURNO-QUERCETUM ILICIS PISTACIETOSUM
- 4 EPIPACTIDO-QUERCETUM ILICIS

D SEQUENCE DU CHENE VERT SUR SILICE

- 1 POTENTILLO-GERANIETUM LANUGINOSI (MEDITERRANEEN)
- 2 ERICO-GENISTETUM PINETOSUM
- 3 ASPLENIO-QUERCETUM ILICIS TYPICUM



CYCLES ANNUELS DE FLORAISON ET DYNAMIQUE A LONG TERME

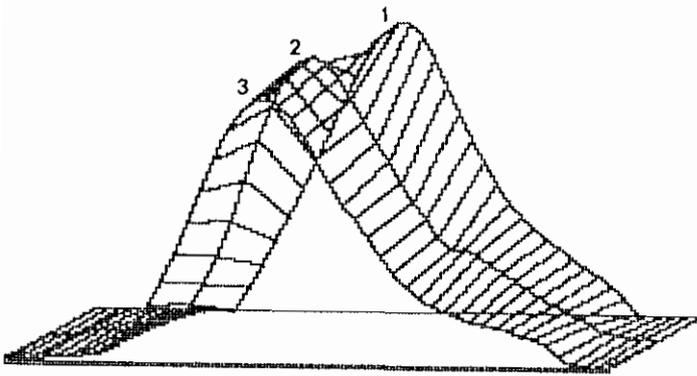
GRAPHIQUES TRIDIMENSIONNELS CARTESIENS (JANVIER A GAUCHE) ET POLAIRES (JANVIER A 4 HEURES)

E SEQUENCE DU CHENE-LIEGE

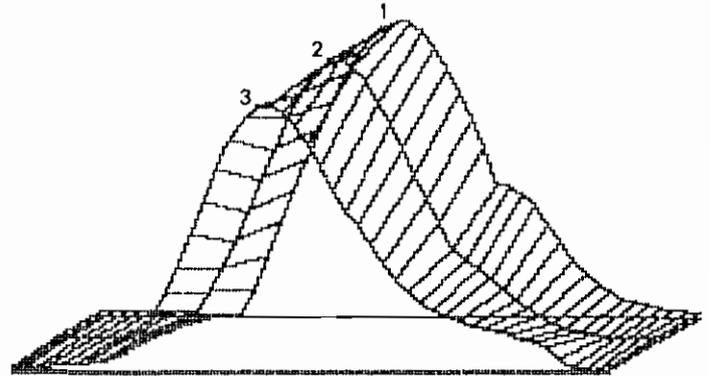
- 1 *VULPIO-AIRETUM*
- 2 *ERICO-GENISTETUM PINETOSUM*
- 3 *QUERCO-CYTISSETUM QUERCETOSUM PUBESCENTIS*

F SEQUENCE DU CAROUBIER

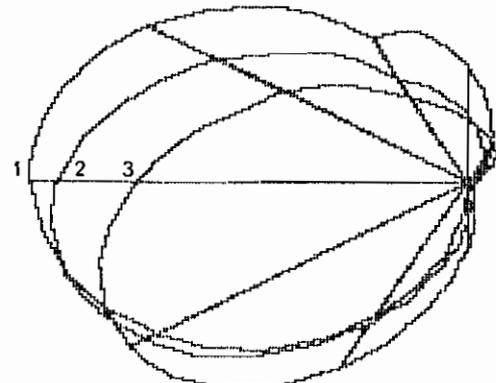
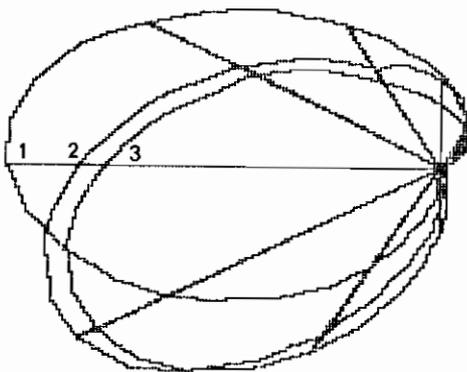
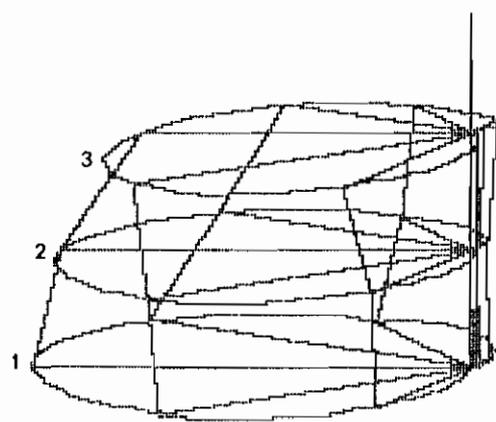
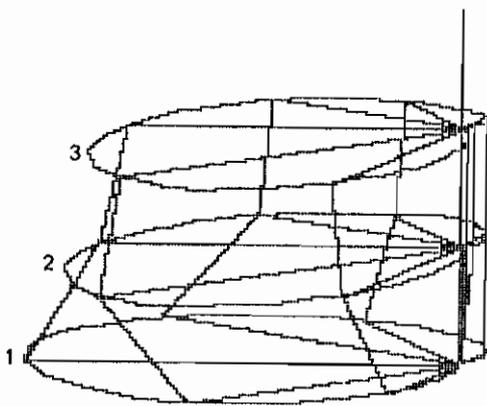
- 1 *ASPHODELO-STIPETUM RETORTAE*
- 2 *OLEO-LENTISCETUM EUPHORBIIETOSUM*
- 3 *OLEO-LENTISCETUM TYPICUM*



G



H



CYCLES ANNUELS DE FLORAISON ET DYNAMIQUE A LONG TERME

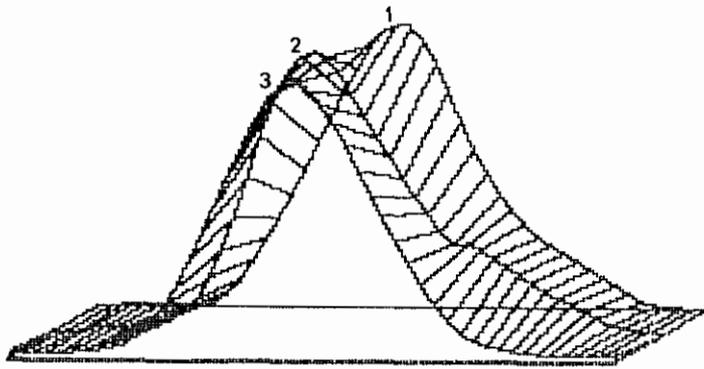
GRAPHIQUES TRIDIMENSIONNELS CARTESIENS (JANVIER A BAUCHE) ET POLAIRES (JANVIER A 4 HEURES)

G SEQUENCE DU CHENE PUBESCENT MEDITERRANEEN SUR SILICE

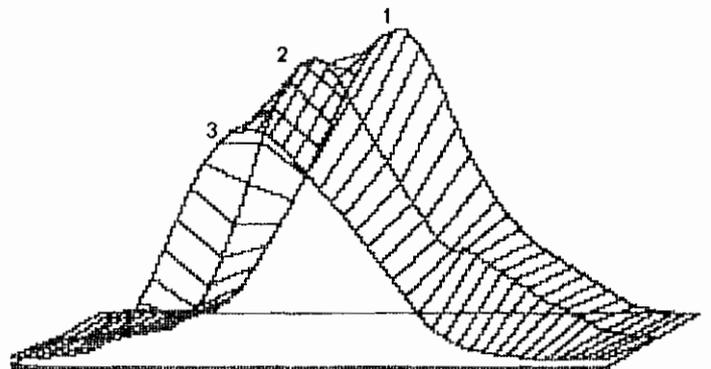
- 1 POTENTILLO-GERANIETUM LANUGINOSI (MEDITERRANEEN)
- 2 ERICO-GENISTETUM PINETOSUM
- 3 LATHYRO-QUERCETUM PUBESCENTIS

H SEQUENCE DU CHENE PUBESCENT MEDITERRANEEN SUR CALCAIRE

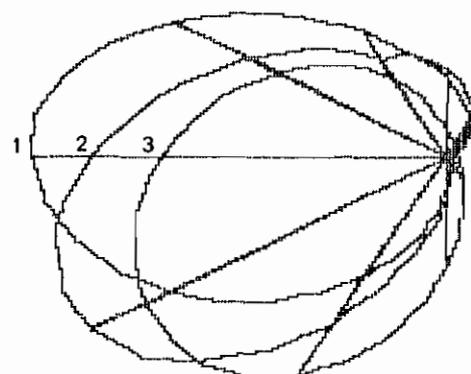
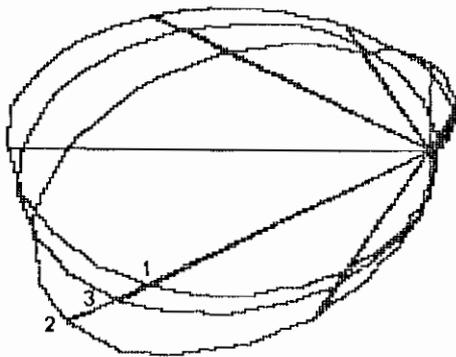
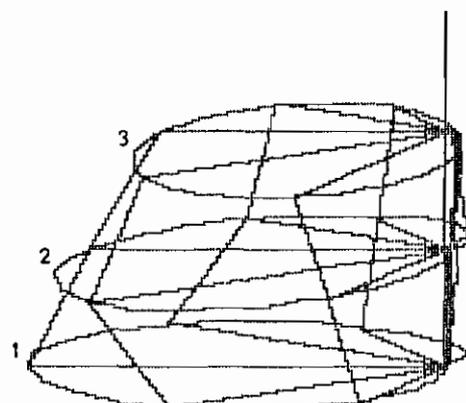
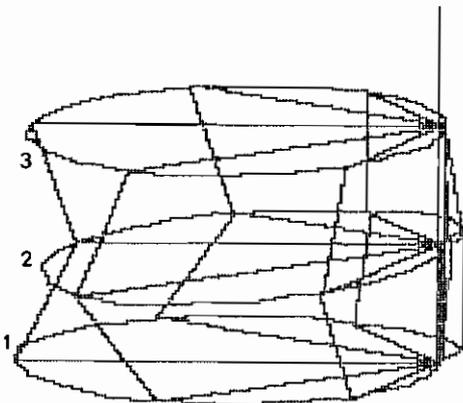
- 1 DIANTHO-BRACHYPODIETUM PINNATI
- 2 APHYLLANTHO-GENISTETUM
- 3 LATHYRO-QUERCETUM PUBESCENTIS



I



J



CYCLES ANNUELS DE FLORAISON ET DYNAMIQUE A LONG TERME

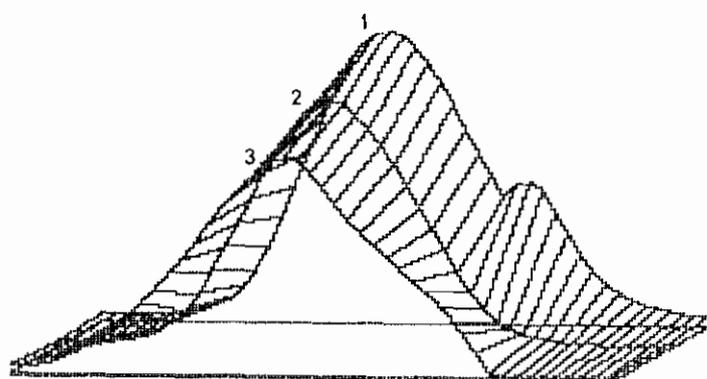
GRAPHIQUES TRIDIMENSIONNELS CARTESIENS (JANVIER A SAUCHE) ET POLAIRES (JANVIER A 4 HEURES)

I SEQUENCE DE LA CHENAIE-CHATAIGNERAIE

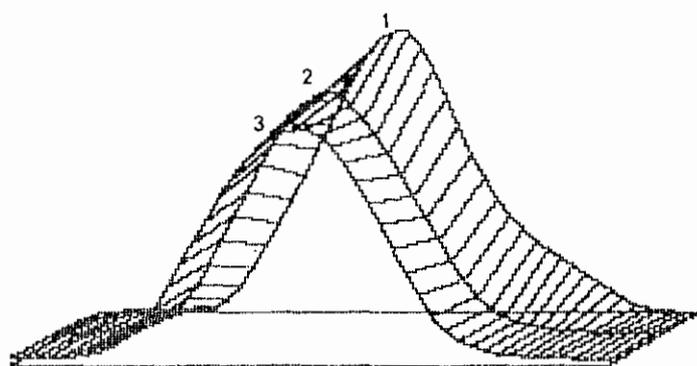
- 1 POTENTILLO-GERANIETUM LANUGINOSI (MEDIO-EUROPEEN)
- 2 ERICO-GENISTETUM PINETOSUM
- 3 QUERCO-VICIO-CARICETUM DEPAUPERATAE

J SEQUENCE DU CHARME

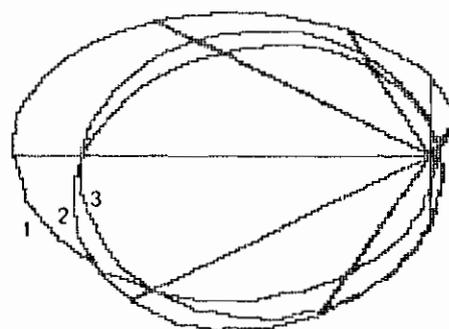
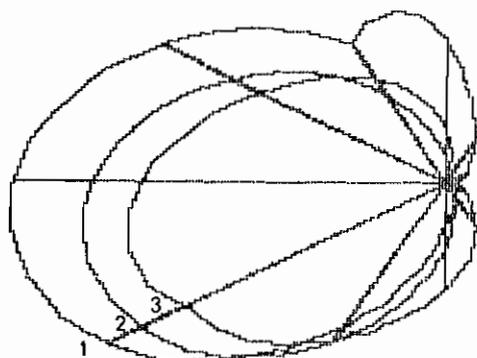
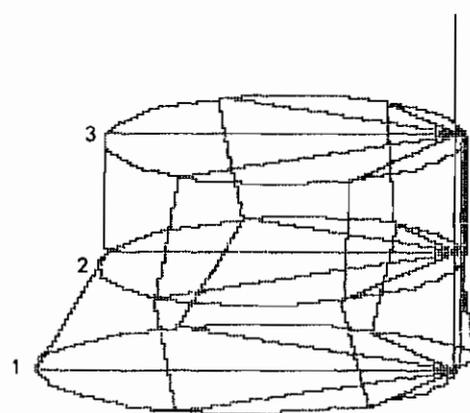
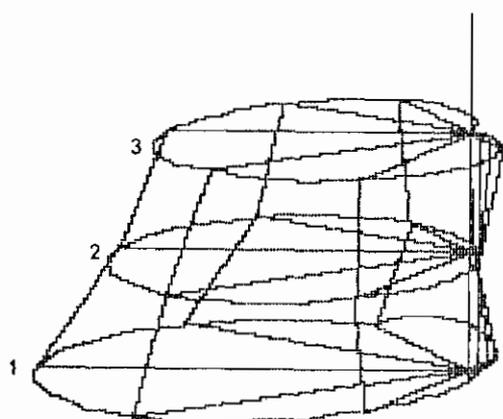
- 1 POTENTILLO-GERANIETUM LANUGINOSI (MEDIO-EUROPEEN)
- 2 ERICO-GENISTETUM PINETOSUM
- 3 EUPHORBIO-CARPINETUM BETULI TYPICUM



K



L



CYCLES ANNUELS DE FLORAISON ET DYNAMIQUE A LONG TERME

GRAPHIQUES TRIDIMENSIONNELS CARTESIENS (JANVIER A GAUCHE) ET POLAIRES (JANVIER A 4 HEURES)

K SEQUENCE DU PEUPLIER BLANC

- 1 BRACHYPODIETUM PHOENICOIDIS
- 2 RUBO-CORIARIETUM CORYLO-ULMETOSUM
- 3 POPULETUM ALBAE TYPICUM

L SEQUENCE DE L'AULNE GLUTINEUX

- 1 POTENTILLO-GERANIETUM LANUGINOSI (MEDIO-EUROPEEN)
- 2 RUBO-CORIARIETUM CORYLO-ULMETOSUM
- 3 ALNO-TILIIETUM TYPICUM

43224. Groupements d'invertébrés de la sansouire camarguaise

À l'image des données expérimentales, des difficultés de leur traitement statistique, de la relative déception qu'inspire la modélisation avec un coefficient d'adéquation médiocre, les graphiques de biorythmes des groupements d'invertébrés de la sansouire camarguaise doivent être appréciés avec circonspection (planches 59 et 60). En souhaitant qu'elles se confirment et s'affinent au cours de campagnes ultérieures continues de recherches sur le terrain, on peut prendre acte provisoirement des tendances suivantes :

. Les courbes représentant le cycle de la diversité spécifique ressemblent étonnamment à leurs homologues des groupements algaux (planches 43 et 44), alors que les premières sont supportées par 12 points expérimentaux et les secondes par 4 points seulement. Elles ont la même forme simple (monoelliptique), globuleuse, peu excentrique et donc relativement bien répartie sur les quatre quadrants saisonniers. L'hiver est cependant la saison la plus favorable et l'on assiste à une crise estivale. Le spectre saisonnier s'écrit P (E) A H.

Les courbes qui expriment le cycle d'abondance des individus sont si particulières qu'on ne peut que les considérer avec recul. Est-il sensé, pour le principe, de totaliser des individus d'espèces aux mensurations disproportionnées, comme si l'on dénombrerait dans un même compte des petits pois et des citrouilles ? Si une telle addition trouve une justification et si les échantillons de récolte sont statistiquement fiables, alors on doit prendre acte d'une dualité des courbes justiciable du modèle dielliptique. Tandis que, pour les cycles de floraison méditerranéens, les points d'inflexion des courbes sont le plus souvent août et décembre, il s'agirait ici de juin et janvier, avec une "avance" en été et un "retard" en hiver.

433. Déterminisme écologique des biorythmes étudiés

4331. Déterminisme général

Les groupements étudiés, bien que tous localisés dans le Sud-Est de la France, sont inféodés aux climats les plus variés. Les uns sont aquatiques, les autres aériens. De plus ils s'étalent de l'étage méditerranéen - frange de transition entre les zones tempérée et subtropicale - jusqu'à l'étage alpin dont les pelouses présentent une certaine équivalence avec la toundra herbacée de la zone polaire. Par conséquent l'ellipticité des biorythmes est indépendante des conditions écologiques portées par le milieu minéral.

Cependant les climats réunis dans cette région ont une caractéristique qui, pour être presque générale sur la planète, n'en comporte pas moins des exceptions : des saisons s'y relaient au cours de l'année, de deux à quatre saisons si l'on confère à ce vocable un sens écologique en oubliant le découpage officiel du calendrier civil. Sous l'équateur, en l'absence de saisons nettes, la tendance passe de l'ellipticité à la circularité qui n'en est qu'un cas particulier.

Si le fait de l'ellipticité n'est pas éco-dépendant, par contre les paramètres de la fonction et, par conséquent, la forme de l'ellipse - son excentricité notamment - sont sous forte dépendance des conditions écologiques du milieu minéral, comme nous le verrons sous peu. Mais on doit envisager comme hautement probable le rôle des interactions des organismes dans le phénomène général d'ellipticité. Un biotope n'est pas comme un établissement hôtelier qui ouvrirait ses portes au public en haute saison seulement. Une "clientèle"

numériquement moindre, souvent moins "privilegiée", assure une transition progressive entre l'époque d'intense activité et le temps mort de la mauvaise saison : dans les biocénoses, il s'agit des organismes aux aptitudes concurrentielles timides, soit du point de vue végétatif, soit du point de vue de la reproduction (en particulier pour les phanérogames entomogames). Le relais des composantes de la biocénose dans le temps obéit à des règles comparables à celles de leur juxtaposition dans l'espace : tendance collective à l'occupation maximale dans les limites du tolérable. Qu'il s'agisse de la surface couverte au sol, de l'extension verticale dans la stratification, de l'étage habité dans la zonation altitudinale ou du créneau mis à disposition dans le planning annuel communautaire, il y a place pour les niches écologiques les plus variées. Les conditions de fonctionnement des biorythmes des biocénoses contribuent au plein emploi des espèces végétales et animales.

4332. Déterminisme particulier

43321. Désignation précise des causes écologiques

Compte tenu de la diversité des causes écologiques et de l'opportunité d'utiliser cas par cas la terminologie la plus simple, on est amené à placer sur un même rang des notions qui n'appartiennent pas à une même catégorie logique : par exemple lumière et compétition interspécifique. Condamné moi-même à de tels raccourcis, je rappellerai d'abord la nécessité de bien maîtriser, pour le principe, un classement normalisé des causes (R.MOLINIER et P.VIGNES 1971, P.VIGNES 1976).

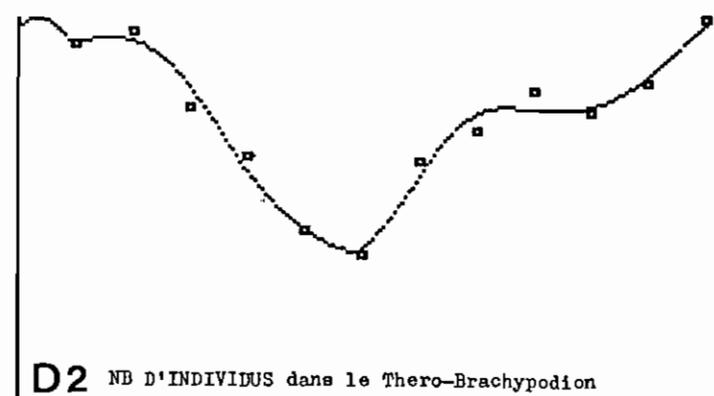
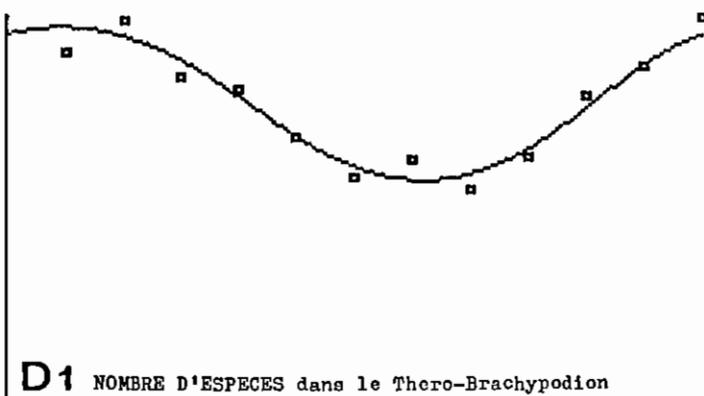
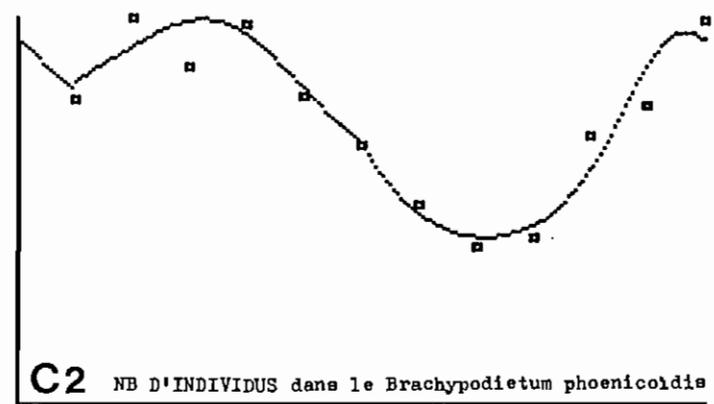
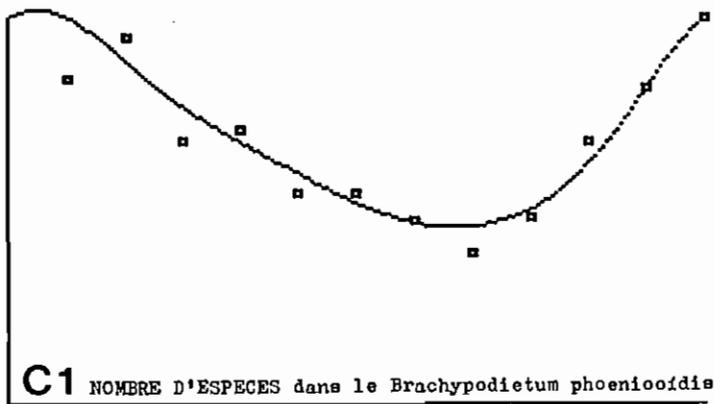
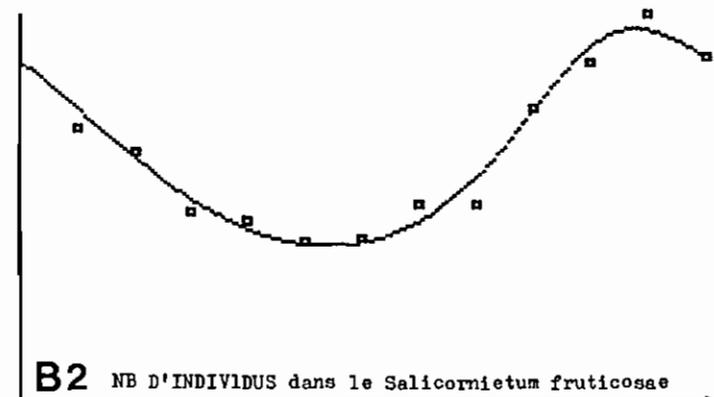
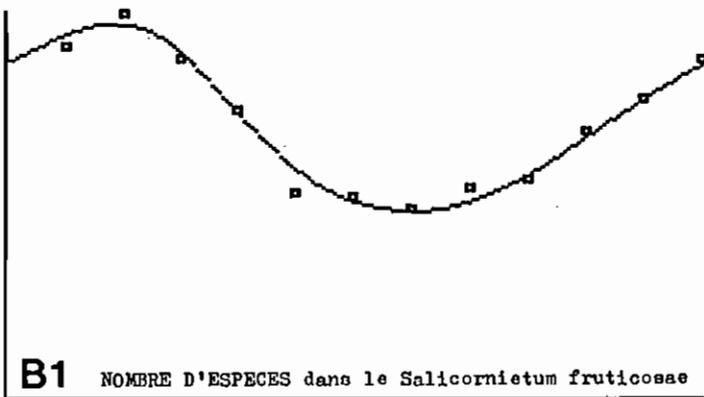
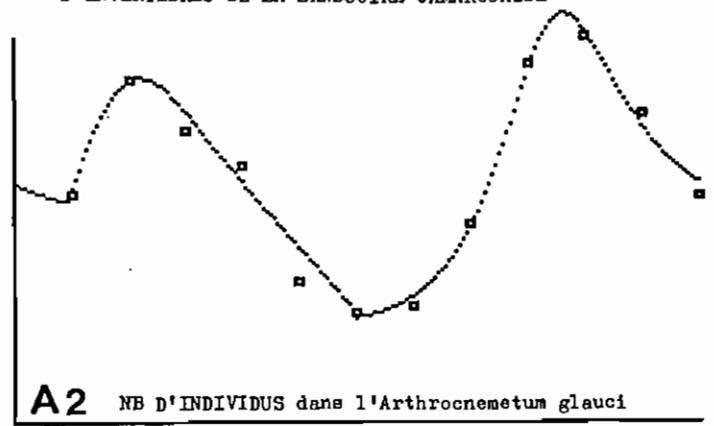
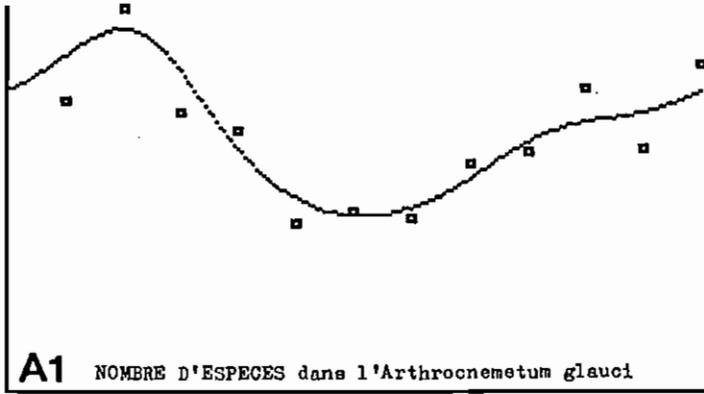
Les facteurs écologiques sont des causes élémentaires physiques (lumière, température et énergie mécanique surtout) ou chimiques (eau, ions minéraux, corps organiques). Les facteurs écologiques sont souvent, mais non obligatoirement, des facteurs physiologiques nutritionnels. Discriminants par définition, il est probable que n'importe lequel d'entre eux peut s'avérer en outre limitant dans un contexte donné.

Les agents écologiques, causes complexes porteuses des précédentes, sont le soleil et la lune, les fractions inertes de l'atmosphère, de l'hydrosphère et de la rhizosphère, les organismes de la biosphère. Les différentes "sphères" superficielles de la planète s'interpénètrent plus ou moins.

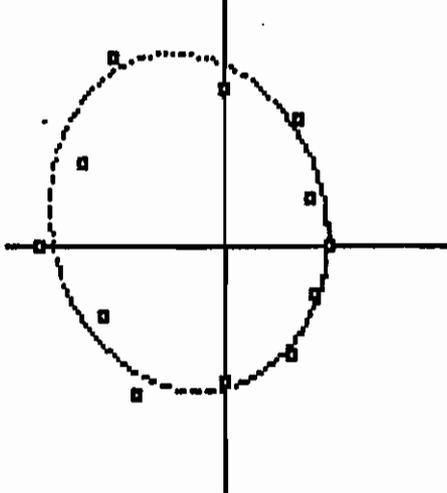
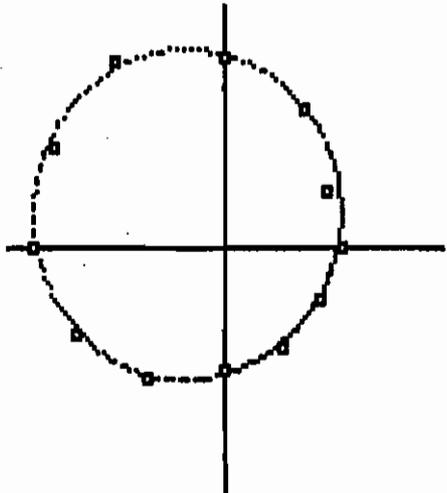
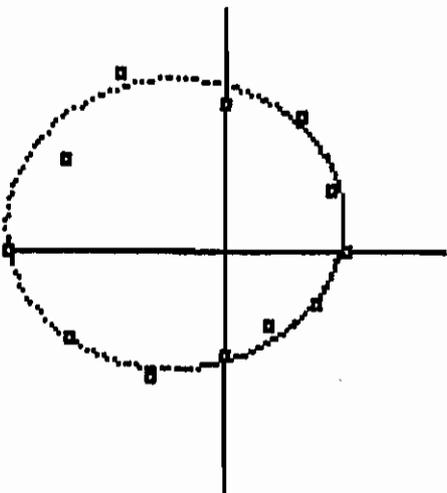
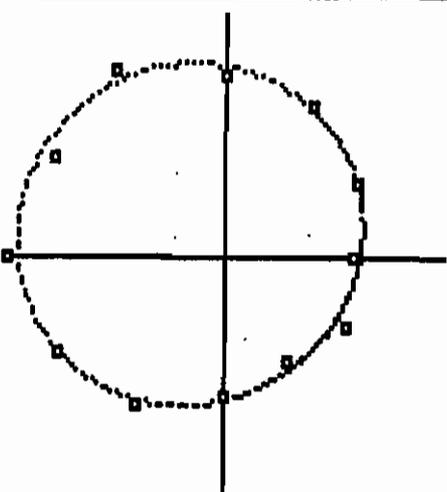
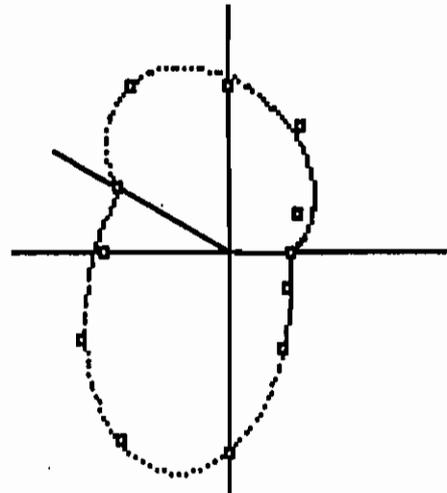
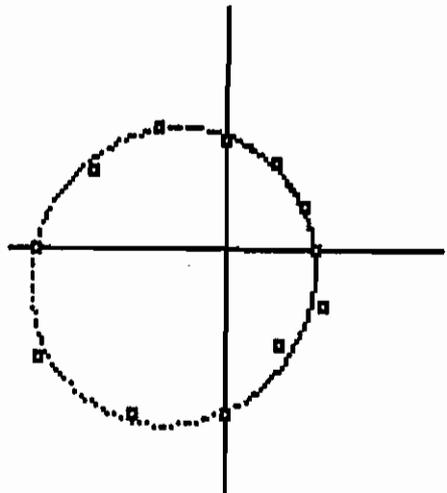
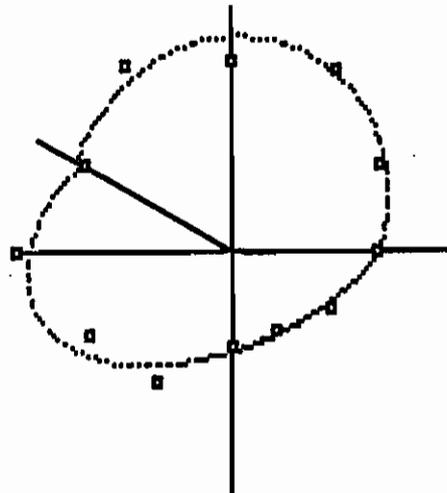
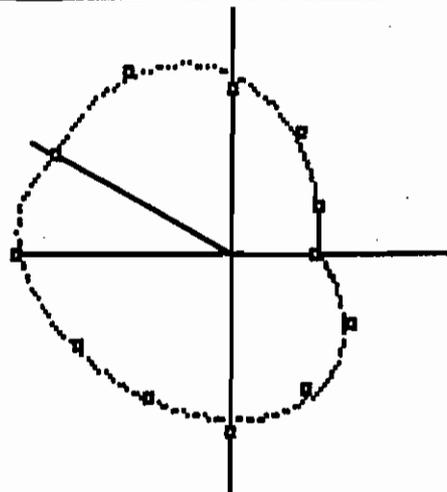
L'ensemble des facteurs physiques et chimiques inclus dans la phase solide du milieu physique participent à l'édaphisme dans des conditions de relative stabilité, alors que les facteurs physiques et chimiques compris dans la phase fluide du milieu sont des composantes du climat, avec des variations saisonnières notables. La distinction n'est pas toujours évidente. Si nous comparons un biotope terrestre à un biotope marin benthique, l'eau est un facteur climatique et édaphique pour les deux, la lumière un facteur climatique pour les deux, les ions minéraux sont des facteurs édaphiques chaque fois mais, en outre, ce sont des facteurs climatiques fondamentaux pour le milieu marin où le taux de certains d'entre eux fluctue brutalement au fil des saisons en contribuant à les caractériser.

Les notions synthétiques qui associent des causes élémentaires en les sous-entendant sont autant de "litotes" légitimes. L'adjectif "méditerranéen" implique tacitement la sécheresse de l'été, la douceur thermique de l'hiver, un ensoleillement annuel intense et de longue durée. De même lorsqu'on invoque la compétition entre organismes, celle-ci inclut de multiples interactions physiques et chimiques nouées directement ou indirectement par air, eau ou sol interposé.

REPRESENTATION CARTESIEENNE DES CYCLES ANNUELS DE LA FAUNE D'INVERTEBRES DE LA SANSOIRE CAMARQUAISE



REPRESENTATION POLAIRE DES CYCLES ANNEAUX DE LA FAUNE D'INVERTEBRES DE LA SANSOUIE CAMARGUAISE (points expérimentaux et courbe modélisée ; les mois sont disposés comme les heures)

<p>A1.-NOMBRE D'ESPECES de l'Arthrocnemum glaucol</p> 	<p>B1.-NOMBRE D'ESPECES du Salicornietum fruticosae</p> 	<p>C1.-NOMBRE D'ESPECES du Brachypodietum phoeniceoidis</p> 	<p>D1.-NOMBRE D'ESPECES du Thero-Brachypodion</p> 
<p>A2.-NOMBRE D'INDIVIDUS de l'Arthrocnemum glaucol</p> 	<p>B2.-NOMBRE D'INDIVIDUS du Salicornietum fruticosae</p> 	<p>C2.-NOMBRE D'INDIVIDUS du Brachypodietum phoeniceoidis</p> 	<p>D2.-NOMBRE D'INDIVIDUS du Thero-Brachypodion</p> 

43322. Déterminisme des cycles végétatifs de groupements végétaux portuaires

La température, l'intensité de l'éclairement, le degré d'agitation, sont des facteurs écologiques puissamment discriminants en ce qui concerne la distribution spatiale des espèces marines et de leurs groupements (cf § 121). Mais leur rôle possible - et même hautement probable en ce qui concerne la température - sur les biorythmes marins n'a pas été établi avec certitude. On peut envisager un contrôle indirect des biorythmes communautaires par la température, celle-ci faisant varier le métabolisme des organismes avec des effets cycliques sur la composition chimique de l'eau de mer.

C'est précisément sous cet angle que la périodicité des peuplements marins a fait l'objet d'études approfondies de la part de nombreux chercheurs. J.M.PERES et L.DEVEZE 1963 résument comme suit les faits essentiels. Parmi les constituants minéraux de l'eau de mer, certains sont à la fois qualitativement indispensables, quantitativement minimes et, de surcroît, très fortement fluctuants : ce sont les sels ammoniacaux, les nitrites, les nitrates et les phosphates. Dans les eaux tempérées, nous avons des preuves indirectes de la "relation entre la teneur en sels nutritifs des eaux et la production primaire : le maximum de concentration en sels nutritifs dans les eaux est hivernal et précède de peu le développement végétal printanier ; il y a une réduction extrême de ces sels nutritifs dans les eaux après la poussée planctonique, réduction persistant parfois jusqu'en automne". La réduction de la teneur en ions nourriciers est réellement décisive puisque, de mai à août selon les cas, le taux s'en annule presque complètement. L'activité photosynthétique tend alors à ralentir ou à cesser, même si les facteurs principaux de l'assimilation chlorophyllienne (CO₂, lumière et température) semblent, au même moment, réunir des conditions favorables.

Après avoir désigné les causes des cycles végétatifs en milieu marin, J.M.PERES et L.DEVEZE reviennent plus précisément sur le calendrier des phénomènes. Les recherches menées dans le golfe de Marseille ont une valeur exemplaire pour les côtes de la Provence. Il y existe "deux phases écologiques annuelles différentes... La première de ces périodes débute au printemps : le milieu, initialement riche en matériel organique (soumis à la dégradation du fait de la grande poussée planctonique annuelle) et en sels minéraux s'appauvrit progressivement pour atteindre un état dystrophique estival*... Durant le mois de juillet et la première moitié de l'été, le milieu biotique, extrêmement pauvre, n'apporte qu'une quantité très limitée de matériel rapidement utilisable... L'installation d'un plancton végétal dense durant la seconde moitié de l'été contribue à réduire plus encore la réserve en sels minéraux des eaux, alors qu'est accrue la quantité du matériel organique à dégrader... C'est dans ces conditions que débute la seconde période écologique annuelle, au cours de laquelle l'élimination lente et progressive de la dystrophie, pendant l'automne, aboutit à la réalisation d'un nouvel état d'équilibre qui est atteint dans la première moitié de l'hiver". Cette longue citation s'imposait. Les faits fondamentaux, clairement rapportés par J.M.PERES et L.DEVEZE, rendent parfaitement compte du cycle des biomasses des groupements portuaires. Cependant ils n'expliquent pas le cycle de diversité spécifique pour lequel doivent être cherchées des causes d'une autre nature.

* Cf deuxième figure du paragraphe 11212

Encore une fois intervient la compétition entre les organismes qui s'efforcent de couvrir leurs besoins d'espace, de matière et d'énergie. Au premier plan de ces besoins figurent les ions minéraux qui, contrairement au dioxyde de carbone beaucoup plus demandé, viennent à manquer et déterminent des fluctuations collectives de biomasse. On peut tenir pour correct le scénario "économique" suivant.

La crise automnale est le résultat différé de la dystrophie estivale. Les peuplements marins deviennent alors plus clairsemés. Certaines espèces ont momentanément disparu de la scène ou ne s'y maintiennent que sous des formes de survie peu apparentes ; d'autres voient leurs effectifs décimés ; d'autres enfin se retrouvent amputées d'une fraction appréciable de leurs thalles. Une partie de la surface du substrat minéral redevient disponible pour la fixation d'organismes, même si la roche n'est pas dénudée mais encore couverte d'algues encroûtantes vivaces. En volume aussi le peuplement s'est dégarni ; or il ne faut pas oublier l'abondance des épiphytes hébergés par cette petite jungle qu'est la végétation épilithe. Lors de l'étude des petits ports varois de 1963 à 1969, notre équipe a dénombré 46 espèces d'algues macroscopiques portées en épiphytisme sur ou dans les thalles buissonnants de l'algue brune *Halopteris scoparia*, la première des nombreuses espèces tenant lieu de support pour d'autres. Ainsi en automne de nouvelles possibilités spatiales d'accueil sont créées et elles coïncident dans le temps avec une reminéralisation des eaux lente et continue.

L'ensemble des événements qui précèdent et qui suivent correspondent à l'évolution spontanée d'un système économique, non planifié bien sûr, mais fonctionnant sur la base de la loi de l'offre et de la demande avec tous les avantages et inconvénients qui lui sont attachés. Pour comprendre en profondeur l'enchaînement des faits, il est instructif de réutiliser les données expérimentales (cf § 42131) d'une manière nouvelle en divisant, pour chaque groupement et à chaque saison, la biomasse moyenne en grammes par le nombre moyen d'espèces :

	P	E	A	H
<i>Cystoseiretum strictae</i>	31.8	43.9	27.8	(19.4)
<i>Cystoseiretum crinitae</i>	25.6	34.5	17.0	(15.8)
<i>Ceramio-Ulvetum</i>	25.5	31.0	24.6	(16.2)
<i>Ulvo-Antithamnetum plumulae</i>	16.0	17.0	(11.2)	11.9
Faciès à <i>Codium fragile</i>	23.6	56.1	24.1	(17.5)

Ces chiffres qui ne se substituent pas aux précédents les éclairent cependant d'une lumière beaucoup plus vive.

Lors de la reprise d'activité, première phase qui s'étend de l'automne à l'hiver, une concurrence largement ouverte entraîne la multiplication des "entreprises". Chaque espèce, maintenue en place ou réinstallée, dispose alors en moyenne d'un faible capital de matière vivante.

Lors de la deuxième phase, typiquement de croissance et continue de l'hiver à l'été, un processus de concentration aboutit à l'élimination des concurrents les moins adaptés à la compétition. Paradoxalement, la masse de matière capitalisée est à son plus haut niveau lorsque le nombre d'"entreprises" est au plus bas du fait des faillites enregistrées. Les espèces maîtresses du marché affichent alors une prospérité que rien ne semble encore menacer. Leur supériorité dans la compétition s'explique sans doute par l'intensité des échanges avec le milieu, intensité liée à l'activité physiologique générale - membranaire entre autres - et à des particularités morphologiques telles qu'une superficie développée importante, le thalle étant finement divisé.

Enfin vient la phase de crise qui s'aggrave de l'été à l'automne. Les concurrents demeurés maîtres du marché se trouvent en rupture d'approvisionnement car, au même titre que la végétation pélagique (phytoplancton), ils ont surinvesti, épuisé les sources de certaines matières premières (phosphates par exemple) et ne peuvent plus, ni poursuivre leur croissance, ni même assurer intégralement leur propre entretien.

Ainsi est-on amené à amender la description du cycle végétatif des peuplements marins proposée par J.M.PERES et L.DEVEZE. Le mécanisme des phénomènes réside non seulement dans l'offre du milieu minéral et la demande collective des organismes, mais encore dans la compétition entre ces derniers. Le nombre de phases annuelles n'est pas de deux mais de trois : reprise et concurrence ouverte de l'automne à l'hiver, croissance et concentration de l'hiver à l'été, crise brutale de l'été à l'automne.

43323. Déterminisme des cycles de floraison

433231. Approche du problème

Les facteurs discriminants responsables des biorythmes de floraison ont fait successivement l'objet :

- . d'une recherche directe (P.VIGNES 1975) par comparaison de cycles floraux avec des cycles climatiques - macroclimatiques ou microclimatiques - correspondant aux mêmes biotopes ; la **température**, l'eau et la **lumière** sont les seules causes retenues.

- . d'une recherche indirecte (R.LOISEL et P.VIGNES 1983 et 1984) en comparant des variables quantifiées - éléments graphiques remarquables des courbes polaires et cartésiennes - entre elles et avec des variables qualitatives à implications écologiques : spectres biologiques (établis classiquement d'après les types biologiques de RAUNKIAER) et **types** biogéographiques des groupements. Les méthodes statistiques employées s'adaptent à la nature des variables : analyse de correspondance pour des variables toutes numériques, test du Khi2 appliqué au tableau de contingence et seul à convenir quand l'une au moins des variables n'a pas d'expression chiffrée. De cette étude particulièrement méticuleuse, on peut extraire l'essentiel qui se résume comme suit. Dans les **syntaxons méditerranéens**, la progression vernale des floraisons, le taux mensuel maximal, la récession estivale, la "tendance de septembre" et la surface enveloppée de la courbe polaire sont les plus forts ; mai est typiquement le mois du maximum. Dans les **syntaxons non méditerranéens** (européens notamment), les mêmes variables quantifiées sont les plus faibles ; juin est le mois du maximum. En ce qui concerne les spectres biologiques, toutes les tendances méditerranéennes culminent dans les formations dominées par les **thérophytes**, à une importante exception près : la tendance de septembre culmine dans des peuplements dominés par des **phanérophytes** et, parmi eux, dans les plus thermophiles.

433232. Identification des facteurs discriminants

- . D'importants facteurs écologiques, responsables pour une part de la distribution géographique des groupements, semblent n'avoir aucune influence sur le calendrier communautaire de floraison : il s'agit du **facteur mécanique** et de tous les facteurs chimiques autres que l'eau.

La dominante carbonatée ou silicatée du terrain n'induit aucune discrimination directe. C'est particulièrement net pour les formations extrêmes, pelouses d'une part, formations préforestières et forestières d'autre part. Entre ces deux groupes, une distinction est notée dans les matorrals, concernant la surface enveloppée des courbes polaires (et donc la durée moyenne des floraisons) : 14.6 % dans les matorrals calcifuges, 15.5 % dans les matorrals calcicoles. Chez ces derniers la xéricité du terrain, jumelée avec la sécheresse atmosphérique, aggrave l'aridité et renforce le caractère méditerranéen de la formation, d'ailleurs généralement plus ouverte que son homologue des terrains cristallins.

. L'eau précisément apparaît comme le principal facteur écologique permettant, en France, une claire démarcation entre les formations méditerranéennes et non méditerranéennes. C'est elle - son déficit plus précisément - qui détermine la précocité du pic des floraisons, en mai, et la récession estivale (cf figure du § 11212). Du point de vue physiologique, malgré les moyens de résistance à la plasmolyse dont disposent les plantes méditerranéennes (pression osmotique élevée des sucs cellulaires, procédés foliaires de ralentissement des échanges gazeux), le manque d'eau entraîne une baisse générale d'activité, une pause estivale touchant la reproduction comme la vie végétative.

. La température et la lumière sont aussi deux facteurs puissamment discriminants qui méritent d'être rapprochés, bien que le premier agisse surtout à l'échelle des macroclimats, comme l'eau, et le second à celle des microclimats. Leur autorité commune est la commande de l'induction florale des bourgeons par l'intermédiaire de phytohormones. Des études classiques ont établi l'existence de seuils minimaux ou maximaux d'intensité ou de durée, pour ces deux facteurs physiques. Avec la température, l'accent est mis surtout sur le niveau (thermostade), avec la lumière il l'est surtout sur la durée (photopériode), mais, pour chaque cas et dans les conditions naturelles, les valeurs critiques sont incluses dans les rythmes saisonniers des climats.

Le rôle de la température en tant que facteur limitant se dévoile le plus clairement dans les groupements de montagne (planches 47 et 48). Non seulement la floraison y est nulle pendant plus de trois mois en moyenne, mais encore deux quadrants saisonniers des graphiques polaires demeurent presque intégralement vierges.

La lumière semble avoir deux effets très sensiblement différents. En premier lieu elle est un facteur limitant graduel selon le type de formation. C'est ce que démontre le rapport de 1 à 3 des surfaces enveloppées des courbes polaires quand on passe de la ripisylve du *Populetum albae ulmetosum* (8.4 %) à l'association rupicole du *Linario-Galietum pusilli* (25.3 %). Cet aspect du rôle de la lumière est sans effet sur l'orientation du cycle. Par rencontre du hasard et de la nécessité, l'intensité et la durée des floraisons a valeur adaptative dans les pelouses, surtout quand elles sont dominées par des thérophytes ; ces dernières compensent leur faible pouvoir concurrentiel au plan végétatif et préparent la reconquête ultérieure du terrain en s'assurant contre le gaspillage naturel des semences par une dissémination massive.

D'autre part la lumière est un facteur limitant saisonnier brutal dans les forêts de feuillus caducifoliés où la feuillaison fait tomber l'éclaircissement en sous-bois à un niveau très bas (parfois moins de 1 % de la lumière incidente dans les forêts tempérées), au détriment des espèces majoritaires des strates arbustive et herbacée. La compa-

raison des cycles de floraison de trois chênaies (P.VIGNES 1975), respectivement verte, pubescente et sessile, autrement dit sempervirente, marcescente et caducifoliée, ou encore méditerranéenne, sub-méditerranéenne et tempérée, montre une analogie étonnante : toutes les courbes polaires sont petites, globuleuses, avec le plus grand rayon-vecteur sur mai. Malgré ces coïncidences, le déterminisme des cycles doit être radicalement dissemblable. Il est très vraisemblablement le suivant pour les deux cas extrêmes. Dans la chênaie verte où les excès du macroclimat sont tamponnés, trois facteurs sont modérément limitants : la température l'hiver, l'eau l'été, la lumière toute l'année. Dans la chênaie sessile, deux facteurs sont fortement limitants : la température l'hiver, la lumière l'été.

433233. Combinaison des facteurs limitants

Découverte par LIEBIG dès le 19ème siècle, la notion de facteur limitant implique celle d'exclusivité. Quel que soit le nombre de facteurs limitants potentiels, un seul à la fois opère en un lieu et à un instant ponctuels. Cette unicité est à la fois maximum et minimum car il n'arrive jamais qu'un phénomène biologique échappe au freinage d'un facteur limitant. Ceci étant admis, il est cependant commode, pour un groupement végétal à une saison donnée, de ne pas évoquer de facteur limitant ou au contraire d'en citer deux. Si l'on n'en mentionne aucun, c'est que l'effet de limitation reste faible. Si l'on en désigne deux, c'est qu'ils interviennent à tour de rôle selon l'heure ou la situation météorologique du moment.

La responsabilité des facteurs limitants sur les aspects objectifs des cycles de floraison et sur leur expression graphique peut être schématisée comme ceci :

Facteur limitant	Température	Eau	Lumière
Floraison	Très grands écarts saisonniers	Record maximal précoce	Durée moyenne faible
Graphiques polaires	Excentricité forte	Torsion dans le sens direct	Surface enveloppée réduite

Les courbes monoelliptiques à forte adéquation traduisent des biorythmes entraînés par un seul facteur limitant puissant (pelouses alpines). Les courbes monoelliptiques dont l'adéquation est moindre peuvent représenter des biorythmes commandés par deux ou trois facteurs limitants qui interviennent plus confusément, par exemple en se chevauchant sur une longue période. Les courbes dielliptiques marquent un phénomène de relais bref entre deux facteurs fortement limitants dont chacun règne sans partage pendant des mois (groupements méditerranéens typiques, notamment formations préforestières sclérophylles les plus thermophiles).

43324. Déterminisme des cycles de la faune d'invertébrés de la sansouire

Non sans rappeler les réserves déjà émises, on peut chercher à titre d'hypothèse prudente quels sont les facteurs limitants du nombre d'espèces et du nombre d'individus observés. Ces effectifs correspondent peut-être aux animaux qui occupent, non pas la "scène", mais le "devant de la scène". Dans tous les groupements de sansouire, le nombre d'espèces d'invertébrés est maximal l'hiver et minimal l'été, c'est-à-dire au moment le plus chaud, le plus ensoleillé et le plus sec. Ne s'agit-il pas plus d'un problème d'éthologie que d'écologie ? Selon une formulation à l'emporte-pièce devenue proverbiale, un biotope choisit son végétal, un animal choisit son biotope.

Des taxis, déplacements orientés par mécanisme réflexe, guident la petite faune vers des abris éventuellement hors de portée de notre regard lorsque les conditions ambiantes ne sont plus tolérées. S'il en est bien ainsi, et comme pour certains aspects de la biologie végétale (longévité des herbacées), la sécheresse s'avère plus éprouvante que le froid.

Quant au nombre d'individus, certainement moins probant que celui des espèces, nous nous bornerons à prendre acte de la dualité des courbes polaires, dielliptiques avec des points d'inflexion en janvier et juin qui semblent marquer le relais de deux facteurs ou groupes de facteurs fortement limitants. Après le mois d'août, le nombre d'individus tend à augmenter, l'automne faisant ainsi figure de saison de prospérité. Cette prolifération peut être due à des facteurs alimentaires, en particulier à la reconstitution des réserves végétales dans les fruits et les graines.

434. Conclusion

Le phénomène d'ellipsicité, avec ses cas particuliers de circularité excentrique ou non, semble caractériser tous les biorythmes annuels, indépendamment des conditions écologiques, mais en raison d'une organisation chronologique interne commune à toute biocénose. Par contre les variations de l'ellipse, relatives notamment à la surface enveloppée, à l'excentricité, à l'orientation et à la forme simple ou double, dépendent de facteurs écologiques limitants qui peuvent être physiques (température, lumière) ou chimiques (eau, ions minéraux, substances organiques alimentaires).

Si l'on veut, pour finir, prendre davantage de recul en oubliant l'énumération détaillée des causes et des effets, on doit reconnaître dans l'ellipsicité des biorythmes - annuels entre autres - la manifestation simultanée de trois propriétés partagées par les organismes vivants et qui se reflètent au niveau des biocénoses : l'adaptation, la régulation et l'équilibre. Ces propriétés se lisent dans la forme de l'ellipse, fermée, harmonieuse, mais non figure de révolution.

. Adaptation : le rayon-vecteur qui tourne en traçant de sa pointe la courbe polaire change constamment de longueur ; le milieu change, la biocénose aussi.

. Régulation : que le changement soit ou non de grande amplitude, il s'opère dans les limites d'une certaine fourchette et, surtout, la biocénose retourne à sa situation initiale (abstraction faite du très lent glissement dans le flux des séries dynamiques) ; elle ne connaît pas d'échappement d'orbite et, pour se diriger, dispose du pool d'information inscrite dans le patrimoine génétique des organismes qu'elle regroupe.

. Equilibre : les changements centrifuges et centripètes (par référence à l'état moyen de la biocénose) s'effectuent sans qu'il y ait jamais rupture brutale de tendance ; les inflexions sont souples ; cette continuité dans le changement ne peut résulter que de la sommation de multiples réponses spécifiques n'ayant pas les mêmes seuils critiques.

Globalement, la biocénose détient la faculté d'homéostasie.

5

**LES SERIES FONDAMENTALES
DE BIOCENOSES**

5. LES SERIES FONDAMENTALES DE BIOCENOSSES

51. L'ENJEU DU PROBLEME

Le monde est diversité. Jusqu'à quel point peut-on pousser une démarche simplificatrice pour en faciliter la lecture ? Une telle démarche est-elle artificiellement "pédagogique" ou bien repose-t-elle sur des lignes de force objectives qui lui confèrent une vocation de recherche pure ? L'affirmation en forme de pari contenue dans le titre du chapitre est-elle trop audacieuse par le parti pris de globaliser ou trop timorée par le pluriel des trois premiers termes ? C'est à ces différentes questions que je m'efforcerai de répondre.

Dans un ouvrage de vulgarisation (Roger MOLINIER et P.VIGNES 1971) et déjà avec un souci de synthèse, deux schémas de macrozonations étaient proposés : l'un de "zonation latitudinale" d'un pôle à l'équateur, l'autre de "zonation altitudinale *sensu lato*" depuis les névés jusqu'aux fosses océaniques. Ces deux schémas ambitieux, illustrés de symboles et légendés, affichaient des propriétés morphologiques étonnantes. Tous deux commençaient par sept zones identiques, avant de diverger totalement. En outre chacune des séquences particulières recelait d'une à trois sous-séquences symétriques (par exemple prairie - désert - prairie). En fait les deux schémas de macrozonations se sont avérés plus tard inadaptés. Nous avons confondu des séquences définies géographiquement avec des séquences définies écologiquement. Le gradient d'un facteur puissamment discriminant ne longe pas fatalement une direction géographique conventionnelle telle qu'un méridien ; d'autre part une telle direction, méridien entre autres, peut supporter les vecteurs colinéaires des gradients de facteurs discriminants distincts qui se relaient.

Dans un ouvrage ultérieur (P.VIGNES 1976, réédité modifié 1977), les zonations unifactorielles ont été dissociées. De plus le parallélisme avec les séquences dynamiques en a été mis en lumière, ainsi que l'existence de règles communes aux séries de peuplements terrestres et marins. Depuis lors je n'ai jamais été conduit à remettre en cause les idées essentielles de ce travail qui sera plusieurs fois cité ou demeurera sous-jacent dans la suite de l'exposé. Le renouvellement du contenu de ce dernier concernera surtout la démonstration concrète, en écartant de grands exemples étrangers au Sud-Est de la France (zonations détaillées de l'Asie et de l'Afrique), ainsi que des situations trop particulières ou trop sujettes à controverse entre phytosociologues.

52. METHODOLOGIE

Nous n'avons pas à envisager ici, ni des méthodes d'étude particulières sur le terrain, ni un traitement statistique, ni une modélisation algébrique. La banque de données existe *a priori* : c'est le pool d'informations rassemblé par la communauté mondiale des biologistes de terrain auxquels il convient d'associer les biogéographes. Quant à la modélisation, elle échappera au formalisme mathématique pour demeurer qualitative.

Le problème est de trouver le langage le plus adéquat, les définitions les mieux adaptées pour caractériser les séries spatiales et temporelles élémentaires, ainsi que les types biologiques des producteurs végétaux. En présence de séquences de biocénoses qui semblent de prime abord irréductibles à une même logique, on gagne à s'inspirer de l'exemple prestigieux de Champollion face à la pierre de Rosette et à ses textes jumelés : chercher un seul et même fil conducteur, postuler l'existence de clés simples, même si l'enquête s'annonce laborieuse.

521. Classement des séquences de biocénoses

5211. Facteurs discriminants

Les facteurs physiques et chimiques responsables des agencements étudiés sont dits **déterminants** parce qu'ils ont valeur de causes dans la relation déterministe, **discriminants** parce qu'ils créent la diversité de la biosphère d'un lieu à un autre au même moment, d'un moment à un autre au même lieu, et **limitants** - de manière relative ou absolue - parce que leur insuffisance ou leur excès freine ou bloque le développement, non seulement de telle ou telle espèce plus sensible que d'autres, mais encore celui de la communauté vivante toute entière (cf § 43321).

Les facteurs climatiques sont incontestablement les plus décisifs en milieu terrestre comme en milieu aquatique. Il s'agit de la **température**, de la **lumière** et de l'**énergie mécanique** pour les facteurs physiques, de l'**eau** et des chlorures pour les facteurs chimiques.

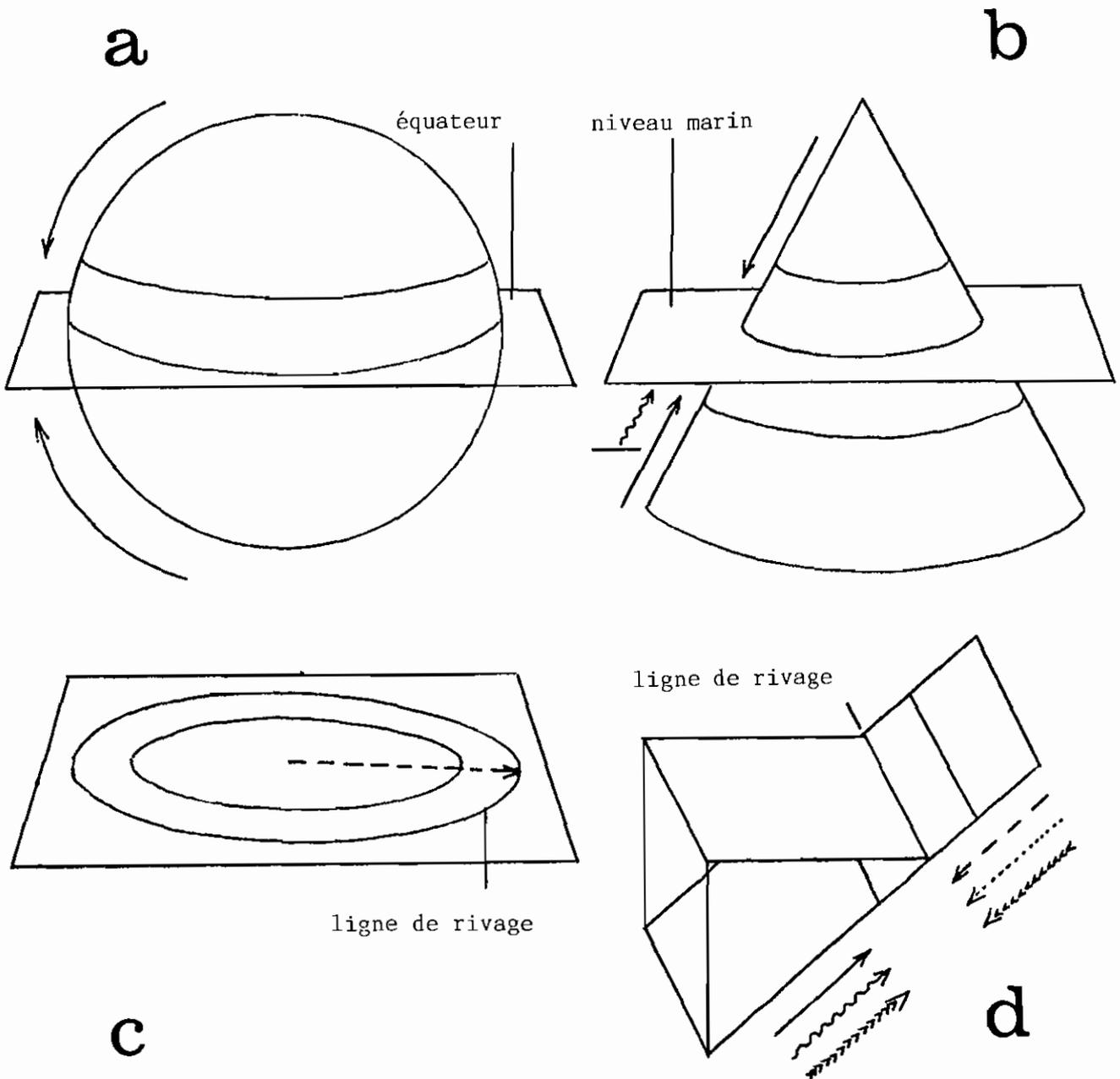
Les facteurs édaphiques, d'ordinaire parmi les plus discriminants (terrains silicatés ou carbonatés) n'interviennent pas dans la forme des séquences. D'autres propriétés de la roche-mère ou du sol (mobilité ou compacité, présence ou absence de complexe humique etc.) modifient l'impact de facteurs climatiques (énergie mécanique, eau ...).

5212. Zonations

52121. Zonations élémentaires majeures (planche 61)

Étymologiquement, une zone (du grec *zona* = ceinture) est une bande circulaire. L'image est valable tant que l'on assimile le globe à une sphère lisse, chaque continent à un bouclier plat, chaque montagne à un cône, la ligne littorale à un cercle autour d'un continent ou d'une mer intérieure. Bien entendu les choses ne sont pas aussi caricaturales. Indépendamment des interférences entre zonations et des grandes altérations qui les affectent, chacune a une réalité différente du schéma passe-partout qui en est donné. Pour premier exemple, une montagne n'est qu'exceptionnellement conique. Elle présente typiquement un sens d'allongement orienté comme le plissement qui l'a engendrée. Tectonique et érosion se combinent pour lui léguer des profils en lignes brisées. Enfin les ceintures sont doublement dissymétriques en passant des adrets aux ubacs, puisqu'elles n'y ont pas même cortège floristique et en outre basculent vers le bas. Pour deuxième exemple, une zone littorale, l'étage médiolittoral notamment, est une ceinture filiforme (des milliers de Km de long et quelques dm de large en Méditerranée), sinueuse et discontinue. Les représentations qui en sont données se limitent pour des raisons pratiques à de très courts segments.

Les facteurs discriminants des zonations ont été représentés dans le sens des gradients croissants (planche 61), mais l'un d'eux échappe à cette normalisation. C'est la lumière lorsqu'on n'en considère plus l'énergie totale mais le rythme (photopériodisme), principale différence écologique entre les zones froides polaires et alpines.



ZONATIONS MAJEURES ET FACTEURS ECOLOGIQUES DISCRIMINANTS

- a : zonation latitudinale (zones assimilables à des tranches de sphère)
 b : zonations altitudinale et bathymétrique (z. assim. à des troncs de cône)
 c : zonation centripète des continents (zones assimilables à des auréoles)
 d : zonation littorale (zones assimilables à des bandes circulaires étroites dont ne sont figurés que de courts segments)

- ▶ gradient thermique croissant
- ~~~~~▶ gradient photique croissant
- »»»»»▶ gradient mécanique croissant
- - - -▶ gradient hydrique croissant
-▶ gradient chlorique croissant

52122. Interférence des zonations majeures

521221. Combinaison des zonations latitudinale et altitudinale

Deux gradients du facteur thermique intervenant conjointement, il n'y a pas d'étalon universel pour déterminer la cote des différents étages biocénotiques au flanc des montagnes. La limite supérieure de la forêt s'élève peu à peu depuis la cote zéro dans les régions polaires (absence des arbres) jusqu'à la cote de 1800 à 2400 m en France et de 4000 m en Tanzanie. Lorsqu'on s'éloigne de l'équateur vers les pôles, la série d'étagement s'appauvrit à partir du bas comme une pile de livres retirés un à un par dessous.

521222. Combinaison des zonations latitudinale et centripète

Cette interférence est très nette en Eurasie, avec un gradient thermique croissant du Nord vers le Sud et un gradient hydrique croissant du centre vers la périphérie. Les mauvaises saisons froides sont celles où les moyennes thermiques mensuelles T tombent au-dessous de 0 degré Celsius. Les mauvaises saisons sèches sont celles où P/T est inférieur à 2 (P = précipitations en mm). Les régions climatiques correspondant aux forêts méditerranéenne et équatoriale subissent des rigueurs météorologiques courtes ou nulles, d'où ce symbole de réussite qu'est le feuillu sempervirent. Les déserts de la zone tempérée, froids en hiver et secs l'été, cumulent quant à eux toutes les misères du monde végétal ; ils ne s'ouvrent à une végétation médiocre et éphémère que pendant quelques journées de printemps et d'automne.

521223. Combinaison des zonations altitudinale et centripète

Les grands massifs montagneux sont presque tous en situation marginale sur les continents bousculés par les affrontements de plaques. Leur excentricité disloque l'ordonnance virtuellement régulière de la zonation centripète. Ainsi le massif himalayen exclut les vastes steppes subtropicales qui, en plaine, ne manqueraient pas de faire tampon entre les déserts tempérés du Sinkiang et de Mongolie, au Nord, et la forêt tropicale indo-pakistanaise, au Sud.

52123. Altération des zonations majeures

La prise en considération des quatre systèmes principaux de zonation, séparés puis combinés, ne suffit pas à reconstituer logiquement le puzzle des écosystèmes planétaires tel que nous le connaissons. Il faut en outre tenir compte de circonstances géographiques liées à la distribution des continents et des océans. On comprend alors le tracé aberrant de ceintures lacuneuses ou étirées dans une certaine direction, à l'image d'un bracelet élastique coupé ou tendu. D'un "O", la disposition cartographiée passe à un "C" ou au signe "=".

521231. Altération liée à la topographie des continents

. La plus grande partie des terres émergées occupe l'hémisphère Nord. De ce fait (Antarctique mis à part), les zones polaire, subpolaire et même tempérée, sont absentes ou discrètes dans l'hémisphère Sud.

. Les principales masses continentales sont des triangles limités par une base au Nord et un sommet au Sud (Eurasie, Afrique, Amérique du Nord, Amérique du Sud). Aussi la zonation latitudinale ne s'exprime-t-elle avec le maximum de clarté, c'est-à-dire sous la forme de bandes parallèles, que dans la moitié Nord la plus large. En outre la désertification sous l'influence d'un climat continental est peu marquée dans la pointe méridionale des continents ; nette en Afrique boréale, en Asie et en Australie, elle s'estompe en Afrique australe et dans les deux Amériques.

521232. Altération liée au sens des grands courants aériens

Les vents sont entraînés dans des mouvements tourbillonnaires complexes qui, dissociés en leurs composantes verticale et horizontale, se traduisent différemment sur un transect le long d'un méridien et sur une projection plane.

. Les mouvements tourbillonnaires verticaux, sensibles jusqu'à une altitude de 15 km, résultent de régimes de hautes et de basses pressions : hautes pressions permanentes et accompagnées de sécheresse dans les zones subtropicale et polaire ; basses pressions accompagnées de précipitations, permanentes dans la zone équatoriale, oscillant du Nord au Sud selon la saison dans les zones subpolaire et tempérée. Si une sécheresse relative, permanente ou temporaire, a généralement peu d'effet dans les régions froides ou tempérées, par contre le régime des pluies modifie radicalement les conditions de vie dans les pays chauds où l'évaporation est aggravée. En bref, une large bande de la zone subtropicale tend à se "continentaliser" jusqu'aux côtes, notamment en Afrique boréale que le désert saharien coupe de part en part ; à l'inverse, la zone équatoriale tend à se "maritimer" complètement. Cette énorme aberration substitue aux auréoles concentriques de la zonation centripète idéale des bandes parallèles. Elle introduit une profonde discontinuité dans le domaine de la forêt chaude de feuillus sempervirents dont l'avant-garde (yeuseraie et suveraie) est fort éloigné du gros de la troupe (forêt ombrophile équatoriale). De la région méditerranéenne à l'équateur, tout l'espace s'inscrit pourtant dans la zone thermique propice aux feuillus à feuilles persistantes.

La zonation eury-latitudinale de l'Ancien Monde juxtapose une zonation eu-latitudinale liée au gradient thermique et une zonation pseudo-latitudinale liée au gradient hydrique, en un seul spectre assez régulier. Il faut savoir y dissocier les effets de deux éléments de causalité bien distincts.

. Les mouvements tourbillonnaires horizontaux connaissent de nombreuses variantes régionales et saisonnières. Si l'on s'en tient aux tendances générales sur les grands bassins océaniques, les vents dominant d'Ouest dans les zones froides et tempérées, d'Est dans les zones chaudes (avec une importante exception sur l'Océan indien où les moussons viennent alternativement du Nord en hiver et du Sud en été). Pour des raisons déjà indiquées (évaporation fonction de la température, basses pressions subtropicales), c'est entre le vingtième et le trentième parallèles Nord ou Sud que le sens des vents marins est le plus déterminant sur la physionomie des biomes terrestres : la façade orientale des continents est beaucoup plus arrosée que leur façade occidentale. Cette tendance est nette en Eurasie, Australie, Amérique du Nord et Afrique australe.

5213. Séquences dynamiques

Le concept de série ou séquence dynamique, déjà ancien, souffre encore de nos jours de normes de jugement inadaptées et probablement antiscientifiques.

En milieu terrestre, les stades initiaux cryptogamiques sont le plus souvent escamotés. Bien sûr ils n'ont qu'assez peu l'occasion de se manifester, mais ils sont de règle en tant que pionniers stricts, non seulement sur substrat rocheux compact avant formation d'une ébauche de sol, mais encore sur substrat meuble à horizon humifère absent ou détruit. Ainsi M. BOURNERIAS 1968 fait débiter la série de la chênaie sessiliflore par la "dune blanche" (désertique), la "dune grise" à lichens (diverses espèces du genre *Cladonia*) et la "dune noire" à mousses acrocarpes, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*.

En milieu terrestre toujours, la signification des stades à résineux est souvent controversée (proclimax, paraclimax, simple faciès sur lande ou matorral). Ils ne bénéficient pas, dans la dynamique, de la même consécration à part entière que les étages à résineux dans la zonation altitudinale.

En milieu marin, les écologistes terrestres tendent à ne voir que des "peuplements permanents", bloqués par des conditions d'exception. S'il est vrai que les séries marines ne vont jamais au-delà de groupements herbacés - les espèces ligneuses faisant défaut dans toute ambiance exclusivement aquatique - elles n'en existent pas moins avec des stades successifs bien caractérisés. Si l'on se refuse à voir dans l'herbier de posidonie un climax méditerranéen, c'est que l'on n'imagine pas la notion de climat régional ailleurs que dans l'atmosphère, sur les continents.

Nous focaliserons par la suite notre attention sur les séquences à la fois spontanées et progressives, sans oublier le poids de l'intervention humaine - presque omniprésente et presque permanente - dans la dynamique comme dans les zonations. Les séries régressives sont le plus souvent imputables à des actions humaines (incendie, coupe, surpâturage, surchaulutage, pollutions), mais elles sont parfois spontanées : par acidification excessive du sol, la forêt atlantique vieillissante tend à disparaître d'elle-même au profit de landes maigres.

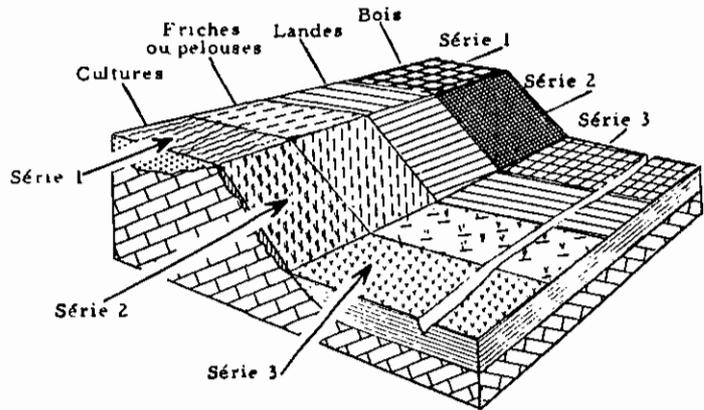
La régression peut être brutale, "par la hache ou par le feu". L'histoire du peuplement ne redémarre pas pour autant à zéro. Souvent le sol demeure plus ou moins préservé, de même que des racines et des souches d'arbres et d'arbrisseaux aptes à rejeter, des rhizomes, des bulbes, des tubercules, des graines, d'innombrables organismes de la microflore et de la microfaune endogées. Contrairement à la lente colonisation des surfaces vierges par des peuplements pionniers, la reconquête peut s'opérer rapidement avec "l'économie de quelques révolutions", ainsi que je l'ai démontré à partir d'un maquis à bruyère arborescente et d'une garrigue à bruyère multiflore (P. VIGNES 1985). Mais si des nuisances identiques se répètent à des dates trop rapprochées, le sol mal protégé est entraîné par un ravinement inexorable et la reprise de la végétation s'avère chaque fois plus lente et plus laborieuse. Le milieu tend alors à la désertification. Les rebonds de plus en plus mous du peuplement (qui finit par s'immobiliser au niveau le plus bas) rappellent la course d'une balle de ping-pong lâchée au-dessus d'un plancher.

A ce sujet, il semble que la notion de série régressive n'ait pas le même contenu pour tout le monde. Certains auteurs, dans le cas d'un film d'événements fertiles en rebondissements, l'attribuent à la tendance discontinue à une dégradation qui empire, traduite par la ligne imaginaire descendante qui relie les sommets des phases de reprise successives. Or on ne devrait pas confondre la notion dynamique de régression et la notion instantanée de dégradation. Un maquis, par exemple, porte témoignage de la dégradation d'une chênaie méditerranéenne préexistante, tout en représentant un stade avancé d'une série dynamique progressive.

Que la dégradation soit continue ou saltatoire, une série régressive n'est pas la réciproque de la série progressive potentielle locale, de même qu'une zonation spontanée n'est pas le symétrique d'une zonation anthropique.

5214. Interférence des zonations et des séquences dynamiques

P.REY 1960 (in P.OZENDA 1964) propose le bloc-diagramme ci-contre, destiné à montrer le principe des séries dynamiques de végétation. Celles-ci y sont orientées dans le sens des flèches. Perpendiculairement à cette direction, nous voyons des séries très particulières de zonation, anthropiques et plus précisément sous dépendance de pratiques agricoles diversifiées (la zonation artificielle n'est pas autre chose, dans ce cas de figure, qu'un "zonage"). Transposé en plan, le bloc-diagramme montrerait un damier dont seuls la légende détaillée et le commentaire permettraient de comprendre qu'il n'est pas repéré par rapport à deux dimensions spatiales, mais par rapport à une dimension spatiale et au temps. C'est le révélateur d'une intuition heureuse d'un biologiste qui pressent - comme d'autres sans doute - une certaine forme d'équivalence de l'espace et du temps.



La même figure dévoile l'une des raisons de complexité de tout paysage, produit de causes naturelles et artificielles dans un contexte particulier, historique et géographique. Si l'on corrige les macrozonations et la macrodynamique de toutes les microzonations (affectant les accidents topographiques les plus divers tels que tertre, fossé, chemin, mur, mare, radeau etc.) et de tous les phénomènes microdynamiques (régressions ou progressions sur de petites parcelles), on saisit à quel point la lecture écologique et biocénétique de notre environnement tient du décryptage.

522. Types biologiques des producteurs végétaux

5221. Types biologiques de RAUNKIAER

Le Danois RAUNKIAER 1905 propose un classement végétal d'une conception nouvelle fondé, non sur le "cousinage" comme la taxinomie botanique ou sur le "voisinage" comme la taxinomie phytosociologique, mais sur les analogies de comportement pendant la mauvaise saison. RAUNKIAER ne prend en compte que les Trachéophytes (Spermaphytes + Ptéridophytes) ; d'autres auteurs rajoutent par la suite les Bryophytes et les Lichénophytes en leur affectant des types biologiques spéciaux. De même RAUNKIAER, du fait de sa situation géographique, n'envisage pas d'autre mauvaise saison que l'hiver, avec la température pour facteur limitant ; l'adaptation à une saison sèche est prise en compte ultérieurement. Enfin RAUNKIAER, botaniste des peuplements terrestres, regroupe les végétaux aquatiques dans une catégorie fourre-tout, en fait très hétérogène, qui signe un aveu d'ignorance - commune à l'époque - de l'extrême diversité de la vie végétale dans les eaux douces et marines.

Certains types biologiques (hydrophytes, hélrophytes, épiphytes rajoutés plus tard) reposent sur une indication de situation qui nuit à l'unité de l'ensemble. En fait les critères à retenir sont :

- . la longévité de la plante toute entière (éphémère, annuelle, bisannuelle ou pérennante), mais aussi celle des tiges dressées, liée à l'histologie de ces dernières (absentes, herbacées, sous-ligneuses, ligneuses) et celle des feuilles (absentes, caduques, marcescentes, persistantes) ;
- . les dimensions (surtout par référence à un manteau nival mince ou épais) ;
- . le rang taxinomique sommaire (végétaux vasculaires ou non).

On aboutit au classement suivant qui optimise celui de RAUNKIAER :

- . Végétaux non vasculaires : lichénochaméphytes et bryochaméphytes
- . Végétaux vasculaires :
 - . éphémères : éphémérophytes (plusieurs générations possibles par année, nanisme et raccourcissement du cycle complet à une ou deux semaines)
 - . annuels : **thérophytes** (cycle complet pendant la belle saison, une génération par an ; seules les graines survivent durant la mauvaise saison)
 - . bisannuels et pérennants (chez les premiers, une seule floraison durant la vie de la plante, au cours de la seconde année ; il s'agit notamment de quelques hémicryptophytes tels que carotte et betterave) :
 - . hémicryptophytes (persistent pendant la mauvaise saison par les organes souterrains, ainsi que par des organes aériens au ras du sol, que même une mince couche de neige suffit à protéger) :
 - . hémicryptophytes à rosette foliaire basale (renoncule, pissenlit)
 - . hémicryptophytes à bourgeon affleurant, sans feuille (ortie)
 - . **cryptophytes** (aucun organe aérien ne persiste à la mauvaise saison) :
 - . géophytes à bulbe (ail), rhizome (iris), tubercule (orchidée)
 - . héliophytes cachés dans la vase en période sèche (roseau)
 - . **hydrophytes** entièrement immergés, sauf la hampe florale (nénuphar)
 - . chaméphytes (tiges feuillées persistantes, mais ne dépassant pas 25 ou 50 cm selon les auteurs) ; ce sont les sous-arbrisseaux (myrtille, thym, lavande), mais aussi des herbes sous-ligneuses (pervenche), et même des herbes bisannuelles (chou) pour certains botanistes
 - . phanérophytes (grands végétaux ligneux, arbres, arbrisseaux et lianes lignifiées) ; ils appartiennent aux Gymnospermes ou aux Angiospermes et sont caducifoliés, marcescents ou sempervirents.

P.OZENDA dit de la classification de RAUNKIAER qu'elle "n'a d'intérêt que dans la mesure où elle peut être mise en relation avec le climat". De fait les spectres biologiques, histogrammes donnant les proportions des divers types, sont étroitement corrélés avec des climats eux-mêmes typés. On observe les prédominances suivantes :

- . phanérophytes dans les régions chaudes et humides
- . chaméphytes, thérophytes et géophytes, dans les régions à saison sèche bien marquée
- . éphémérophytes dans les régions où la sécheresse est permanente
- . hémicryptophytes dans les régions à saison froide bien marquée.

Les spectres biologiques ne font pas l'objet d'un usage généralisé. Leur emploi se justifie particulièrement dans la région méditerranéenne, lieu de rencontre et parfois de télescopage des influences les plus diverses puisqu'on y trouve les "quatre flores de la France" (selon la formule prise pour titre par P.FOURNIER) : flore "générale", flore méditerranéenne, flore de montagne et flore littorale.

Divers auteurs ont pris leur distance avec la classification de RAUNKIAER en proposant des systèmes concurrents. Ainsi SCHMITHÜSEN 1961 imagine un classement des "types de croissance" dans lequel on retrouve des notions précédentes (chaméphytes, hémicryptophytes, géophytes, thérophytes), auxquelles s'en ajoutent bien d'autres puisqu'il y en a trente au total. Tout en saluant le mérite de cette tentative, P.OZENDA 1964 parle à son sujet de "juxtaposition plutôt que de synthèse véritable".

Il est permis de reprocher à la classification de RAUNKIAER : l'ignorance du milieu marin, l'amalgame abusif de tous les arbres et arbrisseaux, l'éclatement excessif de l'ensemble des herbes, l'inadaptation à la schématisation des zonations et des séries dynamiques. Ces divers griefs peuvent se résumer à travers une seule remarque : sur une carte, planisphère ou levé local, quelle expression des types biologiques dominants est concevable, biome par biome ou biocénose par biocénose ? On peut demeurer sceptique, sachant que la taïga et la forêt équatoriale seraient affectées du même symbole.

5222. Types biologiques de FELDMANN

J.FELDMANN 1937 propose une classification des types biologiques des algues, Phycophytes (Chlorophycées, Rhodophycées, Phéophycées) et Cyanoschizophytes (Cyanophycées). Inspirés de ceux de RAUNKIAER jusque dans les racines étymologiques de certains vocables, ces types se rapportent au devenir des thalles pendant la "mauvaise saison", d'ailleurs différente d'une espèce à l'autre en un même lieu. Du fait d'une certaine homogénéité botanique (végétaux non vasculaires), les critères de différenciation sont au nombre de deux : la longévité de la plante toute entière (éphémère, annuelle ou pérennante), mais aussi celle des frondes dressées (absentes, caduques en totalité ou en partie, persistantes) ; les dimensions. On peut classer les types ainsi :

- . éphémères : éphémérophycées (plusieurs générations possibles par an, cycle raccourci à quelques semaines ou quelques mois) ; exemples : *Enteromorpha*, *Ulva*, certains *Cladophora*
- . annuels :
 - . hypnophycées (macroscopiques une partie de l'année, microscopiques et au repos complet le reste du temps, sous forme de zygotes, de spores, de boutures ...) ; exemples : *Ulothrix* et la plupart des Floridées annuelles
 - . éclipsiophycées (génération macroscopique, puis prothalle ou génération alternante microscopique) ; espèces faisant passage aux suivantes car elles sont actives toute l'année
- . pérennants :
 - . chaméphytes (fronde entièrement rampante ou encroûtante) ; exemple : *Ralfsia verrucosa*
 - . hémicryptophycées (fronde dressée entièrement caduque, mais persistance de la base encroûtante ou de stolons) ; exemples *Rissoella*, *Udotea*, *Caulerpa*
 - . hémiphanérophycées (fronde dressée en partie caduque) ; exemples : *Cystoseira*, *Sphaerococcus*
 - . phanérophycées (fronde dressée entièrement persistante) ; exemples : *Gelidium*, *Codium fragile*

P.GAYRAL 1966 estime que le principal mérite des types biologiques de FELDMANN est de révéler au profane la diversité des types algaux, moins évidente que chez les végétaux supérieurs. C'est peu. On peut exprimer des réserves du même ordre que celles formulées sur le compte des types de RAUNKIAER : inadaptation de la classification à l'étude des zonations et des séquences dynamiques. Les phanérogames marines sont oubliées et, en conséquence, les places respectives occupées dans l'espace et le temps par les algues et les phanérogames ne sont pas envisagées. La classification des types biologiques algaux par FELDMANN correspond plus à des préoccupations de botanique que d'écologie, de phytosociologie ou de biogéographie.

D'ailleurs les analogies présumées entre chaméphytes et chaméphytes, phanérophycées et phanérophytes, ne sont pas les effets d'un parallélisme objectif, mais plutôt d'une répétition comme celle de notes de musique à une octave d'intervalle.

5223. Types biologiques standardisés

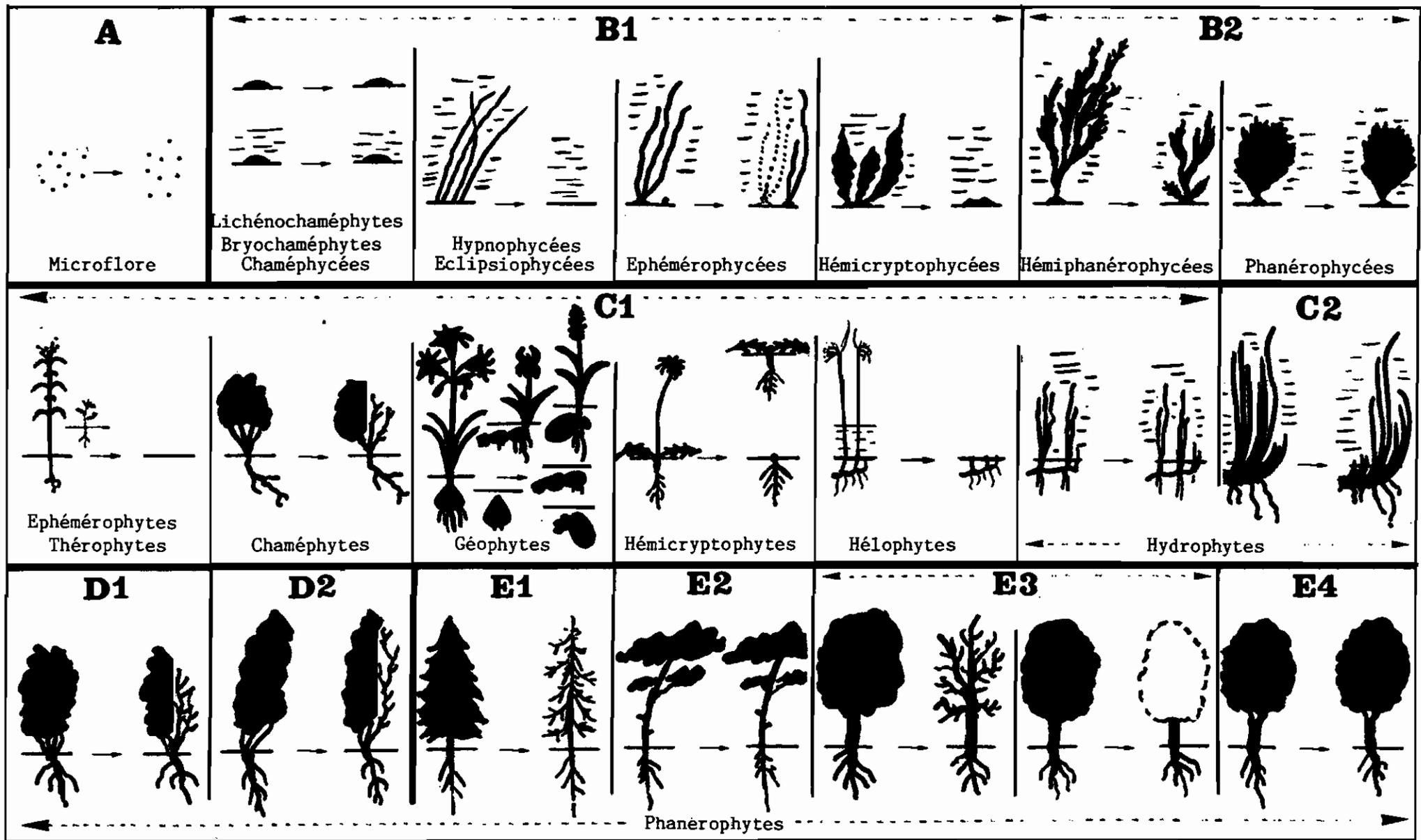
Une classification des types biologiques pour tous milieux, inspirée bien sûr des précédentes qui - intuitions géniales - ont ouvert la voie, a été élaborée (P.VIGNES 1966, 1967). Elle prépare l'étude comparative des diverses zonations et séquences dynamiques. Elle repose sur des critères de longévité de tout ou partie des individus, de **dimensions** et de rang **taxinomique** sommaire. Elle gagne à être illustrée par des croquis semi-figuratifs montrant en deux temps l'évolution de la silhouette, de la bonne à la mauvaise saison (planche 62). La symbolique au sens strict est réservée, non pas aux dessins, mais à la nomenclature. Cette dernière est alphanumérique, ce qui évite de plagier des termes dont je n'ai pas la paternité et d'en forger de nouveaux, au risque d'alourdir le vocabulaire déjà pléthorique de la biologie. Ces types biologiques concernent seulement les producteurs (ils excluent donc tous les Mycophytes et la plupart des Bactériophytes), les **dominantes** des peuplements (ils ignorent donc entre autres les lianes), et principalement le Sud-Est de la France (les palmiers ne sont donc pas représentés). Voici cette classification :

- . Type A : cryptogames non vasculaires et microscopiques (Chlorobactériales, Cyanophycées, Diatomées ...)
- . Type B : cryptogames non vasculaires et macroscopiques (algues diverses, lichens, hépatiques et mousses)
 - . B1 : espèces qui ne sont pas en permanence de grande taille (= bryochaméphytes, lichénochaméphytes, chaméphytes, éphémérophytes, hypnophycées, éclipsiophycées, hémicryptophycées)
 - . B2 : espèces qui sont en permanence de grande taille (= hémiphanérophycées et phanérophycées)
- . Type C : plantes vasculaires de la forme herbe ou sous-arbrisseau (= éphémérophytes, thérophytes, hémicryptophytes, chaméphytes, géophytes, héliophytes, hydrophytes)
 - . C1 : espèces qui ne sont pas en permanence de grande taille (exemple pour le milieu marin : zostère naine)
 - . C2 : espèces qui sont en permanence de grande taille (exemple pour le milieu marin : posidonie)
- . Type D : plantes vasculaires de la forme arbrisseau (caducifolié ou sempervirent, résineux ou feuillu)
 - . D1 : petits arbrisseaux (exemple pour le maquis : cistes)
 - . D2 : grands arbrisseaux (exemple pour le maquis : bruyère arborescente)
- . Type E : plantes vasculaires de la forme arbre
 - . E1 : non-dicotylédones et caducifoliées (exemple : mélèze)
 - . E2 : non-dicotylédones et sempervirentes (exemples : pin, sapin)
 - . E3 : dicotylédones et caducifoliées (exemple : hêtre) ou marcescentes (exemple : chêne pubescent)
 - . E4 : dicotylédones et sempervirentes (exemple : chêne vert)

Ainsi la séquence complète des types biologiques des producteurs tient-elle en onze symboles :

A - B1 - B2 - C1 - C2 - D1 - D2 - E1 - E2 - E3 - E4

L'alphabet, puis la numérotation, situent instantanément un type par rapport à un autre, avec un apriorisme délibéré sur les aptitudes concurrentielles et le degré de réussite biologique. Bien entendu, comme tout système, celui-ci comporte des exceptions notables. Loin de chez nous *Sequoia sempervirens*, de la côte pacifique des Etats-Unis, avec 100 m ou plus de hauteur et une espérance de vie de deux millénaires, n'a pas actuellement de concurrent sérieux malgré son archaïsme. De même la Phéophycée *Macrocystis* des mers circumpolaires, capable d'atteindre 200 m de longueur, reste hors d'atteinte de la menace compétitive des phanérogames marines plus évoluées. Ce sont de ces exceptions qui confortent une règle.



TYPES BIOLOGIQUES VEGETAUX
 Equivalences entre les nomenclatures de RAUNKIAER 1905, FELDMANN 1937 et VIGNES 1976

53. ETUDE COMPARATIVE DE SERIES DE GROUPEMENTS

531. Séries marines

5311. Types biologiques des espèces citées

Les espèces ou groupes d'espèces cités dans les exemples suivants sont peu nombreux puisqu'il s'agit seulement des dominantes physionomiques. La liste ci-après est établie par ordre alphabétique.

- . *Bangia fuscopurpurea* (Rhodophycée) : hypnophycée B1
- . *Cladophora dalmatica* (Chlorophycée) : éphémérophyce B1
- . *Codium fragile* (Chlorophycée) : phanérophyce B2
- . Cyanophycées microscopiques A
- . *Cymodocea nodosa* (Monocotylédone) : hydrophyte C1
- . *Cystoseira crinita*, *C. limbrata*, *C. stricta* (Phéophycées) :
hémiphanérophyces B2
mais la forme médiolittorale courte de *C. limbrata* doit être classée B1
- . Diatomées A
- . *Dictyota dichotoma* (Phéophycée) : éphémérophyce ou hypnophycée ? B1
- . *Dilophus fasciola* (Phéophycée) : éphémérophyce ou hypnophycée ? B1
- . Ectocarpacées filamenteuses (Phéophycées) : éphémérophyces B1
- . *Enteromorpha compressa* (Chlorophycée) : éphémérophyce B1
- . *Halopteris scoparia* (Phéophycée) : phanérophyce B2
- . *Lithophyllum incrustans*, *L. tortuosum* (Rhodophycées) : chaméphyces B1
- . *Mesospora mediterranea* (Phéophycée) : chaméphyce B1
- . *Nemoderma tingitarum* (Phéophycée) : chaméphyce B1
- . *Padina pavonia* (Phéophycée) : même doute que pour *Dictyota* &
Dilophus. FELDMANN suppose l'existence de deux générations par an B1
- . *Petroglossum nicoeense* (Rhodophycée) : ? B1
- . *Plocamium vulgare* (Rhodophycée) : ? B1
Les deux dernières espèces sont étroitement associées. P.GAYRAL donne
Plocamium annuelle, mais J.FELDMANN signale qu'on l'observe toute
l'année, ce qui n'est pas incompatible
- . *Posidonia oceanica* (Monocotylédone) : hydrophyte C2
- . *Rissoella verruculosa* (Rhodophycée) : hémicryptophycée B1
- . *Scytosiphon lomentaria* (Phéophycée) : hypnophycée B1
- . *Ulva lactuca*, *U. rigida* (Chlorophycées) : éphémérophyces B1
- . Végétation terrestre (phanérogames et lichens) : divers B1-C1-D-E
- . *Verrucaria symbalana* (lichen) : lichénochaméphyte B1
- . *Zostera nana* (Monocotylédone) : hydrophyte C1

Globalement, le type B1 prédomine nettement.

5312. Zonations marines

Je me limiterai à des séries littorales superficielles de Provence, mais en précisant que toutes les autres séries superficielles du monde - à commencer par celles de nos côtes atlantiques - et les séries marines profondes, jusqu'à l'étage hadal inclus, contribueraient à la construction du même modèle unificateur.

53121. Milieux sous faible influence humaine

Deux exemples empruntés à C.F. BOUDOURESQUE 1971 (planche 63) se rapportent à des milieux peu pollués. L'observation est focalisée dans une bande étroite (moins de 3 mètres de dénivelé), ce qui exclut les peuplements terrestres et marins prenant la relève de part et d'autre. On juge ainsi des effets d'un gradient unique (sur le premier transect) ou principal (sur le second) qui est le gradient hydrique. De haut en bas se succèdent :

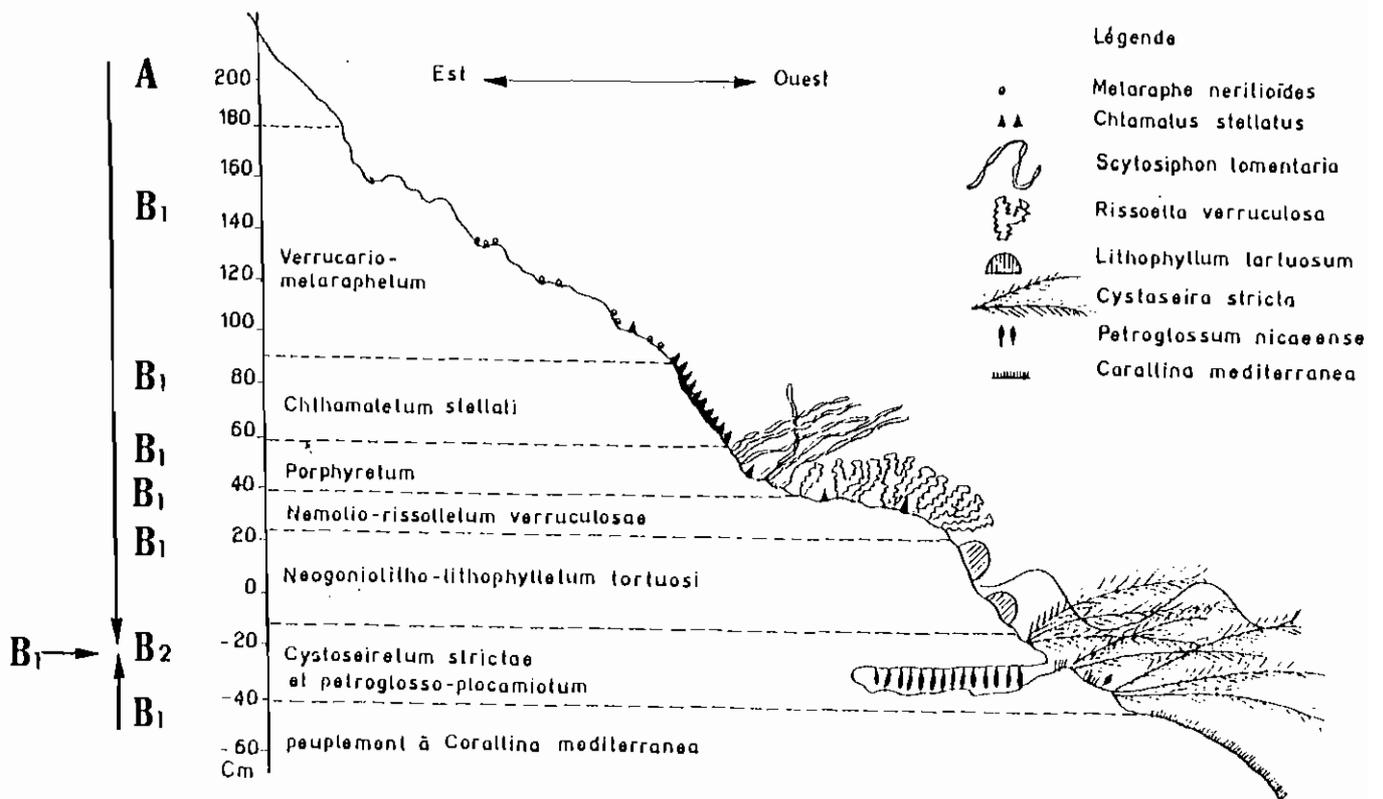
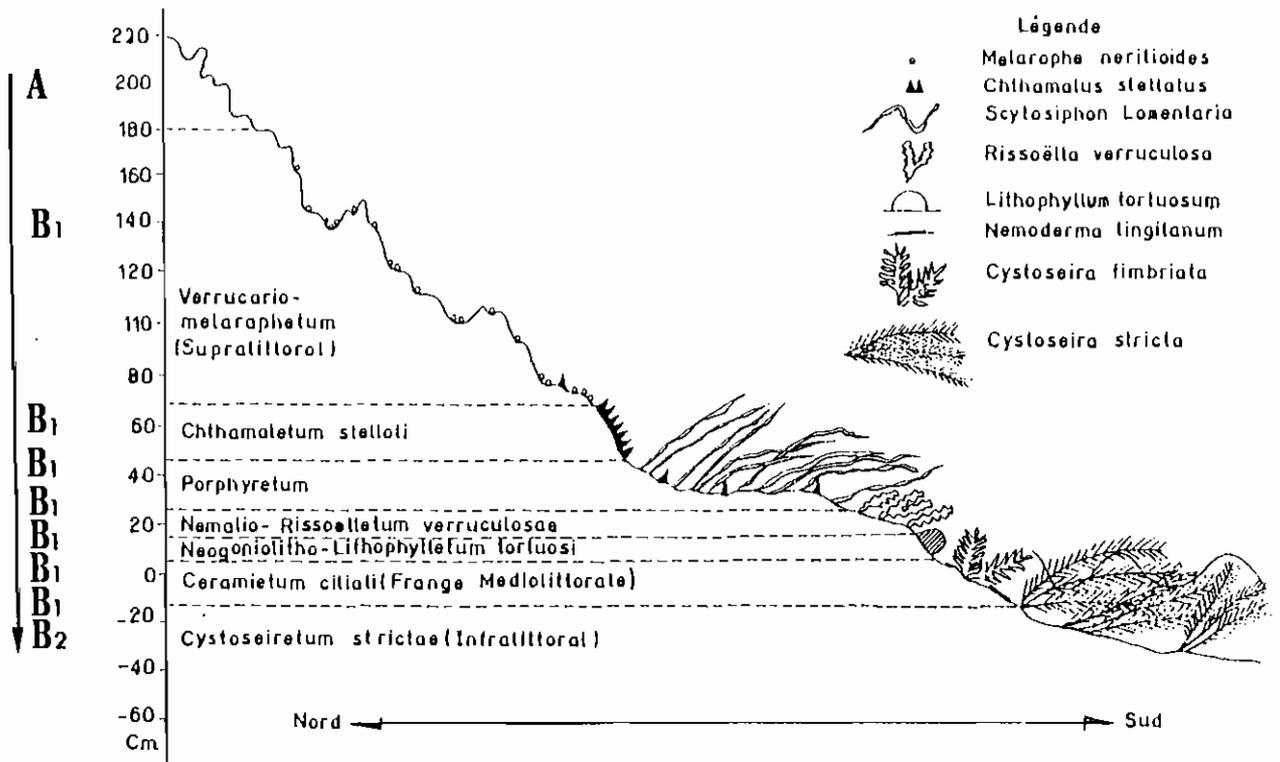
- . un désert où les organismes végétaux ne sont présents qu'à l'état de germes, spores notamment (A), incapables de se développer ;
- . des peuplements médiocres à espèces encroûtantes (le lichen *Verrucaria symbalana*, puis l'algue brune *Mesospora mediterranea*, compagne des chthamales) ou sujettes à disparition complète (*Scytosiphon*) (B1) ;
- . des peuplements de transition à espèces vivaces n'atteignant jamais de grandes dimensions (*Rissoella verruculosa*, *Lithophyllum tortuosum*) ; cette dernière, algue calcaire, construit des bourrelets et des trottoirs dans des secteurs très battus, mais la partie vivante de l'édifice n'est que superficielle, sur un socle fossilisé (B1) ;
- . un peuplement subclimacique avec une algue brune de grande taille, vivace et morphologiquement très différenciée puisqu'elle ressemble à une bruyère (*Cystoseira stricta*) (B2).

La séquence typique est donc : A - B1 (* n) - B2 .

Une première différence, la plus sensible, oppose les deux stations décrites. L'une est battue, l'autre très battue, ce qui détermine un étalement vertical plus ample du spectre de zonation et une participation plus massive des bourrelets d'algue calcaire.

Une seconde différence dépend davantage de la microtopographie. La seconde station abrite, dans des cavités ou sous des surplombs, les algues rouges sciaphiles *Petroglossum nicoense* et *Plocamium vulgare*, caractérisant la biocénose du *Petroglossum-Plocamietum* MOLINIER 1958. Malgré la beauté et la relative exubérance de ce peuplement qui tapisse les parois d'un revêtement épais, la biomasse moindre et la moindre longévité des individus marquent un recul par rapport au peuplement de *Cystoseira stricta*. La séquence partielle correspondant au gradient photique est : B1 - B2.

Une troisième différence n'est imputable qu'aux conventions variables de l'illustration puisqu'un seul des deux transects amorce la suite de la série vers le bas. Le peuplement à *Corallina mediterranea* pose problème aux écologistes et phytosociologues marins car, selon BOUDOURESQUE 1971, il peut se rattacher à trois ordres selon les cas : *Cystoseiretalia*, *Rhodymenietalia*, *Ulvetalia*. Nous avons vu que, dans les peuplements portuaires, la coralline est une caractéristique conditionnelle de l'*Ulvo-Corallinion* (cf § 121). Lorsque J. GASQUET 1968 a étudié les peuplements du port de Carqueiranne, les enrochements extérieurs de la jetée principale étaient recouverts par un peuplement dense de *Corallina mediterranea*, à la place des fourrés de *Cystoseira stricta* qui occupent habituellement semblables situations ; mais l'émissaire de la ville se déversait hors du port, non loin de la grande jetée.



Zonation littorale dans des milieux sous faible influence humaine
 Sortie du port du Niel à Giens (en haut) et Petit-Gaou du Brusuc (en bas)

Transects de C.F. BOUDOURESQUE 1971
 Types biologiques standardisés de P. VIGNES à gauche

Il ne fait aucun doute que *Corallina mediterranea*, espèce tolérante, se substitue souvent à de grandes algues brunes quand les conditions de milieu ne sont plus acceptées par ces dernières. Dans le cas du Petit-Gaou au Brusç, le caractère ras de la végétation, en dessous de *Cystoseira stricta*, peut être dû à une surconsommation des frondes d'algues dressées par l'oursin *Paracentrotus lividus*. La séquence correspondant au gradient décroissant de consommation est : B1 - B2 .

53122. Milieu sous forte influence humaine

A vrai dire, le port Saint-Louis de Toulon (planche 64), n'est pas particulièrement pollué, car il n'abrite que des bateaux de plaisance de bien modeste tonnage. La pollution relative s'y exprime par la présence de *Zostera nana* (dont Roger MOLINIER 1960 dit qu'elle paraît être l'espèce phanérogame "la mieux adaptée à tolérer à la fois une forte teneur du substrat en matières organiques et des variations sensibles de salinité") et celle de *Codium fragile* qui a entrepris la conquête d'un certain nombre de milieux portuaires autour de l'année 1964. Pour diverses raisons, les peuplements du port Saint-Louis changent, soit d'une manière à peu près cyclique, soit sans rythme apparent. J'ai pu y observer pendant plusieurs années consécutives (vers 1970) une très belle "prairie" de caulerpe, hémicryptophycée thermophile qui a disparu assez brusquement et sans retour.

Le plan incliné de la cale de halage est le siège d'un clapot presque permanent qui étale les ceintures médiolittorales ; malgré le mode calme, le spectre observé s'apparente à celui d'un mode semi-battu. Selon les saisons, mais surtout les années, *Enteromorpha compressa* dispute la place à *Cladophora dalmatica* et parvient à l'évincer. En hiver, au-dessus de cette bande verte, empiétant quelque peu sur la ceinture ocre de Cyanophycées, l'algue filamenteuse *Bangia fuscopurpurea* développe un beau liséré rouge sombre et c'est alors que l'éventail de zonation devient le plus spectaculaire.

Il est difficile d'invoquer dans ce cas un gradient factoriel unique (eau, agitation). La topographie est heurtée : profil en ligne brisée, fentes hébergeant un peuplement sciophile d'algues rouges filamenteuses temporaires, porteuses de Diatomées de toutes formes et pour la plupart épiphytes. En outre le substrat passe de la compacité à la mobilité par l'intermédiaire d'une zone de cailloux et de débris divers ; un sol meuble autorise l'implantation de phanérogames (comme d'ailleurs de caulerpes). Globalement cependant, malgré l'hétérogénéité du milieu, toutes les causes écologiques paraissent s'entendre pour favoriser la séquence progressive suivante : O - A - B1 (*4) - B2 (*2) - C1 .

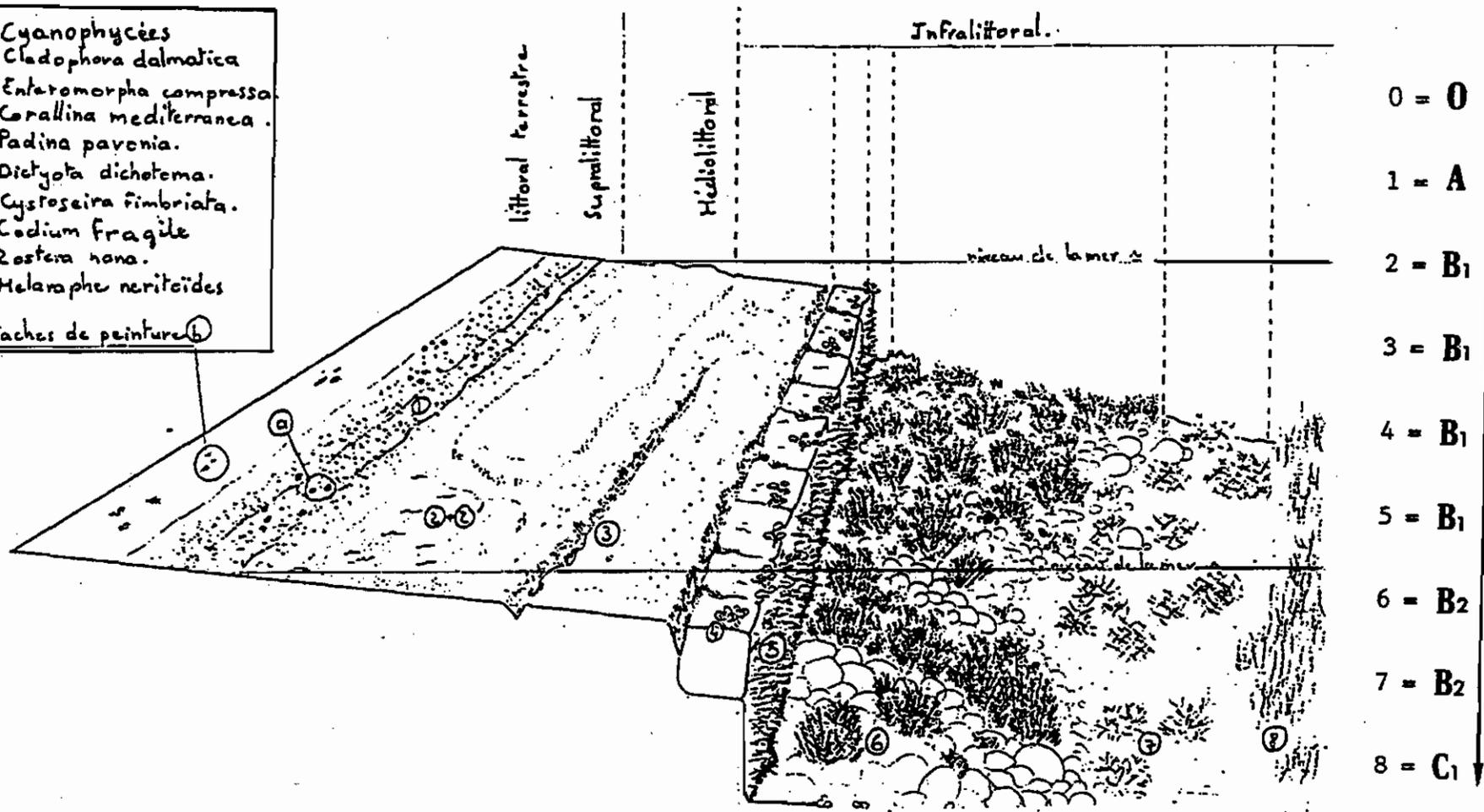
5313. Séquences dynamiques marines

Dans ce cas je me bornerai à l'évolution des seuls peuplements infralittoraux superficiels, plus spécialement en mode calme ou semi-battu.

53131. Stades pionniers

P.HUVE 1953 immerge des carreaux à quelques décimètres de profondeur. Son intention n'est pas exactement de suivre de bout en bout le devenir d'une série dynamique, mais de découvrir les modalités de colonisation d'une surface vierge par les espèces concurrentes. La compétition mécanique pour l'occupation de l'espace oppose surtout des algues encroûtantes et des colonies animales elles-mêmes encroûtantes ; elle connaît des rebondissements (planche 65).

- ① Cyanophycées
 - ② Cladophora dalmatica
 - ③ Enteromorpha compressa
 - ④ Corallina mediterranea
 - ⑤ Padina pavonia
 - ⑥ Dictyota dichotoma
 - ⑦ Cystoseira fimbriata
 - ⑧ Codium fragile
 - ⑨ Zostera nana
 - ⑩ Melanophthalma neritoides
- Taches de peinture (b)



Zonation littorale d'un milieu sous forte influence humaine
 Cale de halage du port Saint-Louis (Toulon)

Croquis de M.AIME
 Types biologiques standardisés de P.VIGNES à droite

En nous en tenant à la seule flore, l'enchaînement des entrées en scène s'avère riche d'enseignements. Les stades successifs sont :

- . stade du "voile bactérien", non représenté (type A)
- . stade des Diatomées (type A)
- . stade des petites Ectocarpacées : éphémérophytes (type B1)
- . stade des algues calcaires encroûtantes : chaméphytes (type B1)
- . stade des ulves, de plus grande taille : éphémérophytes (type B1)

Au bout de 6 ou 7 mois, le substrat est entièrement recouvert. La séquence partielle est : A (*2) - B1 (*3) .

Même en l'absence de pollution, le peuplement provisoire s'apparente aux *Ulvetalia*. Dans certains cas un stade progressif jeune peut simuler un stade régressif. Cette équivalence est probablement plus répandue en milieu marin qu'en milieu terrestre.

53132. Stades de maturation

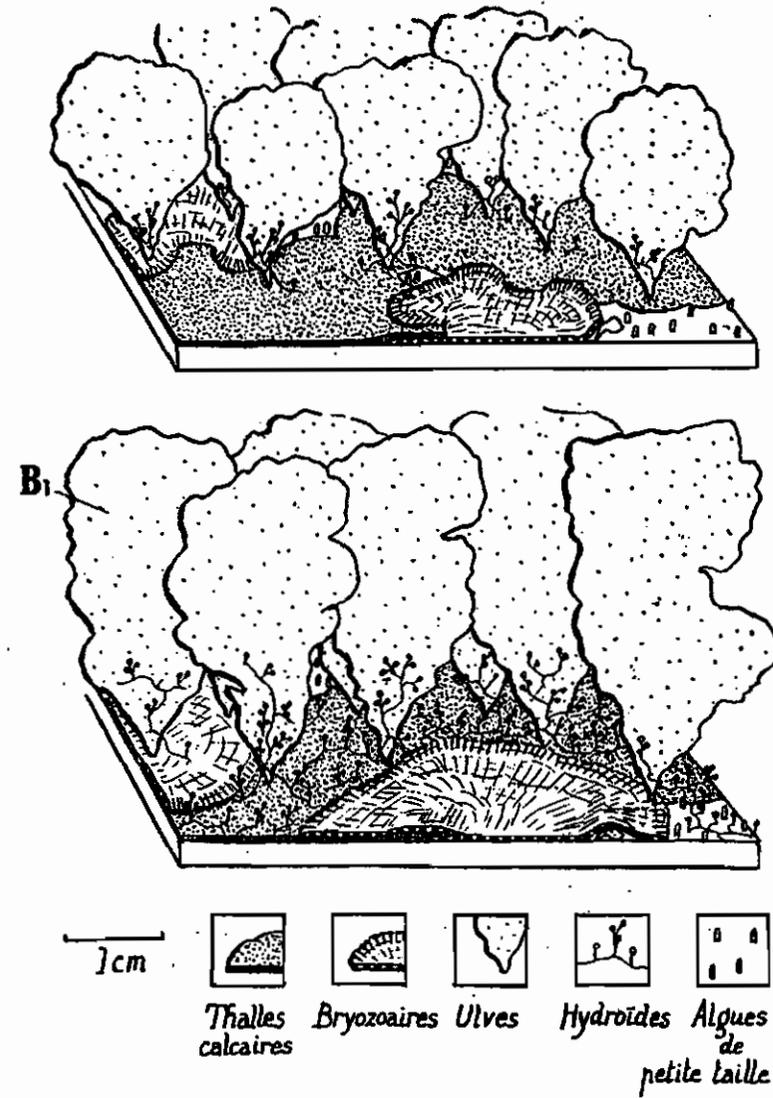
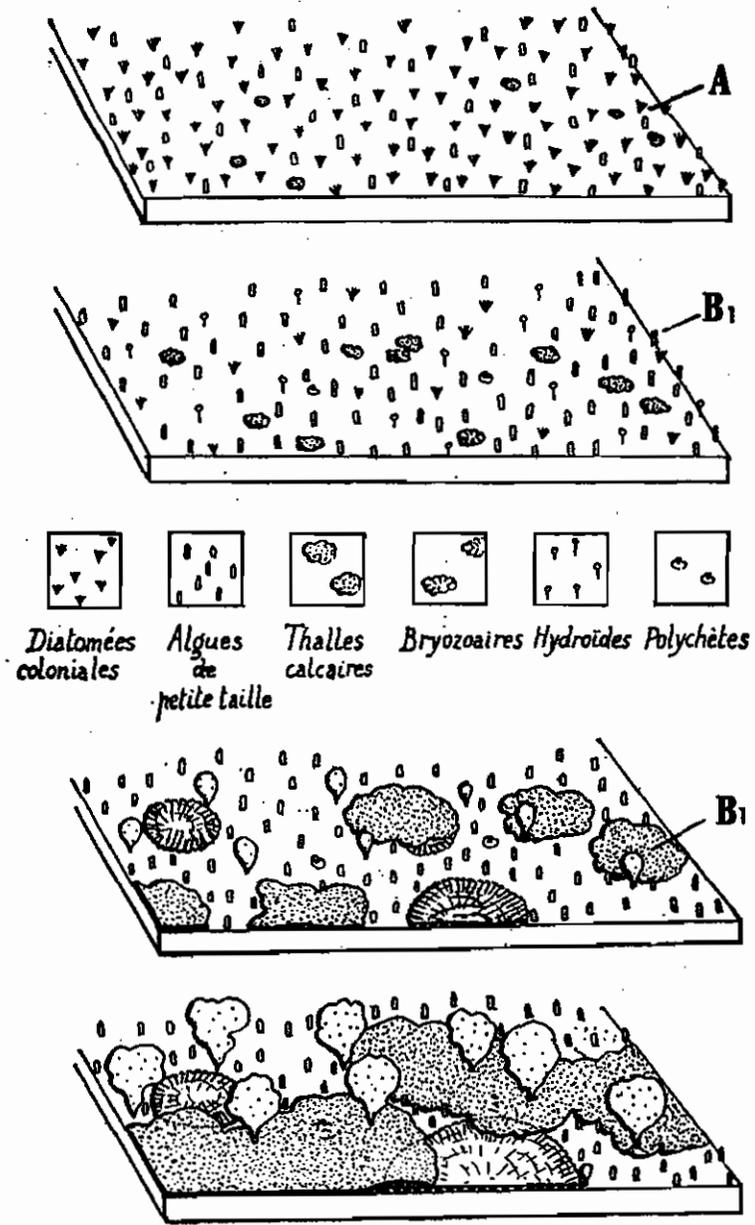
L'expérience de P.HUVE ne se prolonge pas jusqu'à l'entrée en compétition des grandes espèces vivaces avec les grandes annuelles et les petites vivaces. L'épisode suivant est connu par des méthodes indirectes : "dans le cas le plus général - dit P.OZENDA 1964 - c'est l'étude comparée de groupements vivant côte à côte qui permet de reconnaître le dynamisme. On peut en effet rechercher s'ils sont reliés entre eux par des états intermédiaires et, d'après l'examen du degré de développement ou de la vitalité de certaines espèces, on peut reconnaître si celles-ci représentent les restes d'un groupement précédent ou bien l'annonce de l'évolution vers le stade suivant". Le même auteur dit aussi que "l'étude de la zonation déterminée par les variations d'un facteur écologique permet souvent de tirer des conclusions d'ordre dynamique". Cette équivalence reconnue entre des séries spatiales et temporelles ne peut manquer de me combler.

Identifiés par l'un de ces procédés, les stades de maturation sont les sous-biocénoses du *Cystoseiretum crinitae* qui s'installent et préparent l'ultime révolution en accélérant la formation d'un sol. Roger MOLINIER 1960 estime que "les peuplements entrant dans la série évolutive progressive ou régressive de l'herbier de posidonie ... se rattachent à l'ordre des *Cystoseiretalia* et plus spécialement à la biocénose du *Cystoseiretum crinitae*". Dans cette biocénose, C.F. BOUDOURESQUE 1969 distingue plusieurs sous-biocénoses, notamment celles qui sont dominées par de grandes algues brunes vivaces, hémiphanérophycées ou phanérophycées (type B2) : *Cystoseira crinita*, *C. fimbriata*, *Halopteris scoparia*.

53133. Stades majeurs

. Le proclimax est l'herbier de *Cymodocea nodosa*, également stade régressif sur les mattes mortes de posidonie. Dans le sens progressif, les tiges de cymodocée, à la fois rhizomes (conservation) et stolons (propagation rapide), colonisent assez vite des fonds meubles quand le moment est aussi propice que le lieu mais, en raison de leur enracinement médiocre, les tempêtes les délogent et les font s'échouer. La cymodocée occupe ainsi des zones de combat au front mouvant. Roger MOLINIER 1960 indique que "les rhizomes subhorizontaux consolident la surface des plages de sable et préparent le sédiment ... à l'implantation de boutures de posidonie ...".

La cymodocée est une petite "hydrophyte" (type C1).



Stades pionniers d'une séquence dynamique marine

Expérimentation de P.HUVE 1953 (in J.M.PERES 1961)
Types biologiques standardisés de P.VIGNES

Nous trouvons une autre confirmation de la difficulté qu'il y a parfois à distinguer la notion de zonation de celle de dynamique, dans cette citation de Roger MOLINIER qui concerne, entre autres, l'herbier de cymodocée : "Un exemple typique de la répartition des phanérogames marines en fonction de la teneur en matières organiques du substrat, de la salinité et de l'intensité des facteurs hydrodynamiques locaux, peut être schématisé à l'embouchure du Fiume Santo ... On y voit les zostères naines occuper le fond envasé du petit estuaire tandis que les cymodocées colonisent le sable au-delà de la plage vers le large et que l'herbier de posidonies leur succède dès que l'agitation hydrodynamique n'est pas trop intense pour gêner leur installation".

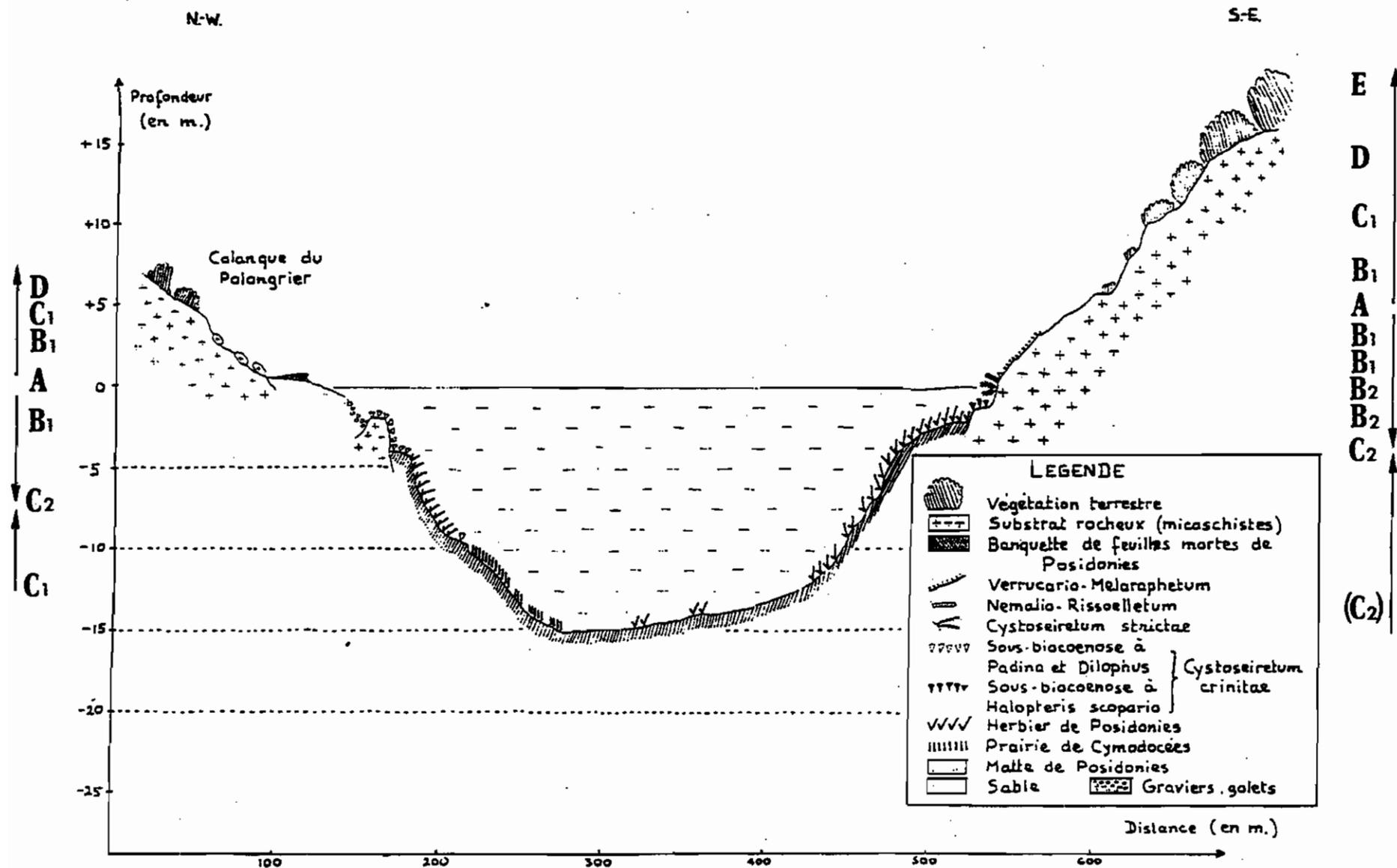
. Le climax est donc l'herbier de *Posidonia oceanica*, grande hydrophyte (type C2). Roger MOLINIER 1960 établit que la prairie de posidonie est "le peuplement terminal ou climax, témoignant de l'aboutissement d'une série évolutive à laquelle participent une grande partie des peuplements algaux de l'étage infralittoral. Ces divers peuplements d'algues, dont les espèces dominantes ... fixent, dans les frondaisons de leurs thalles, des quantités d'éléments sédimentaires transportés par la mer, préparent ainsi un véritable sol favorable à l'implantation des phanérogames marines ; celles-ci y trouvent à la fois un socle favorable à la fixation de leurs rhizomes et de leurs racines, et un substrat humifié par suite de la décomposition des thalles des algues étouffées par l'ensablement progressif. Ces peuplements algaux constituent ainsi de véritables stades pré-phanérogamiques...Ils leur succèdent également lorsque des facteurs perturbateurs externes ... viennent détruire les prairies ou les pelouses ainsi édifiées. On se trouve donc en présence, dans le domaine marin, d'une véritable série évolutive climacique avec des stades biocénotiques progressifs aboutissant à une biocénose terminale ou climax ... ou régressifs lorsqu'ils en dérivent par dégradation". Cette longue citation avait sa place ici, d'abord parce que - des années après la Thèse de Roger MOLINIER - des écologistes et des phytosociologues traitent encore les peuplements marins en "groupements édaphiques" ou "permanents", ensuite parce que la reconnaissance de la dynamique des biocénoses marines est l'un des piliers du modèle de séries que j'ai élaboré.

L'ensemble de la série progressive de la posidonie se résume par la formule :
A (*2) - B1 (*3) - B2 - C1 - C2

5314. Interférence des notions de zonation et de dynamique

Plusieurs fois envisagé, ce phénomène trouve une bonne illustration dans un exemple local (planche 66) qui combine deux spectres de zonation en vis-à-vis, l'un en mode calme (à gauche du transect), l'autre en mode battu (à droite), avec une dynamique régressive. Les zonations sont figurées jusqu'à la végétation terrestre, herbacée, arbustive et arborescente, ce qui montre deux gradients opposés de progrès, de part et d'autre du désert littoral, l'un dirigé vers le haut, l'autre dirigé vers le bas. La limite dessinée par la frange désertique constitue la véritable articulation entre le domaine terrestre et le domaine marin, articulation qu'il faut bien se garder d'imaginer au niveau moyen de la mer.

Dans le fond de la calanque, la prairie de posidonie avoue deux formes de dégradation : prairie de posidonie clairsemée, prairie de substitution à cymodocée. C'est en raison de l'ambivalence soulignée de la cymodocée que le phénomène de régression est exceptionnellement traité dans cet exposé.



Interférence d'une zonation littorale et d'un phénomène dynamique
Baie de Port-Man (Port-Cros) au niveau de la calanque du Palangrier

Transect de H.AUGIER et C.F.BOUDOURESQUE 1976 (d'après C.POIZAT)
Types biologiques standardisés de P.VIGNES à gauche et à droite

H.AUGIER et C.F. BOUDOURESQUE 1976 désignent plusieurs causes possibles, naturelles ou anthropiques, à la régression du peuplement climacique : destruction de l'humus par lessivage du substrat, autopollution, rôle mécanique des courants de décharge, inadaptation croissante de la posidonie au milieu méditerranéen ; pollution et arrachage imputables aux propriétaires des yachts ancrés dans la baie de Port-Man. Ces dernières causes sont vraisemblablement les plus immédiatement décisives. Les deux séries de zonation marine se résument par les formules : A - B1 - C2 et A - B1 (*2) - B2 (*2) - C2 .
La régression partielle se traduit quant à elle par C2 - C1 .

532. Séries terrestres

Plus familiers qu'en milieu marin, les types biologiques ne feront pas l'objet d'une présentation groupée et méthodique, mais seront simplement évoqués chemin faisant.

5321. Zonations terrestres

53211. Zonation latitudinale de l'Europe de la zone polaire jusqu'à la zone méditerranéenne

Les faits relatés ci-dessous sont classiques. Leur rappel est donc seulement destiné à l'introduction des types biologiques standardisés. Evitant toute interférence avec la zonation altitudinale, je suivrai un tracé oblique depuis le Nord de la Finlande jusqu'aux côtes varoises, tracé sinueux de manière à demeurer dans des régions de plaines ou de faibles reliefs.

La **zone polaire**, divisée en quatre sous-zones, comprend des déserts glacés permanents, puis différentes toundras où le déneigement est trop bref pour permettre le dégel du sol en profondeur.

Dans les déserts glacés, on ne rencontre que des animaux qui, directement ou non, tirent leur subsistance de la mer. Mais la végétation n'est pas complètement absente des couches superficielles de neige, les moins tassées, où se développent durant le jour polaire des algues microscopiques résistantes au froid : le cryoplancton (type A).

La toundra cryptogamique est parsemée de lichens et de mousses, avec entre autres le lichen-des-rennes, haut de quelques centimètres et vivace (type B1).

La toundra herbacée rassemble des Angiospermes parmi lesquelles dominent des Monocotylédones : Joncacées avec diverses espèces de joncs, Cypéracées avec les laïches et les linaigrettes, Graminées avec par exemple les canches. Ces herbes vivaces par leurs organes souterrains développent en été des rameaux feuillés et fleuris de l'ordre de 80 cm de hauteur (type C1).

La toundra sous-arbustive et arbustive est dominée par des Angiospermes plus évoluées (ou non régressées) de la classe des Dicotylédones. . Les unes appartiennent à la famille des Ericacées, répandue dans les fruticées landes atlantiques, landes de montagnes, matorrals méditerranéens. Dans le cas présent, il s'agit de l'azalée naine et des myrtilles.

. Les autres sont des espèces naines affiliées à des familles surtout connues par leurs arbres : Salicacées avec les saules nains.

La hauteur de la formation varie de quelques centimètres à deux mètres environ et l'une des espèces de myrtilles fournit une référence de longévité : 90 ans (type principal D1).

Plus au Sud, la zone **subpolaire** est le domaine de la taïga, forêt de résineux les uns caducifoliés, les autres non : mélèze, épicéa, sapin, pin (types E1 et E2). Sous ces arbres nettement dominants, avec des records de 60 m et de 600 ans, vivent en position de subordination des feuillus caducifoliés, tel le bouleau, qui annoncent discrètement la proche forêt tempérée. Le sous-bois inférieur, par contre, semble ramener aux toundras avec ses lichens, mousses et Ericacées.

La zone **tempérée**, où le climat plus doux permet la manifestation de quatre saisons au lieu d'une, deux ou trois, précédemment, est faite de deux sous-zones.

Dans la première, le **mischwald** (types E2 et E3) réunit les résineux à feuilles persistantes déjà présents dans la taïga et des feuillus à feuilles caduques qui descendront plus au Sud : hêtre et charme. Les records de hauteur et longévité restent détenus par des résineux.

Dans la seconde sous-zone, la forêt tempérée franche est peuplée surtout de hêtre, de chênes pédonculé et sessiliflore, ainsi que de châtaignier (type E3). Le chêne pédonculé atteint jusqu'à 50 m de hauteur et 2000 ans d'existence.

La zone **subméditerranéenne** est caractérisée par le chêne pubescent dont le feuillage marcescent semble accréditer la signification, souvent bien admise, d'espèce de transition écologique, géographique et biologique, entre les chênes tempérés et méditerranéens (type E3).

La zone **méditerranéenne** est vouée à la forêt de chêne vert ou de chêne-liège (type E4) quand les dégradations profondes lui sont épargnées.* Pour le chêne vert, les records sont de l'ordre de 15 m et 1500 ans. Les feuilles sont plus petites que celles des chênes tempérés mais persistantes, vertes et actives, durant l'hiver. Pour bien apprécier les tendances contradictoires de la végétation dans les dernières zones, il faut comprendre que - selon une direction Nord-Sud - un certain facteur climatique évolue dans un sens favorable et un autre dans un sens défavorable. S'il n'en était pas ainsi, c'est-à-dire si les plantes du Midi bénéficiaient de la chaleur sans pâtir de la sécheresse, la végétation serait de type laurifolié comme c'est le cas en Extrême-Orient à même latitude ; la tendance au progrès continu en glissant de la première à la dernière zones citées serait encore un peu plus flagrante. Quoi qu'il en soit, la séquence se résume par :

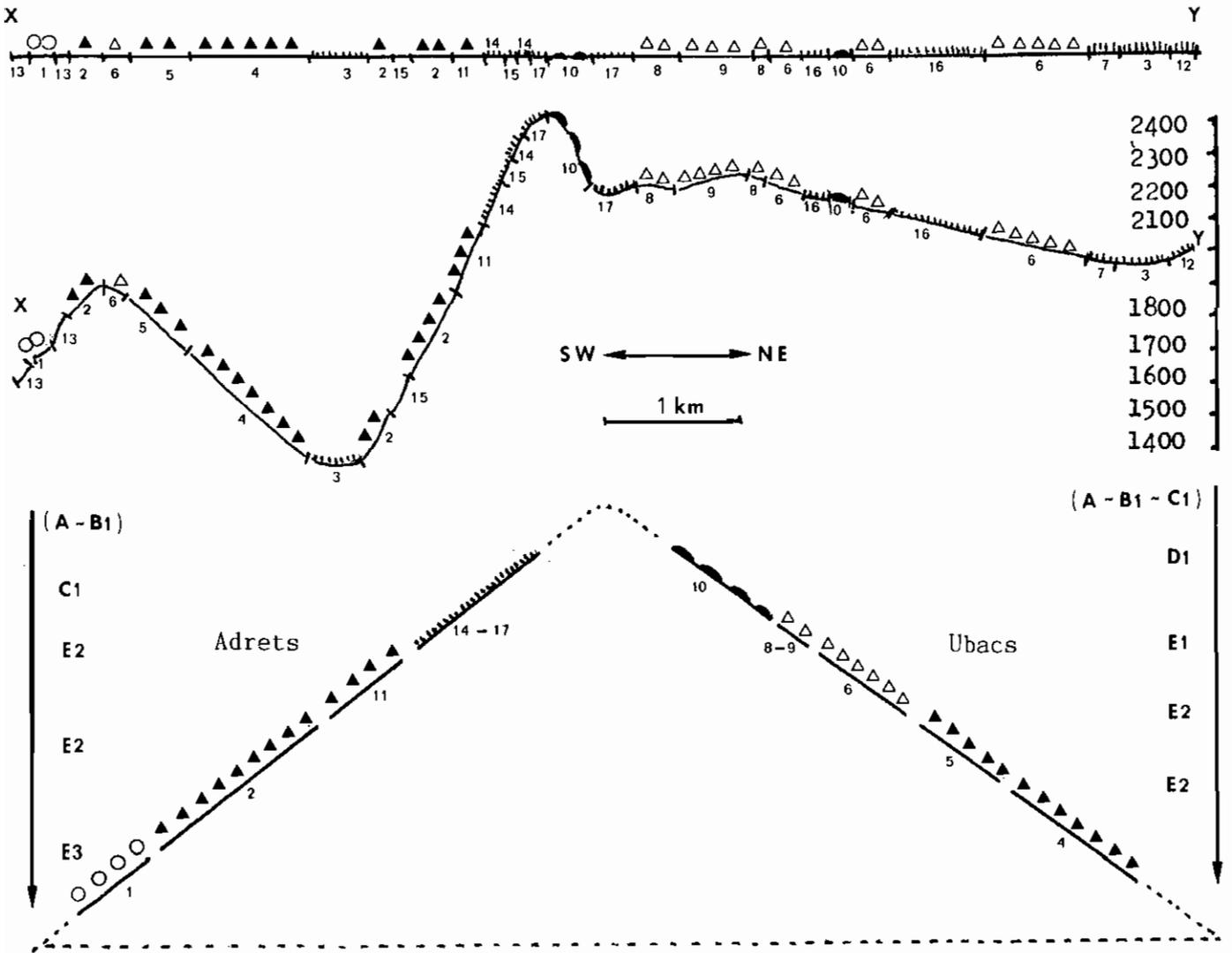
A - B1 - C1 - D1 - E1 - E2 - E2+E3 - E3 (*2) - E4

53212. Zonation altitudinale des Alpes de l'étage nival jusqu'aux étages méditerranéens

532121. Analyse d'un cas précis

Étudiée par AUBERT, BOREL, LAVAGNE et MOUTTE 1965, la région d'Embrun-Est s'avère riche et complexe, non seulement en raison de son relief extraordinairement accidenté, mais encore par suite de la rencontre d'espèces qui appartiennent aux domaines interne et externe des Alpes (mélèze et sapin). C'est l'occasion d'un exercice instructif de dépouillement et de recombinaison logique (planche 67). Si les étages méditerranéens sont complètement absents de la feuille d'Embrun-Est, par contre c'est fortuitement que la zone des pelouses alpines fait défaut en ubacs sur le transect choisi, et délibérément - de la part des auteurs - que les zones nivale (à cryoplancton) et cryptogamique sont omises.

* Les travaux de pédoanthracologie de M. THINON (1978) établissent que, sous climat actuel, la forêt provençale originelle n'est pas l'yeuserale mais la pubérale. Ils ne remettent pas en cause le principe du spectre général de zonation latitudinale, mais ils le restituent dans sa mouvance spatio-temporelle. Celui que nous connaissons résulte d'un glissement vers le nord, sous influence anthropique, du spectre initial sous influence climatique.



Etage collinéen

1. Forêt de chêne pubescent

Etage montagnard

2. Forêt héliophile de pin sylvestre

3. Pelouse à *Bromus erectus*

4. Forêt sciaphile de pin sylvestre

5. Forêt de sapin

Etage subalpin

6. Forêt inférieure de mélèze

7. Prairie de fauche à *Trisetum*

flavescens

8. Forêt sup. de mélèze et pin cembro

9. idem avec sous-bois à *Deschampsia*
flexuosa

Etage subalpin (suite)

10. Lande extrasilvatique

à rhododendron

11. Forêt de pin à crochets

12. Pelouse à *Astragalus aristatus*

13. Pelouse rupicole à *Potentilla*
caulescens

Etage alpin

14. Pelouse de pierrier alpin calcaire

15. Pelouse rupicole à *Primula*

marginata

16. Pelouse à *Festuca spodiacea*

17. Pelouse à *Festuca violacea*

E3
E2
E2
E2
E1
E1(+E2)
E1(+E2)

D1
E1
E2
E2
E1
E1
E1
E1
E1

EXEMPLE DE ZONATION ALTITUDINALE DANS LES ALPES DU SUD

Source : feuille d'Embrun-Est (AUBERT, BOREL, LAVAGNE, MOUTTE 1965)

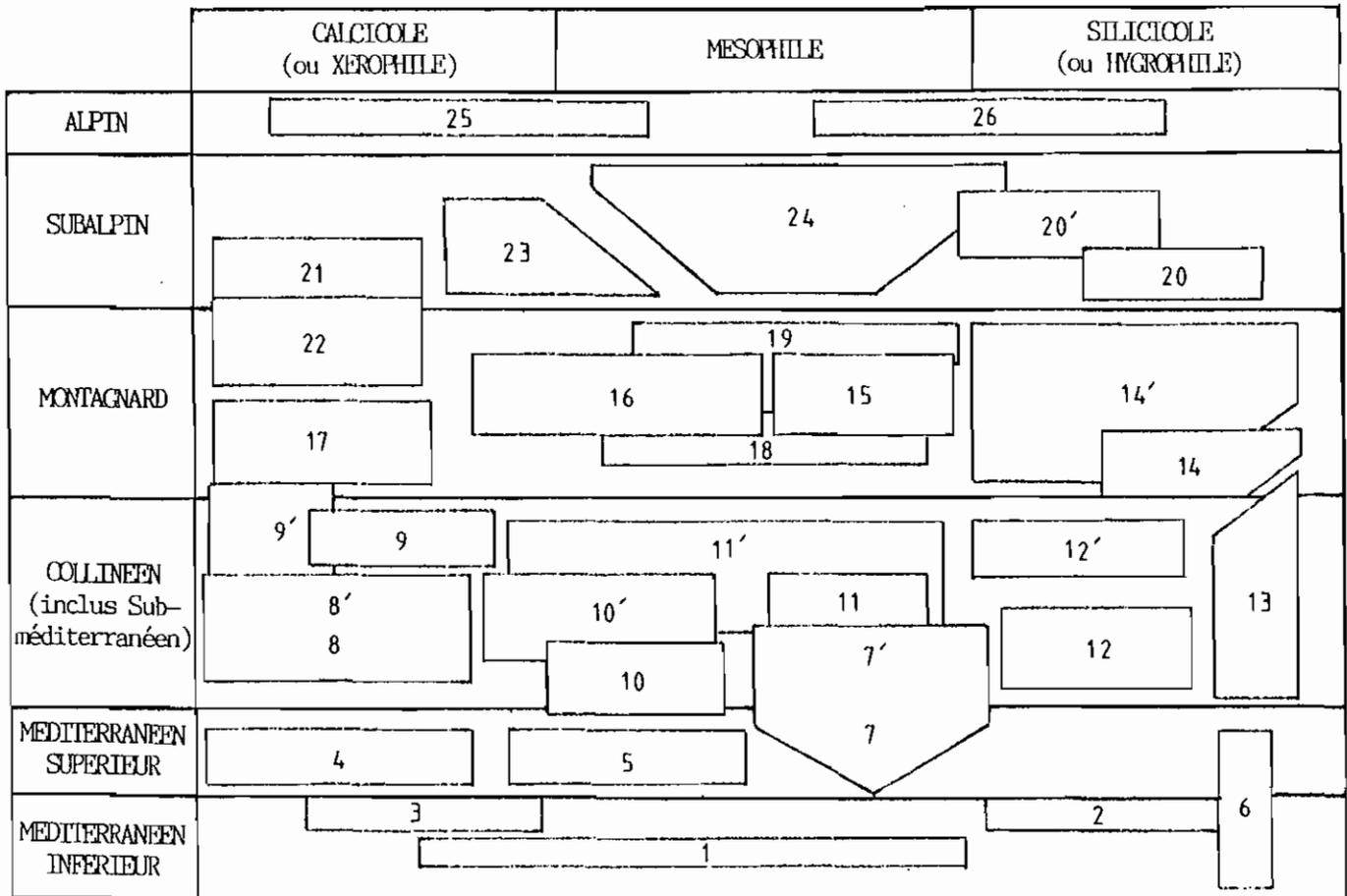
X à 1 km au N-W de Condamine-Chatelard ; Y à 0.5 km au N de Fouillouze

. en haut : séquence objective en plan

. au milieu : séquence objective en coupe

. en bas : dissociation et regroupement
des climax en adret et en ubac

Types biologiques standardisés de P.VIGNES
à gauche et à droite



- | | | | |
|---|---------|---------------------------------------|---------|
| 1. Série du caroubier | E4 | 12'. S.acidophile du chêne pédonculé | E3 |
| 2. Série du chêne-liège | E4 | 13. Série de l'aune blanc | E3 |
| 3. Série du pin d'Alep | E2 | 14. Série acidophile du hêtre | E3 |
| 4. S. du chêne vert & gen. de Phénicie | E4(+E2) | 14'. Série de la hêtraie-sapinière | E3+E2 |
| 5. Série méditerr. du chêne pubescent | E3 | 15. Série mésophile du hêtre | E3 |
| 6. Série du peuplier blanc | E3 | 16. Série mésophile du pin sylvestre | E2 |
| 7. Série de l'ostrya | E3 | 17. Série interne du pin sylvestre | E2 |
| 7'. Sous-série sup. à pin sylvestre | E3+E2 | 18. Série interne du sapin | E2 |
| 8. Sous-séries inf. de la série suiv. | E3 | 19. Série interne de l'épicéa | E2 |
| 8'. S. subméditerr. du chêne pubescent & Série subméditerr. orientale | E3 | 20. Série subalpine du sapin | E2 |
| 9. Série interne du chêne pubescent | E3 | 20'. Série subalpine de l'épicéa | E2 |
| 9'. Série du pin noir | E2 | 21. Série préalpine du pin à crochets | E2 |
| 10. Série du charme oriental | E3 | 22. Série supérieure du pin sylvestre | E2 |
| 10'. S. septentrion. du chêne pubescent | E3 | 23. Série du pin mug | E2 |
| 11. Série du chêne chevelu | E3 | 24. Série du mélèze et du pin cembro | E1(+E2) |
| 11'. Série du charme commun | E3 | 25. Série de l'alpin calcicole | C1 |
| 12. S. planitiaire du chêne pédonculé | E3 | 26. Série de l'alpin silicicole | C1 |

DISPOSITION SCHEMATIQUE DES SERIES DE VEGETATION DES ALPES
EN FONCTION DE LEUR ECOLOGIE

D'après P.OZIENDA 1972
Types biologiques standardisés de P.VIGNES

Les séquences de zonation complètes sont les suivantes :

en adrets A - B1 - C1 - E2 (*2) - E3 - E4
 en ubacs A - B1 - C1 - D1 - E2 (*2) - E3 - E4

532122. Organisation générale théorique

P.OZENDA 1972 propose un modèle synthétique des zonations des groupements végétaux des Alpes (rassemblés par séries dynamiques), en fonction de l'altitude d'une part, du gradient hydrique et de la nature chimique de la roche-mère d'autre part. Ce schéma est reproduit ici (planche 68) en respectant la numérotation de l'auteur, malgré quelques oublis qu'il a fallu combler. L'ordre numérique n'est pas exploitable autrement que pour l'identification des séries ; ni le dessin, ni la légende, ne font apparaître des tendances simples. Ce n'est pas la conséquence d'une mauvaise conception présumée du modèle, mais la traduction d'un état de fait objectivement compliqué. Nulle part la vaste chaîne alpine ne propose à l'observateur des séries de zonation à la fois continues et complètes. Si l'on considère deux massifs voisins, frères en première approximation, dont l'un présente une surélévation globale par rapport à l'autre, on ne peut pas affirmer que seule l'altitude les différencie, toutes conditions étant par ailleurs égales. Il y a toujours d'autres circonstances engendrant une dérive écologique. Le raccordement de séquences partielles, comme je l'ai pratiqué à partir d'un transect dans l'Embrunois, s'apparente souvent à une extrapolation hasardeuse. C'est pourquoi on ne peut guère se permettre, sur le modèle d'OZENDA, de tracer des traits verticaux recoupant chacun un certain nombre d'encadrés, en affirmant : "voici des séquences de zonations reconstituées !".

Cependant le schéma réunit en mosaïque des situations réelles desquelles se dégagent de puissantes orientations. Si l'on considère les quatre principaux empilements d' "étiquettes" du modèle, de gauche à droite (passant par les numéros 4, 5, 7 et 2), on obtient les séquences de types biologiques suivantes :

- . premier "empilement" : E2 - E4 - E3 - E2 (*3) - C1 ...
- . deuxième "empilement" : E4 - E3 (*3) - E2 (*2) - C1 ...
- . troisième "empilement" : E4 - E3 (*3) - E2 (*2) - E2+E1 - C1 ...
- . quatrième "empilement" : E4 - E3 (*2) - E3+E2 - E2 (*2) - C1 ...

Le schéma ne prend pas en compte les landes extrasilvatiques (type D1), les peuplements cryptogamiques (type B1) et le cryoplancton des névés (type A).

Une particularité est l'intrusion du pin d'Alep (type E2) au début ou presque au début d'une séquence à gauche du modèle, en dessous de l'étage du chêne vert (type E4). Or l'interférence des systèmes de zonation entre eux et avec des séries dynamiques (cf § 52122 et 5214) est suffisamment fréquente pour apparaître, dans le cas présent, comme une explication plausible. Pour R.MOLINIER 1971, "en région méditerranéenne et dans les limites du Sud-Est méditerranéen continental de la France, il n'y a pas de forêt climacique de résineux... il s'agit seulement de forêts de remplacement, généralement provisoires ... Sans doute le pin d'Alep s'est-il étendu depuis les forêts littorales à tout l'étage de la chênaie d'yeuse et tente-t-il de pénétrer dans celui de la chênaie pubescente à la faveur de l'assèchement progressif du climat ...". Ce glissement final de l'interprétation conduit à une autre hypothèse, zonale plus que dynamique.

On peut accorder en effet le label de climax au pin d'Alep, dans une aire bien plus restreinte que celle occupée de nos jours, aire marquée par des conditions de milieu moins favorables que celles exigées par les feuillus. Le pin d'Alep s'inscrirait dès lors à la place de second dans un système de zonation "horizontal" et court, déterminé par un facteur limitant autre que la température.

Compte tenu des remarques et réserves qui précèdent, les zonations altitudinales proprement dites, pour l'ensemble des Alpes, admettent la globalisation suivante :

A-B1-C1-D1-E1+E2(*0 ou 1)-E2(*2 ou 3)-E2+E3(*0 ou 1)-E3(*1 à 4)-E4

5322. Séries dynamiques

Exemple de la série progressive du chêne vert sur silice

J'ai représenté précédemment les séquences progressives partielles du chêne vert sur silice et du chêne-liège, obligatoirement silicicole, d'après les travaux de R.LOISEL (planches 54 et 55). Elles peuvent être traduites par :

C1 - D2+E2 - E4

Cependant, pour dérouler la longue aventure qui, partant de la roche nue, s'achève par l'yeuseraie ou la suveraie, je me référerai aux travaux de René MOLINIER, Roger MOLINIER et G.TALLON 1959, René et Roger MOLINIER 1971, sans ignorer que certaines de leurs conceptions ne font pas l'unanimité. Les points de désaccord portent sur la caractérisation phytosociologique des biocénoses dont la nomenclature appelle, bien sûr, de nécessaires remises à jour. Les peuplements décrits sont-ils, pour certains d'entre eux, des stades de passage entre associations franches, des agglomérats d'associations, des sous-associations ou encore de simples faciès ? Ce serait sans doute l'objet d'un autre débat et, à coup sûr, hors de mon champ de compétence. Pour l'instant, le problème est de caractériser par leurs types biologiques dominants des peuplements qui, même privés de la consécration d'un baptême officiel, et même s'ils ne s'inscrivent pas rigoureusement sur la même trajectoire dynamique, existent et nous sont familiers.

La série débute par un stade désertique ("type 0") là où le rocher affleure depuis peu, par exemple à la faveur de tranchées routières. Parfois des suintements y suscitent l'éclosion d'une microflore (type A), sous forme d'un enduit visqueux. La colonisation du substrat compact par divers lichens, *Xanthoria* entre autres, et les mousses, s'achève par un recouvrement à peu près continu (type B1). Sur rochers et éboulis, un groupement dispersé à *Buffonia perennis* marque l'entrée en scène des plantes herbacées (type C1). Sur sol plus évolué, les herbes se répandent et se diversifient ; c'est la pelouse à *Helianthemum guttatum*, riche en annuelles (type C1 également). Deux ou trois stades de maquis au sens large se succèdent ou se juxtaposent : maquis bas ou cistaies à *Cistus monspeliensis*, *C. salviaefolius* & *Lavandula stoechas* (type D1) ; maquis moyen à *Erica scoparia* (type D1) ; maquis élevé à *Erica arborea* (type D2), accompagné d'*Arbutus unedo* (type D2 pour la forme buissonnante du maquis). Par la suite *Pinus mesogeensis* - avant l'attaque de la cochenille *Matsucoccus feytaudi* - et *Pinus halepensis* prennent de vitesse les feuillus en réalisant le premier stade forestier (type E2). En l'absence d'incendie et autres nuisances, les deux chênes méditerranéens *Quercus ilex* & *Qu. suber* couronnent la série (type E4). Le chêne-liège semble avoir été propagé artificiellement à une date ancienne. Il ne coexiste pas toujours avec le chêne vert. On les observe souvent l'un sans l'autre. Indépendamment de l'intervention humaine et de la compétition entre les deux essences, leurs exigences climatiques et édaphiques ne se recouvrent pas parfaitement. Le chêne-liège est calcifuge, davantage thermophile et hygrophile que le chêne vert ; il exige de surcroît des sols plus profonds.

Bien qu'il soit localisé surtout plus au nord ou plus en altitude, *Quercus pubescens* pose parfois sa candidature vers la fin de la série. En fonction de diverses circonstances telles que l'exposition, il apparaît selon les cas mieux adapté ou moins bien adapté que les chênes sempervirents. En certains lieux, d'une manière inattendue, il semble même jouir d'une antériorité déjà ancienne. Il y a sans doute là un sujet de nouvelles investigations et de controverses passionnées. Avec la prudence imposée par les réserves initiales, la séquence dynamique s'écrit :

O - (A) - B1 - C1 (*1 ou 2) - D1 (*1 ou 2) - D2 - E2 - (E3 ?) - E4

54. TENDANCES GENERALES DES SERIES DE PEUPELEMENTS

Pour le présent chapitre, le déterminisme écologique des phénomènes est suffisamment connu de tous pour qu'il ne soit point besoin de s'y appesantir. Par contre, des lois de structure ou de fonctionnement, de portée vraisemblablement universelle, confèrent aux biocénoses une plus-value longtemps insoupçonnée (P.VIGNES 1976).

541. Loi de parallélisme

Comparons quelques-unes des séquences décrites, caractérisées par les types biologiques standardisés des espèces dominantes de chaque zone ou de chaque stade : une zonation littorale sous forte influence humaine (a), la série progressive de la posidonie (b), une zonation altitudinale sur ubac, dans la région d'Embrun-Est (c), la zonation latitudinale de l'Europe (d), la série progressive du chêne vert sur silice (e).

- a O - A - B1 (*4) - B2 (*2) - C1
- b A (*2) - B1 (*3) - B2 - C1 - C2
- c A - B1 - C1 - D1 - E2 (*2) - E3 - E4
- d A - B1 - C1 - D1 - E1 - E2 - E2+E3 - E3 (*2) - E4
- e O - (A) - B1 - C1 (*1 ou 2) - D1 (*1 ou 2) - D2 - E2 - (E3 ?) - E4

Pour comprendre, malgré leurs différences, la remarquable similitude de forme de ces séries, je prendrai la comparaison suivante en forme de devinette : quel point commun relie les mots "dent, ail, choux, alors, bée" ? La réponse est que chacun d'eux range ses lettres dans l'ordre alphabétique. Exceptionnelle pour les mots d'une langue, cette propriété est probablement constante pour les zonations et les séries dynamiques progressives, l' "alphabet" étant dans ce cas la liste des types biologiques standardisés. Les séries ont toutes même polarisation, sous réserve de parcourir conventionnellement les zonations dans le sens progressif. Aucune n'est complète ; les plus compactes sont aussi les plus brèves (série dynamique de la posidonie, sans les divers types D et E) et les plus longues sont les plus lacuneuses (zonation altitudinale sans B2, C2 et D2). On note de fréquentes répétitions, suites de maillons équivalents par le type biologique (exemple : sapin et épicéa, tous deux de type E2) ; l'ordre de succession procède alors de causes discriminantes relativement secondaires. On remarque aussi des **jumelages** (types E1+E2 ou E2+E3) ; il convient de les apprécier avec certaine réserve car les véritables codominances n'existent probablement pas, si ce n'est au niveau de "lisérés" spatiaux ou temporels : très localement (par exemple à la limite d'une "hêtraie-sapinière" et d'une "sapinière-hêtraie", dominées l'une et l'autre par une seule essence) ou temporairement (lorsque le basculement d'un stade dynamique au suivant ou le renouvellement de faciès saisonniers entraîne le dépassement d'une espèce par une autre qui devient leader). Cette conviction rejoint les conclusions du troisième chapitre.

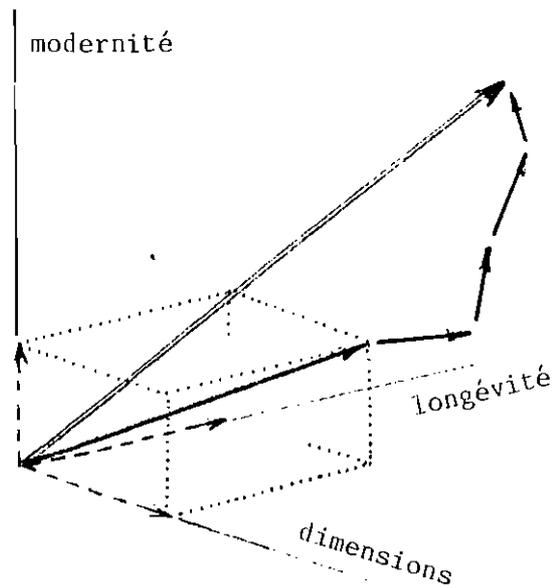
Le parallélisme des séquences de symboles conduit à admettre, encore une fois, une certaine forme d'équivalence des variables de position que sont l'espace et le temps. Il incite aussi à reconnaître la similitude des tendances en milieu terrestre et en milieu marin.

542. Loi de progrès

Le parallélisme n'est pas fortuit mais va dans le sens du progrès. Il y a progrès biologique lorsque les conditions de vie s'améliorent, soit en passant d'un lieu à un autre, soit d'une date à une autre. Dans la première éventualité, les organismes "subissent" le changement du milieu, alors que dans la seconde ils en sont les principaux artisans : au fur et à mesure que le peuplement gonfle, le sol mûrit et les excès climatiques se tamponnent.

Le progrès s'exprime par un renouvellement des dominantes et revêt, chez les nouvelles venues, les aspects suivants : taille supérieure, longévité plus grande, meilleure adaptation générale (espèces plus évoluées, plus modernes, rangées plus haut dans la taxinomie botanique).

Si l'on pouvait mesurer ces trois variables (mais selon quels critères pour la troisième ?), chaque changement pourrait être représenté sur un graphique tridimensionnel par trois vecteurs composants et un vecteur résultant, comme sur l'exemple fictif ci-contre. La chaîne des vecteurs résultants (réductible elle-même à un super-vecteur résultant) dessinerait une ligne brisée. En effet les priorités semblent changer d'un stade à un autre. Il arrive même, nous le verrons plus loin, qu'un vecteur composant marque un léger recul ; mais le vecteur résultant avance toujours car le repli constaté sur l'un des points s'avère moins décisif que la percée enregistrée sur les deux autres.



5421. Progrès dimensionnel

Les espèces parvenant à une grande hauteur ou longueur, à un large recouvrement, à un volume important, à une biomasse élevée, témoignent d'une belle réussite au sens que prend ce terme dans le monde des affaires : réussite par le capital amassé, par le volume des échanges, par la place accaparée. Leur situation est excellente sur le plan concurrentiel et c'est pourquoi elles tendent à s'imposer à la fin de toutes les séquences étudiées, après un certain nombre de relais :

- . microflore puis macroflore ;
- . dans la macroflore marine, algues petites (quelques mm), moyennes (quelques cm), grandes (quelques dm), très grandes ou même géantes (quelques m ou dam) ; petites herbes puis grandes herbes ;
- . dans la macroflore terrestre, cryptogames très petites ; herbes petites ou encore sous-arbrisseaux), moyennes, assez grandes ; arbrisseaux assez petits, moyens, assez grands ; arbres grands, très grands ou même géants.

Un bon exemple de maillons qui diffèrent essentiellement par la taille des dominantes, tout en manifestant par ailleurs une relative équivalence, est fourni par les matorrals qui se succèdent dans la série progressive du chêne vert sur silice.

5422. Progrès de longévité

Les espèces dotées d'une grande longévité de tout ou partie de leur appareil végétatif tendent à prendre l'avantage sur les autres quand les conditions de vie s'améliorent. Ainsi, dans les séries dynamiques, chaque fois que des annuelles ou des éphémères (en milieu marin) meurent, l'espace qu'elles occupaient se rouvre à une nouvelle colonisation. Parmi les graines, spores, zygotes, boutures etc., qui s'échouent sur ces emplacements, il s'en trouve qui appartiennent à des espèces vivaces. Même si elles avancent à petits pas, les vivaces ne font que gagner du terrain, grignotant les surfaces saison après saison, faisant peu à peu du domaine public du monde végétal leur champ clos. Ce ne sont pas pour autant des espèces obligatoirement volumineuses, bien que leur adaptation les place dans un bon rang sur le plan concurrentiel. Nous observons concrètement les enchaînements suivants :

- . espèces non vivaces, puis espèces vivaces ;
- . chez les non vivaces terrestres, souvent des annuelles, puis des bisannuelles et des plurannuelles ;
- . Chez les vivaces terrestres, des herbacées, des sous-ligneuses, puis des ligneuses ; chez les ligneuses, quand elles sont arborescentes, des caducifoliées puis des sempervirentes (dans les grandes zonations) ;
- . chez les vivaces marines, des espèces vivaces par une petite partie, une grande partie, puis la totalité de l'appareil végétatif.

5423. Progrès du rang taxinomique

Amendée depuis LINNE en tenant compte de la phylogénie, la taxinomie moderne, botanique entre autres, restitue assez fidèlement l'ordre d'apparition des grands groupes. Le plus souvent les groupes élevés en organisation sont de naissance relativement récente. Même si leur supériorité n'est pas toujours évidente de prime abord, les derniers venus sont nécessairement les mieux adaptés sur le plan de la concurrence interspécifique puisqu'ils ont ouvert une brèche dans un monde déjà peuplé à saturation. Les groupes se relaient de la manière suivante dans les séquences observées de nos jours :

- . cryptogames puis phanérogames ;
- . chez les cryptogames, protocaryotes (sans membrane nucléaire) c'est-à-dire bactéries et Cyanophycées, avant les eucaryotes (à noyau parfait) ;
- . chez les eucaryotes cryptogamiques terrestres, souvent des Thallophytes, puis des Bryophytes, puis des Ptéridophytes (succession particulièrement bien illustrée par la série progressive du chêne sessiliflore) ;
- . chez les eucaryotes cryptogamiques marines, souvent des Chlorophycées et des Rhodophycées, puis des Phéophycées dont les plus évoluées sont les Fucales et les Laminariales ;
- . chez les phanérogames arborescentes, présentes comme toutes les ligneuses en milieu terrestre seulement (les mangroves n'ont que "les pieds dans l'eau"), des Gymnospermes puis des Angiospermes.

Le progrès du rang taxinomique semble subordonné aux progrès de biomasse et de longévité. Ce fait se traduit par deux sortes d'"anomalies" plus apparentes que réelles. Tout d'abord le progrès global peut s'accompagner d'un recul taxinomique : passage d'une fruticée d'Angiospermes à une forêt de Gymnospermes. Ensuite certains climax sont dominés par des espèces relativement archaïques, alors que les conditions climatiques générales seraient en soi propices à la promotion de formes plus modernes. C'est le cas de la série du redwood qui occupe une bande étroite depuis la côte jusqu'à 900 mètres d'altitude, étirée du Sud-Ouest de l'Orégon au Sud de la baie de San-Francisco. Les feuillus qui l'accompagnent en sous-strate, notamment un chêne et un érable, ne sont pas en mesure d'en triompher.

543. Loi d'articulation

Le découpage adopté pour les différentes séquences n'est pas artificiel ni inspiré par de simples mobiles de commodité. On ne saurait l'assimiler, par exemple, à celui des cartes topographiques ou climatiques où la position des lignes "iso" dépend d'unités de mesure conventionnelles. Le découpage des séquences naturelles est objectif et correspond à des modifications quantitatives et surtout qualitatives des peuplements, relativement brusques. En effet les "noeuds" des séquences, c'est-à-dire les stades ou les zones, marquent souvent un changement d'orientation. Comme je l'ai dit, il y a toujours progrès, mais l'exigence prioritaire de progrès (biomasse plus élevée, longévité plus grande, degré supérieur d'évolution) varie d'un échelon au suivant. Encore une fois, une série dans l'espace ou dans le temps est articulée comme une chaîne de vecteurs. La chaîne est plus ou moins longue ; les vecteurs qui la composent sont inégaux (de très courts à très longs) et diversement orientés avec une tendance globale constante.

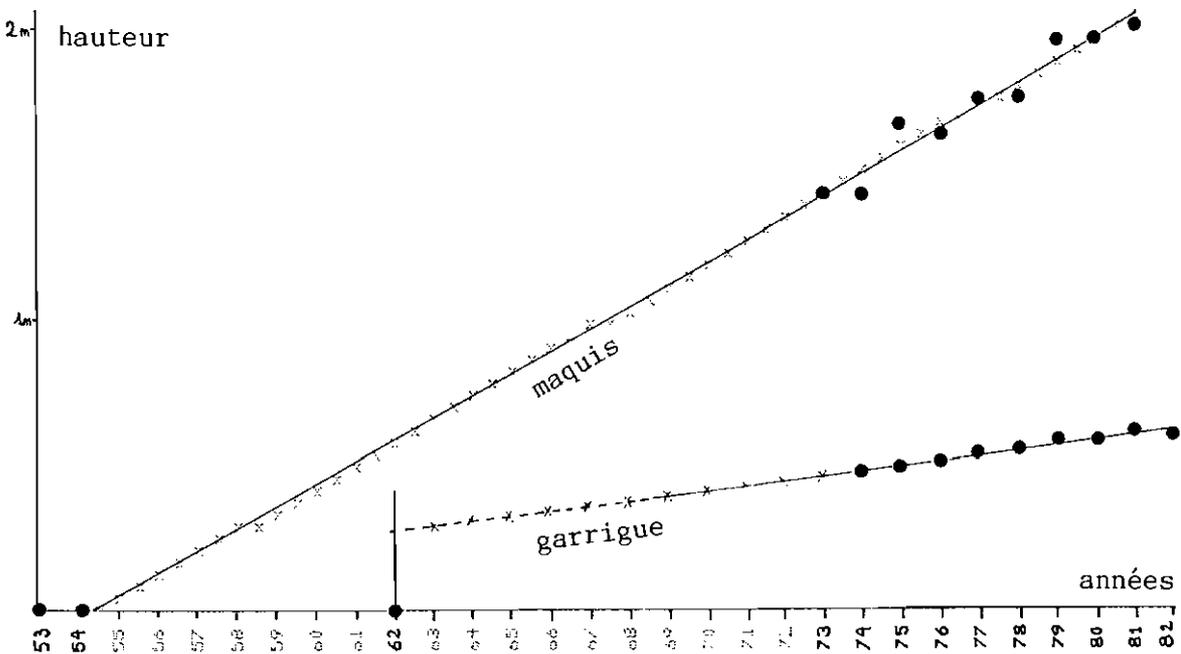
Il me paraît utile d'insister sur la discontinuité des séquences car il s'agit d'une structure ou d'un comportement le plus souvent méconnu. Une discontinuité patente est celle de la zonation littorale méditerranéenne (planches 63 et 64) ; des bandes de végétation vivement colorées se relaient de haut en bas, réalisant un spectre de zonation d'une clarté presque caricaturale. Très significatives, de telles séquences le sont pour deux raisons : parce que le resserrement des ceintures permet à nos sens d'exercer un contrôle direct ; parce que ce type de série n'est pas fondamentalement différent des autres dans le principe. Plus souvent les transitions semblent floues. Cette impression s'explique par l'échelle humaine qui ne permet pas d'embrasser correctement des agencements trop vastes ou des scénarios de trop longue durée. Nous sommes alors dans la situation d'une fourmi par laquelle, sur une feuille de papier blanc, un trait fin au crayon est perçu comme une surface grossièrement ombrée, avec des lacunes, et non comme une ligne de séparation entre deux compartiments majeurs. Chaque séquence étudiée, zonation ou série dynamique progressive, est un escalier dont les degrés sont réels même si, à la limite, ils sont atténués comme des marches émoussées par usure. En fait les séries concilient deux propriétés contraires et chacune détient l'ambivalence d'un *continuum-discontinuum*.

5431. Articulation des zonations

Pour plus de recul, considérons les grandes zonations sur un fond de planisphère scolaire. Les climax désertiques (déserts relatifs froids ou secs des continents, obscurs ou mouvants des mers et des océans) se taillent la part du lion. Viennent ensuite, par ordre de surface décroissante, les climax forestiers, puis les climax herbacés. Les climax arbustifs et les climax à cryptogames macroscopiques sont à peine figurables aux échelles usuelles et ils apparaissent donc comme des niveaux mineurs. Les fruticées originelles, toundra arbustive, lande extrasilvatique de haute montagne, lande climacique atlantique, brousse littorale méditerranéenne etc., ont une faible extension en marge de zones boisées. Les fruticées de néo-formation, quant à elles, s'échappent latéralement de la forêt mutilée comme la pâte fluide s'écoule sous la croûte rigide d'un camembert entamé. L'image n'est pas excessive car la strate arbustive jouit d'une plus grande fluidité écologique que la strate arborescente ; les besoins sont moins impérieux quant à la richesse du sol nourricier, la croissance s'effectue plus rapidement et la dissémination est assurée par des moyens plus variés avec une participation accrue de la faune. En définitive, qu'elles soient climaciques ou non, les fruticées semblent subordonnées à la forêt qu'elles côtoient ou qu'elles précèdent. L'intercalation dans les zonations majeures de niveaux très étroits - telles les zones à fruticées - entre des niveaux larges renforce le phénomène de discontinuité biogéographique.

5432. Articulation des séries dynamiques

Il serait naïf de croire que l'évolution progressive d'un peuplement consiste seulement en un gonflement, par accroissement généralisé des convives. Cette illusion se conçoit chez des non-scientifiques lorsqu'ils observent personnellement, au cours d'un certain nombre d'années, le mûrissement d'un seul et même stade d'une série dynamique. Tel est le cas, illustré par le graphique ci-dessous, d'un maquis à bruyère arborescente et d'une garrigue à bruyère multiflore, incendiés respectivement en 1953 et 1962. La hauteur moyenne du peuplement a été calculée automatiquement par ordinateur en considérant chaque année les moyennes (pour 20 relevés environ) des hauteurs maximales de toutes les espèces ligneuses et en les pondérant à l'aide d'un "coefficient de fiabilité statistique" (fréquence % * moyenne / écart-type). Les courbes lissées par modélisation selon une fonction du premier degré montrent une tendance à croissance uniforme (P.VIGNES 1985).



Il est clair que chacun de ces deux matorrals détruits par le feu est reparti en économisant les premiers stades de son développement ; il n' a pas revécu sa "préhistoire", mais seulement répété un processus déjà avancé de sa dynamique. En pareil cas, des organes souterrains adultes et disposant de réserves déclenchent le redémarrage de la végétation à un niveau quantitativement bas, mais qualitativement avancé. Ce n'est possible que si ces organes n'ont pas eux-mêmes souffert du feu et si le sol demeure intact.

Par contre, dans le flux d'une série dynamique complète, bon nombre d'espèces apparaissent ou disparaissent en cours de route. Sous climat méditerranéen et sur un terrain vraiment vierge (sans végétation et sans sol), de nombreuses années s'écoulent avant qu'un premier gland de chêne vert puisse germer et se développer avec succès ; des conditions incontournables doivent être préalablement réunies, avec un seuil critique qualitatif et quantitatif. De même, étudiant la série progressive du charme-houblon dans les Alpes Maritimes, P.OZENDA 1964 montre qu'au stade arbustif le sumac et le térébinthe sont à l'optimum, l'orpin de Nice - relictuel du groupement précédent - décline, le charme-houblon - espèce édifiatrice déjà timidement présente - annonce le peuplement arborescent. Même si les stades successifs se relaient souplement comme des plans cinématographiques enchaînés par la technique du fondu, il y a cependant assaut de vagues successives.

La révolution feuillue, lorsque les dominantes du peuplement passent aux types standardisés E3 ou E4, diffère radicalement de celles qui précèdent sur deux points.

Tout d'abord la nature n'a pas la frénésie du bouleversement à tout prix et le passage des résineux aux feuillus apparaît comme la dernière révolution concevable dans un milieu naturel en progrès. Non seulement il en va ainsi actuellement, mais encore on ne voit guère comment il pourrait en aller autrement, même dans un avenir lointain et quelles que soient la diversité et les innovations des espèces à venir. En effet, sur un plan quantitatif, aucune limite supérieure n'est assignée pour le principe aux performances mesurables des types biologiques arborescents. Sur un plan qualitatif, les feuillus montrent, parallèlement aux Mammifères dans l'autre règne, des adaptations fondamentales à une ambiance atmosphérique, avec notamment une fécondation interne et un développement foetal d'une remarquable efficacité. Il s'agit d'acquisitions irréversibles qui ne peuvent que se confirmer et s'affiner par la suite.

En second lieu, cette ultime révolution n'aboutit qu'après une incubation sourde et de longue durée, car c'est dans cette période de profonde remise en cause que les rapports conflictuels culminent entre les dominantes des deux peuplements qui s'enchaînent. Au cours des changements antérieurs, les espèces sortantes n'étaient guère en mesure de réagir à la pression des arrivantes dont la supériorité adaptative était immédiatement démontrée, dans une compétition inégale, et dont le retard pour la prise de possession du terrain tenait à d'autres causes que la concurrence interspécifique. Par contre, lorsque la relève d'une forêt de résineux par une forêt de feuillus s'inscrit à l'ordre du jour en un lieu donné, c'est le sort de deux systèmes puissants, fonctionnant selon les règles d'une économie avancée, qui se joue. Certes le premier est historiquement condamné en raison de son archaïsme, mais il dispose des moyens d'opposer à la montée du second une résistance qui tend à figer une situation anachronique.

544. Conclusion

Le modèle unificateur des séries spatiales et temporelles, basé sur des types biologiques standardisés, peut apparaître comme intellectuellement séduisant. Il devrait contribuer aussi à nourrir une réflexion cohérente, toutes choses restant intégrées dans leur contexte le plus complet, pour optimiser les pratiques sylvicoles et plus généralement la gestion de l'environnement. Il convient de réaliser que les nuisances ont trois effets catastrophiques :

- . Elles étendent les zones désertiques alors que les déserts grands ou petits sont déjà les paysages les plus répandus sur le globe terrestre.
- . Elles amenuisent l'aire des climax, ce qui est spécialement grave pour les plus nobles d'entre eux (forêts de feuillus en milieu terrestre, herbiers phanérogamiques marins) qui cumulent toutes les premières places du palmarès : pour le degré de réussite biologique (biomasse, longévité, rang taxinomique), pour la richesse de la flore et de la faune qu'ils hébergent dans les meilleures conditions d'accueil, pour leur rôle de rétention et de mûrissement des sols, de tamponnement des excès climatiques, de régénération de l'oxygène.
- . Elles décalent de proche en proche toutes les formations intermédiaires, en contribuant à une décadence généralisée.

Enfin, si l'on restitue leur place exacte aux résineux dans les zonations comme dans les séquences dynamiques, on peut espérer échapper à la fausse alternative "feuillus ou résineux ?". Animal moderne, l'homme a tout intérêt à favoriser les essences modernes en tout lieu et à tout moment où leur triomphe est possible et à préserver comme un bien précieux les essences archaïques quand, localement ou temporairement, on ne saurait espérer mieux.

6

CONCLUSION GENERALE

**Des modèles unificateurs
pour la biocénose**

6. CONCLUSION GENERALE.-DES MODELES UNIFICATEURS POUR LA BIOCENOSE

Si la diversité est le contraire de l'uniformité, par contre elle est bien souvent le corollaire de l'unité. C'est le cas pour les biocénoses. Comparons pour l'exemple les fiches signalétiques d'une biocénose marine, le *Cystoseiretum crinitae*, et d'un maquis à bruyère arborescente (planches 69 et 70), avec un rappel préalable des bases statistiques sur lesquelles se greffent les trois modélisations algébriques.

. Pour le groupement marin, le document 1 est obtenu à partir de 15 stations, des 4 saisons confondues et d'un inventaire de 87 espèces ; le document 2 à partir de 13 stations, des 4 saisons confondues et de 87 rangs de classement (espèces anonymées) dont seuls 38 sont fiables ; le document 3 à partir de 13 stations, de 4 saisons séparées et d'un nombre d'espèces qui n'excède jamais 12.38. Deux écarts numériques doivent être justifiés : l'abaissement du nombre des stations de 15 à 13 tient au fait que deux stations - en raison de travaux de terrassement - n'ont pu être suivies sur un cycle annuel complet ; la chute de 87 à 12.38 espèces s'explique par la nature des nombres, effectif cumulé et effectif moyen. Les adéquations des trois modèles sont 0.992, 0.972 et 1.000.

. Pour le groupement terrestre, le document 1 est obtenu à partir d'une seule année (1977), de 20 relevés et de 41 espèces de producteurs ; le document 2 à partir de 9 années, 180 relevés et 48 rangs de classement (espèces anonymées) dont 21 sont fiables ; le document 3 (nouveau) à partir de 9 années, 180 relevés et 38 espèces phanérogamiques. Les adéquations des trois modèles sont 0.993, 0.987 et 0.979.

Les fiches signalétiques du groupement marin et du groupement terrestre montrent, sur des cas particuliers, des comportements très généraux, peut-être universels, que j'ai illustrés par un grand nombre d'exemples et qui épousent étroitement des modèles précis.

. Relation entre superficie et nombre d'espèces de producteurs :

$$Y = a / (X + k)^2 + b / (X + k) + c$$

Chaque paramètre est porteur de signification, le "tenseur" k intervenant seul cependant dans l'ajustement du modèle et entraînant les trois autres. L'adéquation moyenne est de 0.994.

. Partage de la biomasse entre espèces de producteurs :

$$\begin{aligned} \text{Log}(Y) &= a_1 * X + b_1 \quad \text{pour } 6 > X > 0 \\ \text{Log}(Y) &= a_2 * X + b_2 \quad \text{pour } X > 4 \end{aligned}$$

L'adéquation moyenne va de 0.98 à 0.99 pour les comportements standard (classements anonymés).

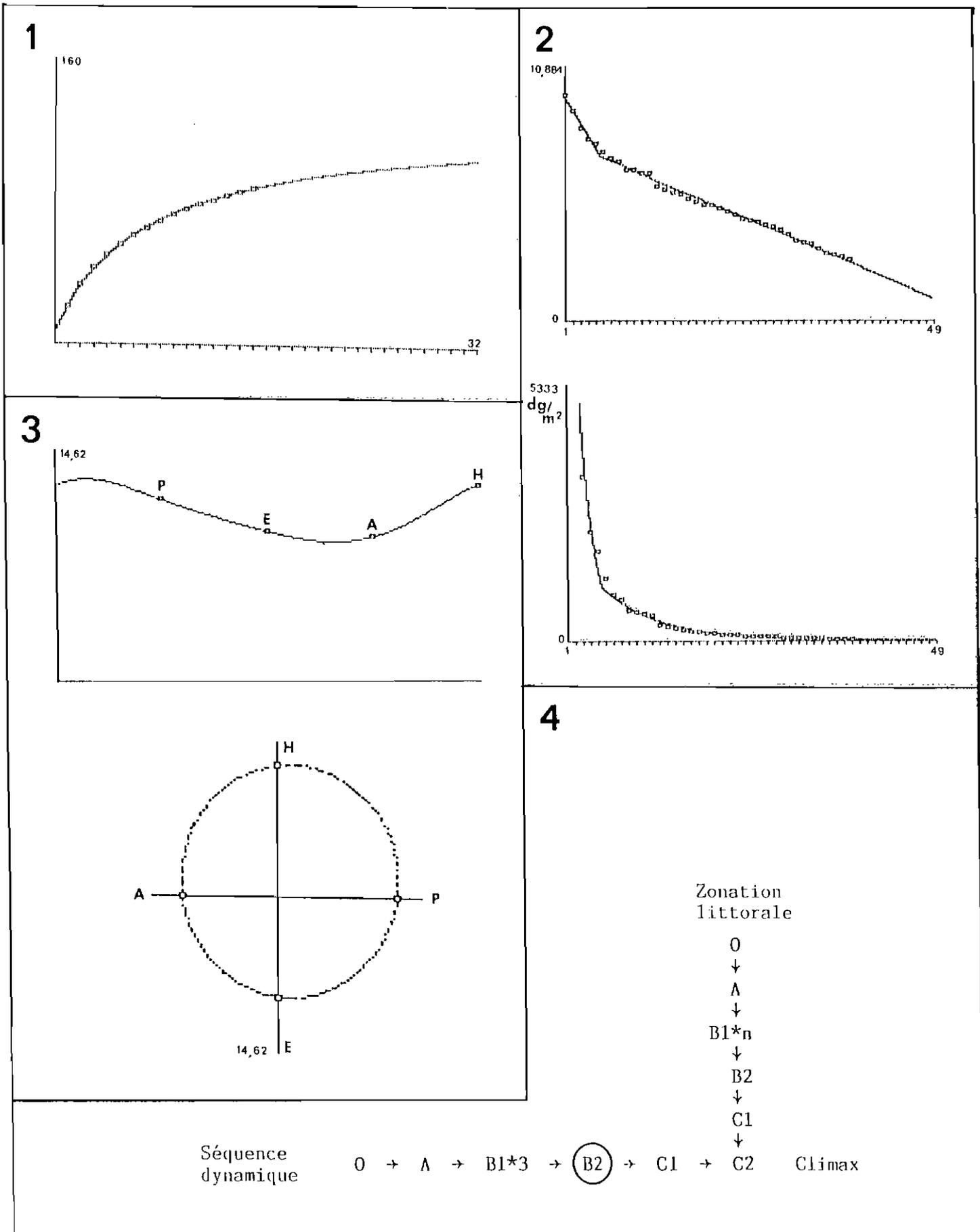
. Biorythmes annuels : le modèle algébrique est complexe mais, après deux changements de référentiels, il se ramène à :

$$a * W^2 + b * Z^2 = 1$$

Deux équations aux paramètres différents se relaient quand le modèle est diélliptique. L'adéquation moyenne gravite autour de 0.94.

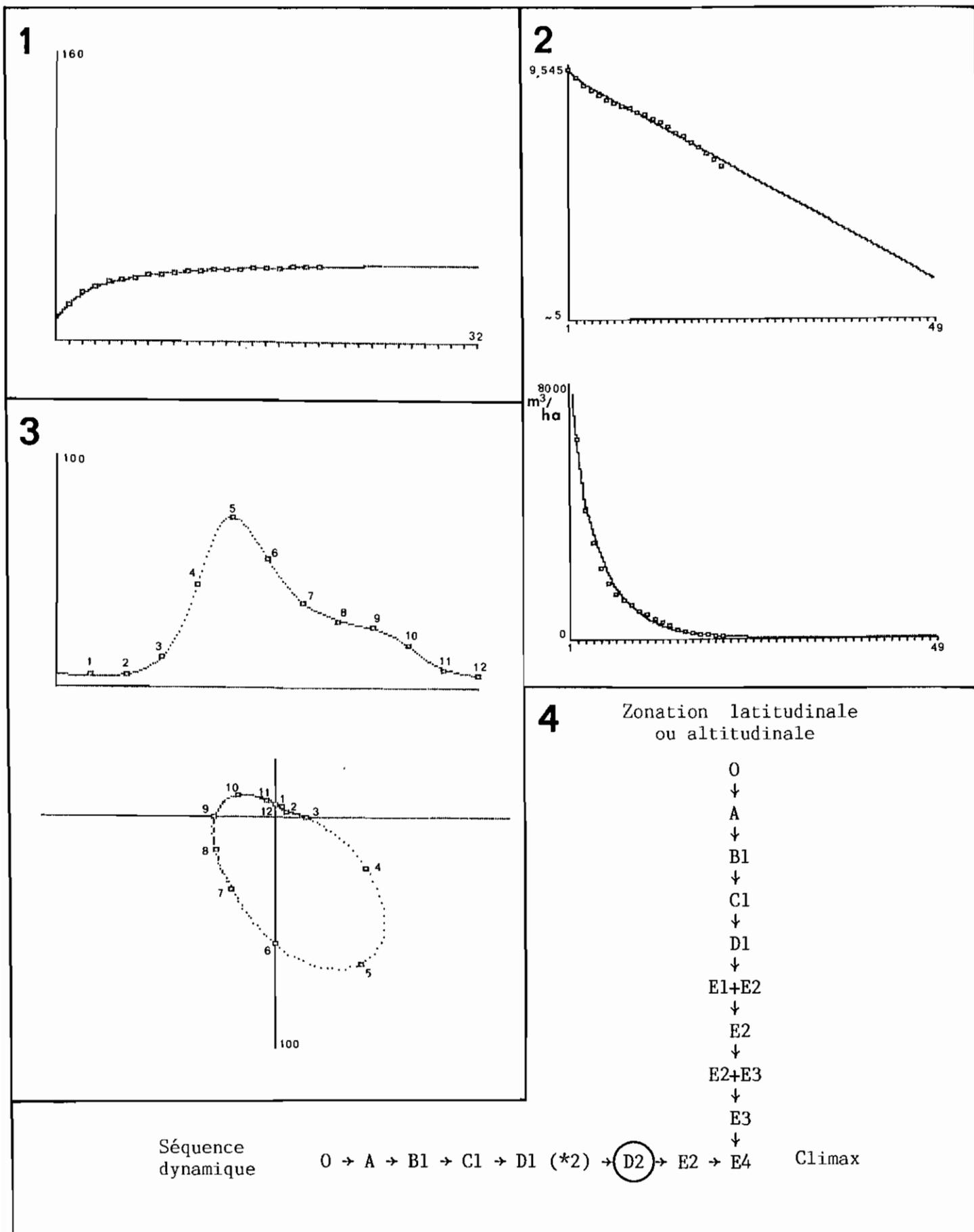
. Séquences spatiales et temporelles : le modèle, non algébrique, établi cependant dans un esprit ensembliste, s'exprime par la formule

$$O - A - B_1 - B_2 - C_1 - C_2 - D_1 - D_2 - E_1 - E_2 - E_3 - E_4$$



CARACTERISATION DE LA BIOCENOSE MARINE DU *Cystoseiretum crinitae*

1. Relation entre superficie et nombre d'espèces de producteurs
2. Partage de la biomasse entre espèces concurrentes
(ordonnées logarithmiques en haut et normales en bas)
3. Biorythme annuel du nombre d'espèces
(graphiques cartésien et polaire)
4. Place du groupement dans des séquences spatiale et temporelle



CARACTERISATION D'UN MAQUIS A BRUYERE ARBORESCENTE

1. Relation entre superficie et nombre d'espèces de producteurs
2. Partage de la biomasse entre espèces concurrentes (ordonnées logarithmiques en haut et normales en bas)
3. Biorythme annuel du taux d'espèces fleuries (graphiques cartésien et polaire)
4. Place du groupement dans des séquences spatiales et temporelle

Sous cette forme idéale, il coïncide avec le classement des types biologiques standardisés, mais les séquences réelles présentent des lacunes et des répétitions, sans que par ailleurs l'ordre des zones ou des stades s'en trouve affecté. A défaut d'adéquation calculée, il appartient à chacun d'apprécier qualitativement l'adéquation du modèle aux faits réels.

Si les deux groupements de référence, l'un marin, l'autre terrestre, montrent d'étroites analogies qui confirment l'unité de la biocénose, ils affichent aussi des différences profondes (sauf pour le partage de la biomasse, malaisé à comparer), différences qui illustrent la diversité des biocénoses - propriété dont personne ne doute - mais en éclairant des aspects aussi méconnus qu'essentiels.

. Pour la relation entre superficie et nombre d'espèces, la courbe du groupement marin atteste une croissance douce et longue (paramètre k élevé), celle du maquis une croissance brutale et brève (k faible) qui traduit une concurrence fermée par la prédominance écrasante des espèces ligneuses.

. Pour les biorhythmes qui, certes, ne concernent pas les mêmes variables, mais des taux d'espèces dont sont respectivement observés les appareils végétatif et reproducteur, et même en tenant compte d'un décalage angulaire d'un mois entre les graphiques marins et terrestres, on ne peut qu'être frappé par l'inégal recouvrement des quatre quadrants lorsque l'on passe d'un cas à l'autre. Je rappelle que l'automne est la saison de crise à tous égards dans les peuplements infralittoraux étudiés, pour la biomasse comme pour la diversité spécifique. Par contre cette même saison, dans les groupements méditerranéens terrestres, marque souvent une stagnation ou une légère reprise de la floraison, après la forte régression imposée par l'aridité estivale.

. Les séquences spatiales et temporelles sont courtes et compactes dans l'éta-ge infralittoral, longues, lacuneuses et répétitives en milieu terrestre. Ces différences tiennent, en partie, à l'amplitude supérieure des espaces ouverts à la végétation terrestre (faute de lumière, le système phytal pélagique ou benthique ne descend pas au-dessous de -200 m), mais surtout au fait que les types ligneux (sous-arbrisseaux, arbrisseaux et arbres) sont incompatibles avec une situation entièrement immergée. Déterminé par une ambiance aérienne, le processus de lignification avancée entraîne en retour un précieux effet d'adaptation pour les grands végétaux que ne soulève pas la poussée d'Archimède.

Quel intérêt pratique peut offrir la maîtrise de la notion de biocénose ? Les espaces verts de la planète se répartissent en deux vastes ensembles étroitement intriqués et caractérisés par des règles économiques opposées.

. Les uns, même profondément marqués par l'impact humain, dénaturés par comparaison à ce qu'ils seraient aujourd'hui sans nous, jamais vierges certes, peuvent être pourtant qualifiés de spontanés parce que l'homme n'y intervient pas d'une manière intentionnellement discriminante, mais y laisse agir la concurrence et s'instaurer une économie de marché fondée sur la loi de l'offre et de la demande. C'est dans de tels peuplements que j'ai mené mes recherches, pour mettre en lumière des règles de structure et de fonctionnement.

. Les autres sont des peuplements de substitution méthodique - cultures entre autres - voulus par l'homme, indispensables car seuls ils peuvent couvrir nos besoins qualitatifs et quantitatifs. Tout y est planifié. Il n'est que de voir certains vignobles, nettoyés des "mauvaises herbes" et réguliers à perte de vue comme les cimetières américains de la Grande Guerre, pour comprendre que l'on s'efforce de ne rien y laisser au hasard. Tous les moyens mécaniques et chimiques sont mis en oeuvre, avec bien souvent un manque de discernement qui rappelle le "pavé de l'ours", pour barrer la route à tous les organismes présumés indésirables et qui ne sont pas que des parasites.

Face à cette dualité planétaire, le problème n'est certainement pas d'opter de parti pris pour une formule contre l'autre car nous avons un besoin aussi vital des milieux spontanés que des milieux planifiés. Mais, passant des premiers aux seconds, il importe de discerner quelles tendances doivent être transgressées ou même combattues et quelles règles on gagne à respecter.

Dans les deux grands blocs économiques et politiques entre lesquels se partage l'humanité, certains responsables se sont aperçus, parfois tardivement, que la pire erreur est de méconnaître le système d'en face. N'est-ce pas un reproche que l'on peut adresser aujourd'hui aux forestiers, agronomes, gouvernants qui ont en charge la gestion des espaces verts ? Dans un tract récent et luxueux, sans mention de l'organisme émetteur, intitulé "Débroussailler, une prévention efficace" - pratique que l'on doit en effet tenir pour un moindre mal dans les secteurs à haut risque - on lit ces propos assez surprenants : "Le débroussaillage consiste en la destruction de la partie aérienne de toute la végétation, morte ou vivante, qui n'a pas d'utilité économique, agricole, forestière ou ornementale. Il doit porter en particulier : sur les végétaux ligneux spontanés : ajonc épineux, genêt, buis, romarin, genévrier, chêne kermès, argeiras, cistes, bruyère, mimosa sauvage, etc." De cette liste éclectique, je retire une impression à l'emporte-pièce : "le spontané, voilà l'ennemi !" Les arbrisseaux sont désignés à une sorte de vindicte aveugle qui s'apparente à du racisme et l'opinion semble chauffée pour les abandonner à une "solution finale", avec éradication complète. On peut imaginer les conséquences catastrophiques dans la nature, pour la rétention des sols, le régime des eaux souterraines, le sort de l'avifaune etc. Ces bouleversements se traduiraient sur les courbes modélisées (planche 70) par des aberrations telles que l'effondrement des courbes de hiérarchie des biomasses. C'est pourquoi les différents profils obtenus suivant mes modèles peuvent être exploités au titre de témoins de normalité.

Reprenant, pour finir, des appréciations formulées chemin faisant, en les regroupant et en les appliquant solidairement aux quatre grands thèmes analysés, j'énonce avec la plus intime conviction les conclusions suivantes.

L'ORDRE caractérise les biocénoses, ainsi que leurs séquences fondamentales. Cet ordre n'est pas conservateur mais accompagne des CHANGEMENTS, périodiques ou non.

Les changements périodiques mettent en évidence des propriétés d'ADAPTATION, de REGULATION, d'EQUILIBRE, en un mot d'HOMEOSTASIE, qui donnent à la biocénose une signification de SUPER-ORGANISME.

Les changements non périodiques suivent une tendance spontanée au PROGRES selon trois critères de réussite différents.

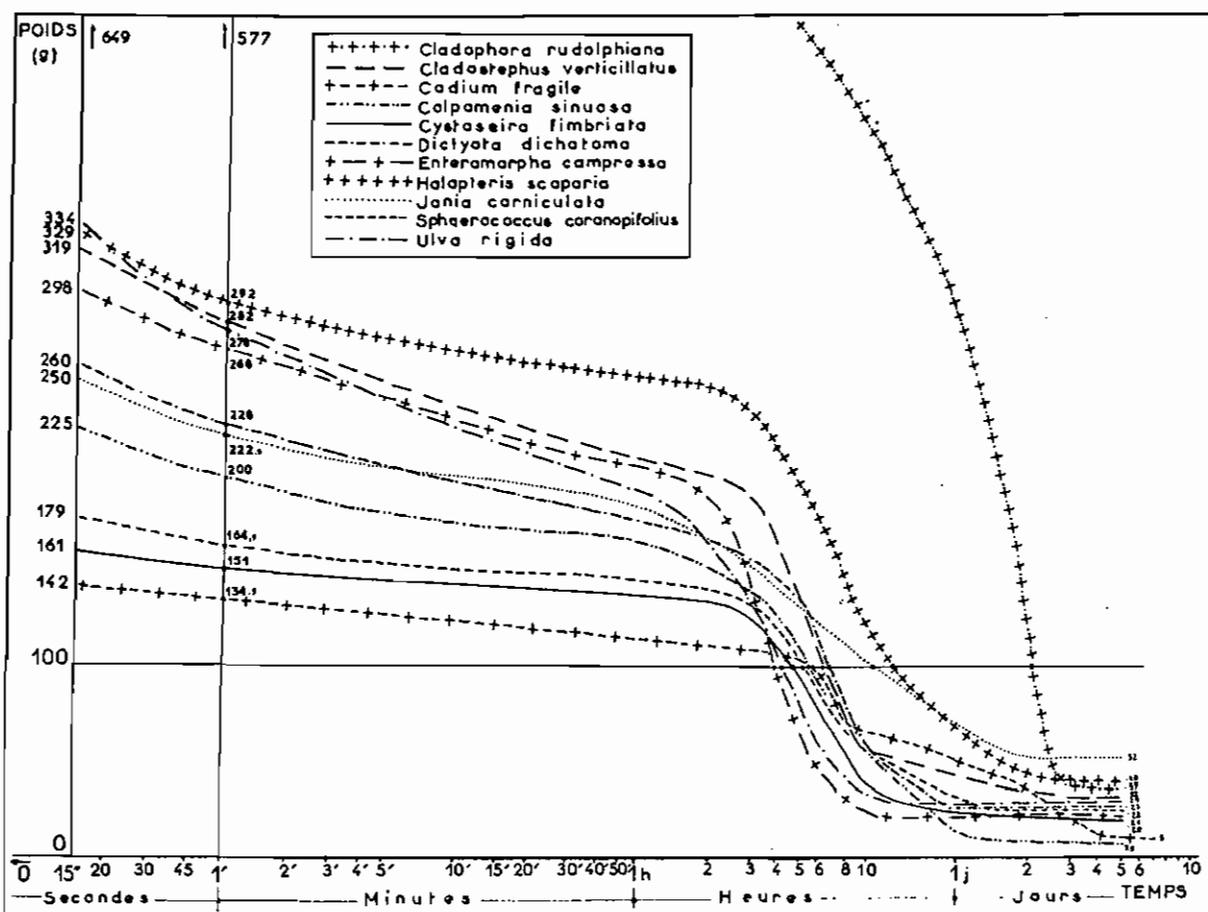
Tous ces phénomènes font preuve d'une UNITE et d'une DIVERSITE traduisibles par des modèles. Les représentations qui en émanent peuvent être appréciées comme autant de PROFILS D'EQUILIBRE de la nature.

Toulon, le 4 septembre 1987

ANNEXE

ANNEXE 1.-Courbes de séchage à l'air libre d'échantillons d'algues

(E. VIGNES et P. VIGNES 1969)



ANNEXE 2.-Synonymies dans la nomenclature algale

La nomenclature algale n'en finit pas d'être remise en question, soit par suite d'une redéfinition de genres ou d'espèces dans une Systématique qui s'affine, soit pour respecter la règle d'antériorité d'auteurs. Bien entendu, j'ai conservé les noms scientifiques employés dans les divers travaux que je cite. Voici cependant quelques équivalences qui méritent d'être notées :

- Acetabularia mediterranea* = *A. acetabulum*
Antithamnion plumula = *Pterothamnion plumula*
Bangia fuscopurpurea = *B. atropurpurea*
Corallina mediterranea = *C. elongata*
Cystoseira fimbriata = *C. compressa*
Halopteris scoparia = *Stipocolon scoparia*
Lithophyllum tortuosum = *L. lichenoides*
Mesospora mediterranea = *M. macrocarpa*
Padina pavonia = *P. pavonica*
Petroglossum nicaeense = *Schottera nicaeense*
Plocamium vulgare = *P. cartilagineum*
Pterocladia pinnata = *P. capillacea*
Verrucaria symbalana = *V. amphibia*
Zostera nana = *Z. noltii*

ANNEXE 3 .- Caractérisation des associations végétales portuaires

Dans sa Thèse, Roger MOLINIER (1958) a défini l'ordre des *Ulvetalia*, ainsi que la biocénose du *Pterocladio-Ulvetum*. Par contre, lorsque Roger MOLINIER et moi-même (1971) avons présenté dans un ouvrage de vulgarisation les alliances de l'*Ulvo-Corallinion* et de l'*Ulvion rigidae*, ainsi que les biocénoses du *Ceramio-Ulvetum* (envisagé par E. BENSIMON 1967 dans son D.E.S.) et de l'*Ulvo-Antithamnietum plumulae*, ainsi que le groupement à *Codium fragile* (présupposé initialement groupement à *Codium vermilara*), il s'agissait dans notre esprit d'une anticipation à court terme sur une déclaration officielle. Mais ces associations depuis lors n'ont jamais été valablement publiées.

Les relevés auxquels je me réfère et dont un exemple est reproduit à titre démonstratif (planche 71) ne sont pas publiables dans leur intégralité, même en annexe, pour les raisons suivantes : leur nombre est d'environ 200 ; chacun comporte pour chaque espèce six indications (noms de genre et d'espèce, abondance-dominance, sociabilité, "poids égoutté", longueur maximale, nature précise du support) ; enfin ils ont fait de ma part l'objet d'une standardisation vigilante, par exemple en renumérotant les stations selon un code uniforme, ou encore en transformant par règle de trois les biomasses mesurées par l'un de mes collaborateurs qui prélevait sur des quadrats de 900 cm² au lieu de 625 cm² dans le cas général. Pour tout lecteur qui souhaiterait néanmoins contrôler mes assertions, qu'il s'agisse de la sincérité des sources ou de la conduite sans faute du traitement, la banque des données peut être consultée dans les mémoires de D.E.S. cités en bibliographie et déposés à la Faculté des Sciences de Marseille-Luminy.

Par contre je propose ci-après (planches 72 à 74) les tableaux synthétiques d'associations, avec renvoi aux "relevés-types" correspondants que l'on peut situer avec précision sur les cartes de la planche 1. Ces documents prédigérés offrent à d'autres que moi des possibilités faciles de réutilisation.

Les données réunies dans les tableaux synthétiques sont à certains égards périmées. Les nomenclatures botanique et phytosociologique n'y ont pas été dépoussiérées et recèlent des termes obsolètes. Par fidélité aux travaux soumis à emprunt, j'ai choisi de conserver la terminologie en usage une vingtaine d'années en arrière. En outre certaines algues pourraient changer d'affiliation sociologique, sur la base d'observations encore plus nombreuses que les nôtres. On peut légitimement discuter la signification des algues flanquées de la mention "infralittorale" dont on fera, selon son intime conviction, des transgressives descendantes de biocénoses dépendant de l'ordre médiolittoral des *Acrochaetietalia* (C.F. BOUDOURESQUE 1967) ou des caractéristiques conditionnelles de l'ordre des *Ulvetalia* (Roger MOLINIER 1958).

Cependant mes préoccupations se sont radicalement réorientées depuis le début de mes travaux. Je n'ai plus vocation de militer pour la reconnaissance officielle des associations que j'ai baptisées ; mon souci est de faire admettre l'existence de structures fondamentales dans tous les groupements de fait, même sociologiquement composites, pourvu qu'ils soient spontanés et physiologiquement homogènes. Dans ces conditions, la raison des tableaux synthétiques ci-joints réside dans l'inventaire global et dans la quantification qui le complète, afin que le lecteur averti circoncrive les peuplements dont je décris les modalités d'organisation.

EXEMPLE DE RELEVÉ PHYTOSOCIOLOGIQUE

BANDOL (Var).-Station 4 (quai N-E du bassin) en hiver (6 / 2 / 1966)

Relevé effectué par Evelyne BENSIMON

ESPECES	Ab.-Dom. et Soc.	Poids en g	Longueur en cm	Situation épilithe (EL) ou épiphyte (EP)
<i>Dictyota dichotoma f. typica</i>	4.5	39,7	6,3	EL
<i>Dictyota dichotoma f. implexa</i>	4.5	27,8	1,7	EL
<i>Derbesia tenuissima</i>	3.4	44	?	EL
<i>Ulva lactuca</i>	3.3	89	13,7	EL
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	3.3	21	14,1	EL
<i>Chondria horyana</i>	2.4	25	4,1	EL
<i>Ulva rigida</i>	1.3	?	?	EL
<i>Enteromorpha compressa</i>	1.2	7	11,3	EL
<i>Scytosiphon lomentaria</i>	1.2	5,1	11,2	EL
<i>Gelidium crinale</i>	1.2	17	1,3	EL
<i>Gigartina acicularis</i>	1.2	?	?	EL
<i>Falkenbergia rufo-lanosa</i>	1.2	1,8	2	EP sur <i>Halopteris scoparia</i>
<i>Halopteris scoparia</i>	1.1	3,6	5,3	EL
<i>Chylocladia squarrosa</i>	1.1	0,4	2,2	EL
<i>Bryopsis muscosa</i>	1.1	?	3,6	EL
<i>Cladophora laetevirens</i>	1.1	?	0,9	EL
<i>Chylocladia verticillata</i>	+1	?	1,2	EL
<i>Dilophus fasciola</i>	+1	0,6	2,7	EL
<i>Dictyopteris membranacea</i>	+1	0,3	3,1	EL
<i>Bryopsis plumosa</i>	+1	?	3	EL
<i>Padina pavonia</i>	+1	?	1,7	EL
<i>Laurencia pinnatifida</i>	+1	?	1,9	EL
<i>Rhodophyllis appendiculata</i>	+1	?	0,5	EL
<i>Herposiphonia tenella</i>	+1	?	1,1	EP sur <i>Ulva lactuca</i>
<i>Nitophyllum punctatum</i>	+1	0,7	4,6	EL
<i>Anadyomene stellata</i>	+1	?	2,3	EL

recouvrement : 100 %

Ceramio ciliati Ulvetum lactucae
(E. BENSIMON 1967) P. VIGNES 1988

LOCALITES ET STATIONS SAISONS	LEC5 PEAH	BAN3 PEAH	BAN4 PEAH	SAL2 PEAH	SAL3 PEAH	SAL5 PEAH	StA2 PEAH	StA3 PEAH
Caractéristiques et compagnes de haute fréquence du <i>Ceramio-Ulvetum</i>								
<i>Antithamnion cruciatum</i>	1..	1..	..1.
<i>Ceramium ciliatum (infralitt.)</i>	4134	3212	12..	5543	5+.4	23.3	3..	4..1
<i>Ceramium diaphanum</i>+
<i>Ceramium echionotum</i>	21.1	2..	3.3.	+..
<i>Ceramium gracillimum</i>	1.11	..1	.32.	..1.
<i>Chylocladia squarrosa</i>1.	1.+1	1.1+
<i>Rhodophyllis appendiculata</i>++	..11	++11+
Caractéristiques et compagnes de haute fréquence de l' <i>Ulvo-Corallinion</i>								
<i>Colpomenia sinuosa</i>	2..2.	..21
<i>Corallina mediterranea</i>	2222	.1..	.1..	..+11	3+35
<i>Gelidium crinale (infralitt.)</i>	+..1	1.+1	..11	1..1	1.12
<i>Gigartina acicularis</i>	+11.	..1	.1..	..+1	.3..	3432	.3.+
<i>Gigartina pistillata</i>+
<i>Hypnea musciformis</i>3..
<i>Porphyra umbilicalis (infralitt.)</i>	2..
<i>Scinaia furcellata</i>	1..	+..
Caractéristiques des <i>Ulvetalia</i>								
<i>Petalonia fascia</i>	2.1.
<i>Ulva lactuca</i>	312342.	4433
Transgressive du <i>Pterocladio-Ulvetum</i>								
<i>Pterocladia pinnata</i>	3..
Transgressives de l' <i>Ulvision rigidae</i>								
<i>Enteromorpha compressa (infralitt.)</i>	2.11	1..1	43..
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	..++	31.3
<i>Enteromorpha linza</i>	1..1
<i>Enteromorpha ramulosa</i>+
<i>Gymnogongrus griffithsiae</i>+
<i>Scytosiphon lomentaria (infralitt.)</i>	1.11	2.21	2..	3..
Transgressives de l' <i>Ulvo-</i> <i>Antithamnietum plumulae</i>								
<i>Antithamnion plumula</i>+1.	...3
<i>Bryopsis muscosa (Infralitt.)</i>11	..1	..+
<i>Bryopsis plumosa</i>+
<i>Chaetomorpha aerea (infralitt.)</i>+	..+
<i>Chondria boryana (infralitt.)</i>	2..1	1..2	2..2
<i>Cladophora laetevirens (infralitt.)</i>1
<i>Cladophora prolifera</i>	2543	1343
<i>Cladophora utriculosa</i>	1.11	1+11
<i>Codium vermilara</i>	22.2
<i>Derbesia tenuissima</i>	212+	3433
<i>Ectocarpus sp.</i>	1..
<i>Grateloupia filicina</i>1.
<i>Neomonospora furcellata</i>2
<i>Nitophyllum punctatum</i>+

.....

Transgressives des *Cystoseiretalia*

<i>Acetabularia mediterranea</i>1..+..2..
<i>Anadyomene stellata</i>	1..+	1..+
<i>Chylocladia verticillata</i>+
<i>Cladostephus verticillatus</i>	+123	...2	..1.	12.+
<i>Cystoseira fimbriata</i>	3321
<i>Dilophus fasciola</i>	1..+
<i>Halopteris scoparia</i>	2+22	2322	+..11	...1	21.3	2413	33.2
<i>Herposiphonia tenella</i>+	..+1	..112.	...+
<i>Jania corniculata</i>	2.221+
<i>Jania rubens</i>	1.1+1.+
<i>Laurencia obtusa</i>+
<i>Laurencia pinnatifida</i>+
<i>Padina pavonia</i>	2332	+21.	+2+++.	11.+	1.21

Transgressives des *Rhodymenietalia*

<i>Callithamnion corymbosum</i>+..
<i>Dictyopteris membranacea</i>2.	12.+1.
<i>Gelidium latifolium</i>31
<i>Grateloupia dichotoma</i>+
<i>Heterosiphonia wurdemanni</i>	1...1	..11
<i>Petroglossum nicaeense</i>1	2...
<i>Plocamium coccineum</i>1.
<i>Pterosiphonia pennata</i>	1.11	..11+
<i>Rhodymenia ardissoni</i>	1+.1	...++.	..+11	..+.

Diverses (ubiquistes ou provisoirement non classées)

<i>Aglaozonia parvula</i>	1..+
<i>Asperococcus bullosus</i>+
<i>Cutleria multifida</i>+
<i>Dictyota dichotoma</i>	23.3	..2.4	1..1	..12+	1..+2
<i>D.d. f. implexa</i>	3.24
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>1.1	1..1
<i>Gastroclonium clavatum (infralitt.)</i>1	1.11	1...	1...
<i>Gelidium spathulatum</i>1.
<i>Sphacelaria sp.</i>	2.+1	...++1
<i>Sphacelaria tribuloides</i>1.

On peut prendre pour relevé-type le relevé printanier de la station 3 des Salins d'Hyères (SAL3), tout en sachant que, dans les peuplements algaux, c'est seulement l'ensemble de quatre relevés saisonniers qui permet de bien caractériser une association.

Ulvo rigidae Antithamnietum plumulae
(Roger MOLINIER et P.VIGNES 1971) P.VIGNES 1988

LOCALITES ET STATIONS SAISONS	LEC3 PEAH	LEC4 PEAH	COU3 PEAH	COU4 PEAH	COU5 PEAH	StE3 PEAH	CAR2 PEAH	StP2 PEAH	StP4 PEAH	SAL4 PEAH	StR1 PEAH	StR4 PEAH
Caractéristiques et compagnes de haute fréquence de l' <i>Ulvo-Antithamnietum plumulae</i>												
<i>Aglaothamnion caudatum</i>	1...+
<i>Antithamnion plumula</i>	2.22	2.22	..+.	+..+1	..+1	..+.	3132	...+	4..+4	...2	31..	21.3
<i>Bryopsis adriatica</i>	...+	...+
<i>Bryopsis cypressoides</i>	...+	...+
<i>Bryopsis muscosa (infralitt.)</i>	4334+	...+
<i>Bryopsis pennata</i>	++++
<i>Bryopsis plumosa</i>+
<i>Bryopsis sp.</i>+
<i>Chaetomorpha aerea (infralitt.)</i>	2232	3232+
<i>Champia parvula</i>+
<i>Chondria boryana (infralitt.)</i>+.	+...1	1..2
<i>Cladophora dalmatica (infralitt.)</i>	3..	3..
<i>Cladophora hutchinsiae</i>+
<i>Cladophora laetevirens (infralitt.)</i>2	...+	...+
<i>Cladophora prolifera</i>	4444	3344	.3.+	1++1	...11+	2244	...1+	..1.
<i>Cladophora sericea</i>	3..
<i>Cladophora sp.</i>	2312
<i>Cladophora utriculosa</i>	1++1	22.1	2312	1..
<i>Codium fragile</i>+
<i>Codium tomentosum</i>	+..
<i>Corallina officinalis</i>+
<i>Derbesia tenuissima</i>1..+	2..3
<i>Ectocarpus sp.</i>	5..1	2..1	2..	2..
<i>Grateloupia filicina</i>	112+	14..
<i>Lomentaria clavellata</i>12+
<i>Neomonospora furcellata</i>+	+..	+..+	...+	...1
<i>Nitophyllum punctatum</i>+

.....

Caractéristiques et compagnes de haute fréquence de l'*Ulva rigidae*

<i>Enteromorpha clathrata</i>	2+..	1142
<i>Enteromorpha compressa (infralitt.)</i>	+..1	1++1+	2+..	...3
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	+...+	+...+	+...+	11..	1+..	1+..+	+...+
<i>Enteromorpha linza</i>+.	2...+
<i>Enteromorpha ramulosa</i>+.
<i>Scytosiphon lomentaria (infralitt.)</i>	+...+	+...+	+...++	+...+	1...+
<i>Ulva rigida</i>	+++1	21+2+	.41.+	2113	+.+	1.1.	2.+1	+...+

Caractéristiques des *Ulvetalia*

<i>Petalonia fascia</i>+
<i>Ulva lactuca</i>	11+.	11+.	2..1	2..+	+...+	1+11	.2.1

Transgressives de l'*Ulvo-Corallinion*

<i>Colpomenia sinuosa</i>+
<i>Corallina mediterranea</i>1
<i>Gelidium crinale (infralitt.)</i>	1.1+13	+.+	1.2.
<i>Gigartina acicularis</i>+	11.1
<i>Porphyra leucosticta (infralitt.)</i>	+...+

Transgressives du *Ceramio-Ulvetum*

<i>Ceramium ciliatum (infralitt.)</i>+	1..2
<i>Ceramium gracillimum</i>	+...+	..++	..++	1...+	..+	..1.+
<i>Chylocladia squarrosa</i>1.	1..+
<i>Rhodophyllis appendiculata</i>	+++.

Transgressives des *Cystoseiretalia*

<i>Acetabularia mediterranea</i>	.11.	.21.	.2..2..11.
<i>Cladostephus verticillatus</i>	12221..
<i>Cystoseira fimbriata</i>	+...+2
<i>Dilophus fasciola</i>	1+++	1+..+
<i>Halopitys incurvus</i>+.
<i>Halopteris scoparia</i>	+...+	+++1	..2+	+323	..11	..++21..	4444
<i>Herposiphonia tenella</i>	+...+1+
<i>Jania corniculata</i>	+...+	+++++
<i>Jania rubens</i>	+++.	.1..
<i>Padina pavonia</i>2..	+.+	.1..	12+.

.....

Transgressives des *Rhodymenietalia*

<i>Acrosorium uncinatum</i>+++
<i>Aglaothamnion furcellariae</i>+
<i>Callithamnion corymbosum</i>++
<i>Callithamnion tetragonum</i>1	1..
<i>Dasya ocellata</i>	++.+
<i>Dictyopteris membranacea</i>	3323	2232	+221
<i>Gelidium latifolium</i>	+..
<i>Petroglossum nicaeense</i>++
<i>Peyssonnelia squamaria</i>+
<i>Plocamium coccineum</i>	..+++
<i>Pterosiphonia pennata</i>	++.+	++.+	1..	+.1
<i>Rhodymenia ardissoni</i>11	1+.+1.+
<i>Udotea petiolata</i>	3332	2321	+2.+	++2.	+211	+..12

Diverses (ubiquistes ou provisoirement non classées)

<i>Aglaothamnion sp.</i>2+
<i>Aglaozonia parvula</i>+
<i>Cutleria multifida</i>	2221	2..2+
<i>Dictyota dichotoma f. typica</i>	2213	3422	+..++	++++	1.12	212+
<i>D. d. f. implexa</i>	+++.	1111	+...
<i>Dictyota linearis</i>+
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	+..++	...+	..+	+..
<i>Gastroclonium clavatum (infralitt.)</i>	+..	1..
<i>Gelidium spathulatum</i>	32.+	11.+	1..
<i>Griffithsia schousboei</i>+	...+
<i>Lophosiphonia obscura</i>	11..
<i>Sphacelaria furcigera</i>+
<i>Sphacelaria sp.</i>1.	..+	..++
<i>Sphacelaria tribuloides</i>+

Le relevé-type est le relevé hivernal de la station 4 du port Saint-Pierre d'Hyères.

Groupement à *Codium fragile*
(Roger MOLINIER et P.VIGNES 1971) P.VIGNES 1988

Localités et stations	BAN2	StM1	StM2	StM3
Saisons	PEAH	PEAH	PEAH	PEAH
Caractéristique du groupement				
<i>Codium fragile</i>	2223	1111	1111	++++
Caractéristiques des <i>Ulvetalia</i>				
<i>Ulva lactuca</i>++
Caractéristique de 1' <i>Ulvion rigidae</i>				
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	+...+
Transgressives de 1' <i>Ulvo-Antithamnietum plumulae</i>				
<i>Aglaothamnion caudatum</i>	1321
<i>Antithamnion plumula</i>	+..11
<i>Bryopsis monoica</i>	+..++
<i>Bryopsis muscosa</i> (infralitt.)	1..+	+..++
<i>Bryopsis plumosa</i>	1..1
<i>Chondria boryana</i> (infralitt.)	2..1	..+	+..++
<i>Cladophora dalmatica</i> (infralitt.)	..1+
<i>Cladophora prolifera</i>	2333	1..1	1211
<i>Corallina officinalis</i>	1112	3223
<i>Derbesia tenuissima</i>11
<i>Lomentaria clavellosa</i>++
<i>Neomonospora furcellata</i>1
<i>Nitophyllum punctatum</i>	+++	+++
Transgressives de 1' <i>Ulvo-Corallinion</i>				
<i>Colpomenia sinuosa</i>	+++	11++
<i>Gelidium crinale</i> (infralitt.)	++++
<i>Gigartina acicularis</i>	+++
<i>Porphyra leucosticta</i> (infralitt.)	+..++
Transgressives du <i>Ceramio-Ulvetum</i>				
<i>Antithamnion cruciatum</i>	+...+
<i>Ceramium ciliatum</i> (infralitt.)	22.2	..++
<i>Ceramium diaphanum</i>+
<i>Ceramium gracillimum</i>++
<i>Chylocladia squarrosa</i>	+..
Transgressives des <i>Cystoseiretalia</i>				
<i>Cladostephus verticillatus</i>	.22.+
<i>Halopteris scoparia</i>	2213	2223+
<i>Herposiphonia tenella</i>+
<i>Lithophyllum incrustans</i>	1111	2222
<i>Padina pavonia</i>	12++
Transgressives des <i>Rhodymenietalia</i>				
<i>Dictyopteris membranacea</i>++
<i>Pleonosporium horneri</i>	2..2
<i>Plocamium coccineum</i>	+..+
<i>Rhodymenia ardissoni</i>	.11.
Diverses (ubiquistes et provisoirement non classées)				
<i>Aglaozonia parvula</i>	1111	11+1
<i>Cutleria multifida</i>	+..+	+..+	+..+
<i>Dictyota dichotoma</i> (f. <i>typica</i> & f. <i>implexa</i>)	..11++
<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	22+2
<i>Gastroclonium clavatum</i> (infralitt.)	1...+
<i>Griffithsia schouskoei</i>	..1+
<i>Polysiphonia</i> sp.+
<i>Sphacelaria</i> sp.+

Relevé-type : relevé hivernal de la station 2 de Bandol.

ANNEXE 4.- Analogie entre les diagrammes rang-volume et rang-fréquence

S. FRONTIER (1976) aborde l'analyse des écosystèmes avec un regard comparable à ceux de J. GUICHENEZ et moi-même (1973). Il est assez surprenant de noter que, nous fondant sur des critères distincts d'analyse quantitative, nous mettons en évidence des propriétés mathématiques similaires qui appellent des interprétations remarquablement convergentes.

FRONTIER construit des diagrammes "rang-fréquence", avec la fréquence des espèces en ordonnées et le rang par fréquence décroissante en abscisses. Les courbes obtenues donnent du peuplement "une image synthétique plus complète qu'un simple indice de diversité, quoique non indépendante de ce paramètre". Si l'axe des ordonnées - et lui seul - porte une échelle logarithmique la courbe "idéale" est une droite. La courbe réelle dessine plus souvent un "bâton brisé" avec notamment un segment plongeant pour les dernières places du classement. La succession des alignements suggère la cohabitation dans un même biotope d'écosystèmes aux règles de fonctionnement un peu différentes. Sur la "décroissance des dernières espèces beaucoup plus rapide que d'après le modèle", FRONTIER envisage une hypothèse mixte (qui pourrait se transformer en alternative en changeant de conjonction de coordination) quand il dit : "Ce sont probablement des espèces appartenant à un biotope voisin et mal échantillonnées". Il relève par ailleurs que la pente moyenne diminue si la diversité spécifique augmente.

En ce qui concerne la tendance générale, FRONTIER estime "qu'au moins dans certaines circonstances et à certaines échelles d'espace et de temps, les écosystèmes sont astreints à une gestion, au sens des raisonnements de MANDELROT, de leur information interne en fonction du coût attaché à chaque espèce d'une taxocoenose". En termes plus simples, il parle "d'exclusion mutuelle d'organismes d'une même taille approximative".

Dans le cas des diagrammes "rang-volume" ou "rang-biomasse" que j'ai abondamment présentés et commentés sous une autre dénomination (chapitre 3), je rappellerai quelques prises de position applicables aussi aux diagrammes "rang-fréquence" :

- . signification générale de ce type de relation (§ 311) ;
- . modèle logarithmique (§ 322) ;
- . existence d'une rupture de pente, chaque courbe normale-logarithmique évoquant "un ski appuyé par sa spatule contre un mur" (§ 322) ;
- . limite inférieure de fiabilité pour les espèces mal quantifiées (§ 3213), justifiant leur éviction, sans échapper tout à fait à un début de décrochement des courbes vers le bas, sensible sur certains graphiques des planches 21 à 29 ;
- . une valeur faible de la pente de la courbe annonce un riche inventaire réel et surtout potentiel (§ 32321) ;
- . tendance à l'absence de véritables ex-aequo et rangement des espèces dans des "niches quantitatives" croissantes selon un gradient accéléré (§ 3321).

Les diagrammes "rang-volume" ou "rang-biomasse", d'une part, et "rang-fréquence", d'autre part, sont-ils en concurrence ? Les derniers sont sûrement plus faciles à réaliser à partir de banques de données plus vite collectées. Ils peuvent s'avérer mieux adaptés à certains problèmes particuliers. Mais les premiers rendent certainement mieux compte de la hiérarchie économique des espèces concurrentes, fondée sur le degré de prospérité de chacune.

ANNEXE 5.-Le problème du relevé $n + 1$

Le modèle mathématique de relation entre la superficie d'échantillons de biocénoses et le nombre d'espèces de producteurs recensées permet de calculer la limite asymptotique de l'effectif quand le nombre de relevés augmente indéfiniment. Dans les 87 groupements étudiés sur ce sujet, il s'avère que, quel que soit le nombre des relevés (jusqu'à 35 !), une partie non négligeable de l'inventaire potentiel échappe aux investigations. Ainsi le groupement à genévrier de Phénicie et chêne vert, connu de 73 espèces pour 15 relevés, pourrait voir sa liste s'allonger à 89 espèces.

Par conséquent, aussi bien la relation aire-diversité spécifique que le partage de la biomasse entre producteurs concurrents, ou encore les biorhythmes, sont connus à partir de descriptions **incomplètes**. Cependant les conclusions auxquelles je suis conduit apparaissent relativement tranchées. Dans quelle mesure est-il permis de "faire du net avec du flou" ?

A partir de données comportant des incertitudes, il existe deux attitudes scientifiques diamétralement opposées. La plus prudente fait la sommation des erreurs possibles, mais la plus réaliste en recherche plutôt la compensation en termes probabilistes. Les militaires - dont on connaît le pragmatisme dans l'application de la recherche scientifique - ne procèdent pas autrement lors du décryptage des photographies retransmises par les satellites espions. Malgré la finesse exceptionnelle des clichés, ces derniers présentent à leur limite de résolution des juxtapositions de taches d'intensités différentes. Un traitement informatique intelligent mais neutre restitue, à partir de l'image floue, l'image nette la plus vraisemblable. On verra par exemple se dessiner un char d'assaut à la place d'une mosaïque dont certains diraient qu'elle peut tout aussi bien traduire un amoncellement de rondins. Il est clair qu'une telle démarche est sans analogie avec une retouche manuelle et subjective. Dans mes exercices de modélisation, j'opère dans le même esprit.

En outre j'ai signalé thème par thème, avec toute l'insistance qui s'imposait, qu'une bonne adéquation du modèle n'est jamais imputable à un artefact statistique. Bien au contraire, plus les bases statistiques s'élargissent, plus l'adéquation s'élève (§ 3231 et surtout § 4231).

J'ai estimé de surcroît (§ 22332) que la vraisemblance des tendances dégagées est à la mesure de la confiance placée dans l'auteur de chaque analyse sur le terrain. A partir d'une analyse conduite lucidement, il n'y aurait pas de raison de principe pour que la tendance change en portant le nombre de relevés de n à $n + 1$. Tout au plus pourrait-on s'attendre alors à une confirmation globale assortie d'un affinage.

Une telle affirmation peut sembler gratuite. Mais elle n'est pas directement vérifiable puisque la plupart des associations évoquées ont été décrites par d'autres chercheurs que moi-même et arrêtées à une certaine barre numérique que les publications ont figée. Par contre elle peut faire l'objet d'un contrôle à rebours. Soit un groupement connu de n relevés, les différentes modélisations sont opérées à partir de $m = n - 1$ relevés, avec toutes les combinaisons imaginables ; puis on examine l'évolution éventuelle des tendances si le nombre de relevés augmente d'une unité en devenant $m + 1$.

Une tentative a été effectuée sur un maquis à bruyère arborescente et arbousier, connu à l'automne 1981 à partir de 13 relevés et 33 espèces (cf les cinq planches ci-après). Le choix présente un inconvénient car l'étude de ce maquis, comme celle de la garrigue à bruyère multiflore et romarin qui lui est comparée à plusieurs reprises, ne répondait pas à une intention

véritablement phytosociologique au plan de la nomenclature, mais plutôt à une approche biocénotique au sens large, pour découvrir des effets mesurables de la concurrence entre convives d'un même groupement de fait, ainsi que de l'influence exercée sur eux par le milieu physique. Mais ce choix offre l'avantage de réunir toutes les données quantitatives utiles aux trois modélisations algébriques que je préconise.

La lecture des graphiques montre une stabilité générale des tendances. Pour la hiérarchie des volumes en particulier, les 14 courbes obtenues se superposent en un tracé unique un peu épais. Pour la relation aire-diversité floristique par contre, ainsi que pour le biorythme de floraison, la courbe 13 se démarque sensiblement des treize autres. Elle correspond à l'absence du relevé n° 13, celui qui possède en exclusivité le spiranthe automnal, le thym et le laurier-tin (juvénile). Il est à noter, pour le biorythme de floraison, que l'adéquation au modèle n'est que de 0.896 dans le cas n° 13, contre 0.955 à 0.957 dans les autres cas. Deux interprétations opposées sont concevables. Ou bien le relevé n° 13 fait figure d'intrus dans un ensemble plus homogène sans lui et, s'il en est ainsi, les courbes n° 13 représentent la normalité. Ou bien le relevé n° 13 est légitime et le poids de son absence n'est aussi sensible que parce qu'il est seul à détenir certaines particularités, faute d'un nombre de relevés suffisant.

Nous sommes amenés à concilier deux idées complémentaires exprimées séparément : d'une part des bases statistiques larges (nombreux relevés) se soldent par une forte adéquation des modèles aux faits expérimentaux. Deuxièmement, si ces bases évoluent dans un sens croissant, les tendances dégagées ne sont pas remises en cause mais renforcées.

ANNEXE 6 .-Logiciels divers

Logiciel "PAYSAGE"

```

5  REM *"PAYSAGE" Pierre VIGNES
   Nov.84
10  INPUT "Cas de biorythme ? ";C
   A$
11  INPUT "Nombre de donnees par
   periode ";D
14  MX = 0;MIN = 200;MAX = - 1000

15  DIM V(0); DIM T(0,2); DIM TT(
   17,17,3)
22  PRINT "Dicter,sans decimale,d
   es donnees rapportees a 1280
   ,avec une valeur negative fi
   ctive pour les points echapp
   ant a la modelisation "
24  FOR J = 1 TO 0
26  INPUT V(J)
32  IF MX < V(J) THEN MX = V(J)
33  NEXT J
34  FOR J = 1 TO 0
36  V(J) = V(J) / MX
38  NEXT J
39  REM *"Distance suivante expri
   mee par rapport a un rayon m
   aximum d'indice 100"
40  INPUT "Reperes decimaux (angi
   e en mois,distance au pole %
   ) des extremités du grand di
   ametre ";E,M,F,N
87  INPUT "Choisissez un pas (1,2
   ,4...);TA
88  TA = TA / 100;EE = E - TA * 9;
   MM = M
89  INPUT "Angle d'inclinaison ?
   ";AN
91  AN = AN * 0.0174;CA = COS (AN
   );SA = SIN (AN)
92  FOR JJ = 1 TO 17
93  E = EE + JJ * TA
95  FOR I = 1 TO 17
96  M = MM * (1 - TA * 4.5 + I * T
   A / 2)
97  GOBUB 542
98  TT(JJ,I,1) = 1 - SQR (Z / 00)

99  L = TT(JJ,I,1)
100 IF MAX < L THEN MAX = L
101 IF MIN > L THEN MIN = L
102 NEXT I
103 NEXT JJ
105 FOR JJ = 1 TO 17
107 FOR I = 1 TO 17
109 TT(JJ,I,1) = INT ((TT(JJ,I,1
   ) - MIN) / (MAX - MIN) * 100
   + 0.5)
110 TT(JJ,I,2) = 105 + (81 - I) *
   (JJ * 12 - 102) / 80
111 TT(JJ,I,3) = 182 - (81 - I) *
   (TT(JJ,I,1) * CA + I * 12 *
   SA) / 80
113 NEXT I
115 NEXT JJ
116 HGR2
117 HCOLOR= 3
121 FOR JJ = 1 TO 17
122 FOR I = 1 TO 17
123 IF JJ = 17 THEN 125
124 HPLLOT TT(JJ,I,2),TT(JJ,I,3) TO
   TT(JJ + 1,I,2),TT(JJ + 1,I,3
   )
125 IF I = 17 THEN 127
126 HPLLOT TT(JJ,I,2),TT(JJ,I,3) TO
   TT(JJ,I + 1,2),TT(JJ,I + 1,3
   )
127 NEXT I
128 NEXT JJ

129 HPLLOT 15,176 TO 207,176
130 HPLLOT 15,176 TO 15,TT(1,1,3)
131 HPLLOT 207,176 TO 207,TT(17,1
   ,3)
132 PR# 1
144 PRINT : PRINT : PRINT : PRINT
145 PRINT CHR$( 27);"4"; CHR$( (
   14);
147 PRINT CA$
148 PRINT CHR$( 27);"5"; CHR$( (
   20);
149 PRINT "Paysage des adequatio
   ns"
150 PRINT "E=";EE + TA * 9;"tou-
   ";TA * 8;" M=";MM;"*";1 - T
   A * 4;"a";1 + TA * 4;" F=";
   F;" N=";N
151 PRINT "L'inclinaison est de
   ";AN / 0.0174;" degres"
152 PRINT CHR$( 9);"GE2"
154 PRINT "Cotes relatives des p
   oints"
155 FOR I = 17 TO 1 STEP - 1
156 PRINT
157 FOR JJ = 1 TO 17
158 PRINT " ";
159 L = TT(JJ,I,1)
160 IF L < 100 THEN PRINT " ";
161 IF L < 10 THEN PRINT " ";
162 PRINT L;
163 NEXT JJ
165 NEXT I
166 PRINT
167 PRINT "La cote 100 correspon
   d a l'adequation ";MAX
168 PRINT "La cote 0 correspond
   a l'adequation ";MIN
169 PRINT "L'influence de E appa
   rait en abscisses"
170 PRINT "L'influence de M appa
   rait en ordonnees"
171 PRINT : PRINT : PRINT : PRINT
   : PRINT : PRINT : PRINT
173 PR# 0
174 POKE - 16300,0
175 TEXT
176 END
542 Q = 6.283185 / 0;00 = 0
544 A = M * SIN (Q * E) * 12.8 /
   MX;B = M * COS (Q * E) * 12
   .8 / MX;C = N * SIN (Q * F)
   * 12.8 / MX;D = N * COS (Q
   * F) * 12.8 / MX
546 R = SQR ((A - C) ^ 2 + (B -
   D) ^ 2);Y = (A + C) / 2;X =
   (B + D) / 2
548 G = (B - D) / R;H = (A - C) /
   R;A = 4 / R ^ 2;B = 0;Z = 0
550 FOR J = 1 TO 0
552 IF V(J) < 0 THEN 566
554 T(J,1) = V(J) * SIN (Q * J);
   T(J,2) = V(J) * COS (Q * J)

556 S = (T(J,1) - Y) * G - (T(J,2
   ) - X) * H;C = (T(J,2) - X) *
   G + (T(J,1) - Y) * H
558 T(J,1) = B;T(J,2) = C
562 IF ABS (B) < 1 / 50 OR ABS
   (1 - A * C ^ 2) < 1 / 500 THEN
   566
564 B = B + LOG ( ABS ((1 - A *
   T(J,2) ^ 2) / T(J,1) ^ 2));Z
   = Z + 1
566 NEXT J
568 B = -EXP (B / Z);Z = 0
570 FOR J = 1 TO 0
571 IF V(J) > 0 THEN Z = Z +
   (A * T(J,2) ^ 2 + B * T(J,1)
   ^ 2 - 1) ^ 2
572 IF V(J) < 0 THEN 00 = 00 - 1

573 NEXT J
575 RETURN

```

Maquis 1981.-Relation aire - diversité spécifique

I.-Données expérimentales

Cas	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Relevé manquant	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	0
1	18.4	18.3	18.3	18.6	18.3	18.4	18.8	18.3	18.4	18.2	18.4	18.9	18.0	18.3
2	23.7	23.5	23.6	23.9	23.6	23.9	23.9	23.6	23.9	23.4	23.8	24.5	23.2	23.6
3	26.2	26.0	26.3	26.5	26.3	26.6	26.4	26.2	26.5	26.0	26.3	27.1	25.6	26.2
4	27.8	27.5	28.0	28.2	28.0	28.3	28.1	27.9	28.2	27.7	27.8	28.7	27.0	27.9
5	28.9	28.7	29.2	29.4	29.2	29.4	29.2	29.1	29.4	28.9	28.9	29.8	28.0	29.0
6	29.9	29.6	30.1	30.3	30.1	30.3	30.1	30.0	30.3	29.8	29.7	30.6	28.6	29.9
7	30.6	30.4	30.8	30.9	30.8	30.9	30.8	30.7	30.9	30.6	30.3	31.3	29.1	30.6
8	31.3	31.0	31.4	31.5	31.4	31.5	31.4	31.3	31.5	31.2	30.8	31.7	29.4	31.2
9	31.8	31.6	31.9	31.9	31.9	31.9	31.9	31.9	31.9	31.7	31.1	32.1	29.6	31.6
10	32.3	32.1	32.3	32.3	32.3	32.3	32.3	32.3	32.3	32.3	31.5	32.5	29.8	32.0
11	32.7	32.6	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.7	32.6	31.8	32.8	29.9	32.4
12	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	33.0	32.0	33.0	30.0	32.7
13														33.0

Ces données représentent le nombre moyen d'espèces par ensembles de x relevés (colonne de gauche)

II.-Modélisation

Abs(a)	1.22	0.08	0.05	0.22	0.12	0.15	0.19	0.24	0.11	0.06	0.09	0.08	29.0	0.09
-b	54.1	59.6	49.0	44.8	49.0	43.4	48.6	50.6	44.2	55.1	36.3	36.3	18.5	46.7
c	36.9	37.2	36.6	36.3	36.6	36.2	36.5	36.7	36.3	37.0	34.7	35.8	31.6	36.2
k	1.93	2.16	1.67	1.53	1.69	1.44	1.73	1.74	1.47	1.93	1.22	1.16	1.30	1.61
Adq*1000	9929	9904	9954	9958	9956	9953	9953	9942	9955	9924	9966	9973	9958	9944
-b/c	1.47	1.60	1.34	1.23	1.34	1.20	1.33	1.38	1.22	1.49	1.04	1.02	0.59	1.29
Y3/Y1	1.42	1.41	1.44	1.43	1.43	1.44	1.41	1.44	1.44	1.43	1.43	1.43	1.42	1.43
Yinf/Y1	2.00	2.03	2.00	1.95	2.00	1.97	1.95	2.01	1.97	2.03	1.89	1.89	1.75	1.98

Pour la signification des paramètres, cf Thèse § 2232.

Maquis 1981.-Hiérarchie des volumes

I.-Données expérimentales

Cas	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Releve manquant	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	0
1	11684	11125	12171	10744	10559	10013	9972	10315	10811	9895	9832	11376	11316	10785
2	8110	7411	7424	7072	7167	7844	7608	7942	7719	6798	7201	7839	7401	7463
3	7334	6595	6512	6969	6719	6186	6969	7202	6969	6720	6766	7216	5445	6432
4	6215	6215	3397	5553	5163	5244	5285	4371	6215	6215	5572	6509	4611	5737
5	3464	3427	3377	3519	2631	3357	3053	3091	2659	3252	3405	3523	3523	3252
6	2389	2318	2228	2389	2328	2117	2512	3200	2509	2313	2390	2505	2299	2296
7	1997	1925	2138	2016	1831	2103	2318	2184	2355	2066	2309	2218	2201	2140
8	1945	1428	1912	1320	1462	1848	1824	1925	1960	1954	1829	1912	1943	1777
9	1320	1352	1407	1275	1425	1283	1306	1301	1276	1216	1308	1283	1386	1208
10	1283	1308	1304	943	1308	1146	1068	1294	1053	1213	1283	1278	1283	1184
11	1046	1283	1044	841	1070	1129	943	1283	1018	1020	841	1260	1052	1179
12	969	999	943	830	953	963	841	835	943	845	691	970	911	871
13	835	856	841	772	841	848	835	716	841	754	570	882	841	777
14	595	841	835	698	837	806	689	597	835	637	506	848	819	770
15	559	596	649	567	637	637	567	503	597	566	367	591	606	586
16	506	506	506	503	503	535	506	502	503	506	357	506	582	468
17	375	455	503	494	463	503	503	380	502	503	320	503	503	464
18	331	344	469	441	415	302	332	352	398	462	289	502	426	463
19	277	218	339	331	331	331	331	218	331	331	266	365	323	305
20	218	166	221	201	134	218	218	113	218	199	218	218	191	201
21	105	133	104	102	69	125	127	50	133	126	107	110	107	117
22	32	32	32	32	32	32	32	32	32	32	21	32	32	29
23	21	10	21	21	21	21	21	21	21	14	10	21	21	19
24	10	9	11	11	11	10	11	10	10	9	10	11	9	10
25	7	7	10	10	7	10	10	8	7	7	7	11	9	10
26	7	1	7	7	7	7	7	7	7	6	4	7	4	7
27	4	1	3	4	4	4	4	4	4	4	1	4	1	4
28	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Ces données représentent le produit $R * H$ en m^3 / ha

II.-Modélisation

Premier segment														
-a1	0.270	0.253	0.335	0.247	0.310	0.259	0.273	0.301	0.303	0.232	0.238	0.262	0.281	0.266
b1	9.370	9.285	9.341	9.251	9.297	9.237	9.264	9.306	9.348	9.196	9.207	9.360	9.252	9.275
adéquation	0.992	0.991	0.991	0.993	0.990	0.996	0.992	0.993	0.986	0.989	0.993	0.991	0.995	0.992
Second segment														
-a2	0.184	0.180	0.171	0.168	0.182	0.166	0.172	0.211	0.157	0.169	0.191	0.173	0.177	0.172
b2	8.816	8.794	8.742	8.603	8.769	8.680	8.695	9.028	8.669	8.666	8.775	8.790	8.800	8.704
adéquation	0.987	0.985	0.982	0.980	0.973	0.983	0.987	0.974	0.986	0.985	0.987	0.982	0.983	0.984
Ensemble														
adéquation	0.988	0.986	0.983	0.982	0.977	0.986	0.988	0.978	0.986	0.986	0.988	0.983	0.985	0.986

Pour la signification de ces notions, cf Thèse § 3232

Maquis 1981.-Biorythme de floraison

I.-Données expérimentales

Cas	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Relevé manquant	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	0
Janvier	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	8.0	7.7	8.7	7.7
Février	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	8.0	7.7	4.4	7.7
Mars	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	15.4	16.0	15.4	13.0	15.4
Avril	46.2	46.2	46.2	46.2	46.2	46.2	46.2	46.2	46.2	46.2	44.0	46.2	47.8	46.2
Mai	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	72.0	73.0	73.9	73.0
Juin	50.0	50.0	50.0	50.0	50.0	50.0	50.0	50.0	50.0	50.0	52.0	50.0	47.8	50.0
Juillet	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	30.8	32.0	30.8	30.5	30.8
Août	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	28.0	27.0	21.7	27.0
Septembre	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	27.0	28.0	27.0	21.7	27.0
Octobre	23.0	23.0	23.0	23.0	23.0	23.0	23.0	23.0	23.0	23.0	24.0	23.0	17.4	23.0
Novembre	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	8.0	7.7	8.7	7.7
Décembre	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	8.0	7.7	8.7	7.7

Ces données représentent le taux % de phanérogames fleuries

II.-Traitement statistique et modélisation

Surface envel.%	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.1	11.2	11.1	10.6	11.1
Minimum %	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	7.7	8.0	7.7	4.4	7.7
Maximum %	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	73.0	72.0	73.0	73.9	73.0
Amplitude %	65.4	65.4	65.4	65.4	65.4	65.4	65.4	65.4	65.4	65.4	64.1	65.4	69.5	65.4
Moyenne hiver %	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	11	10	9	10
Moy.printemps %	56	56	56	56	56	56	56	56	56	56	56	56	57	56
Moyenne été %	28	28	28	28	28	28	28	28	28	28	29	28	25	28
Moy.automme %	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	13	12	13
Durée nullité	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pente printan.%	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29	28	29	30	29
Date record	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	17/5	11/5	17/5
Pente estiv.%	-15	-15	-15	-15	-15	-15	-15	-15	-15	-15	-15	-15	-17	-15
Tendance sept.%	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

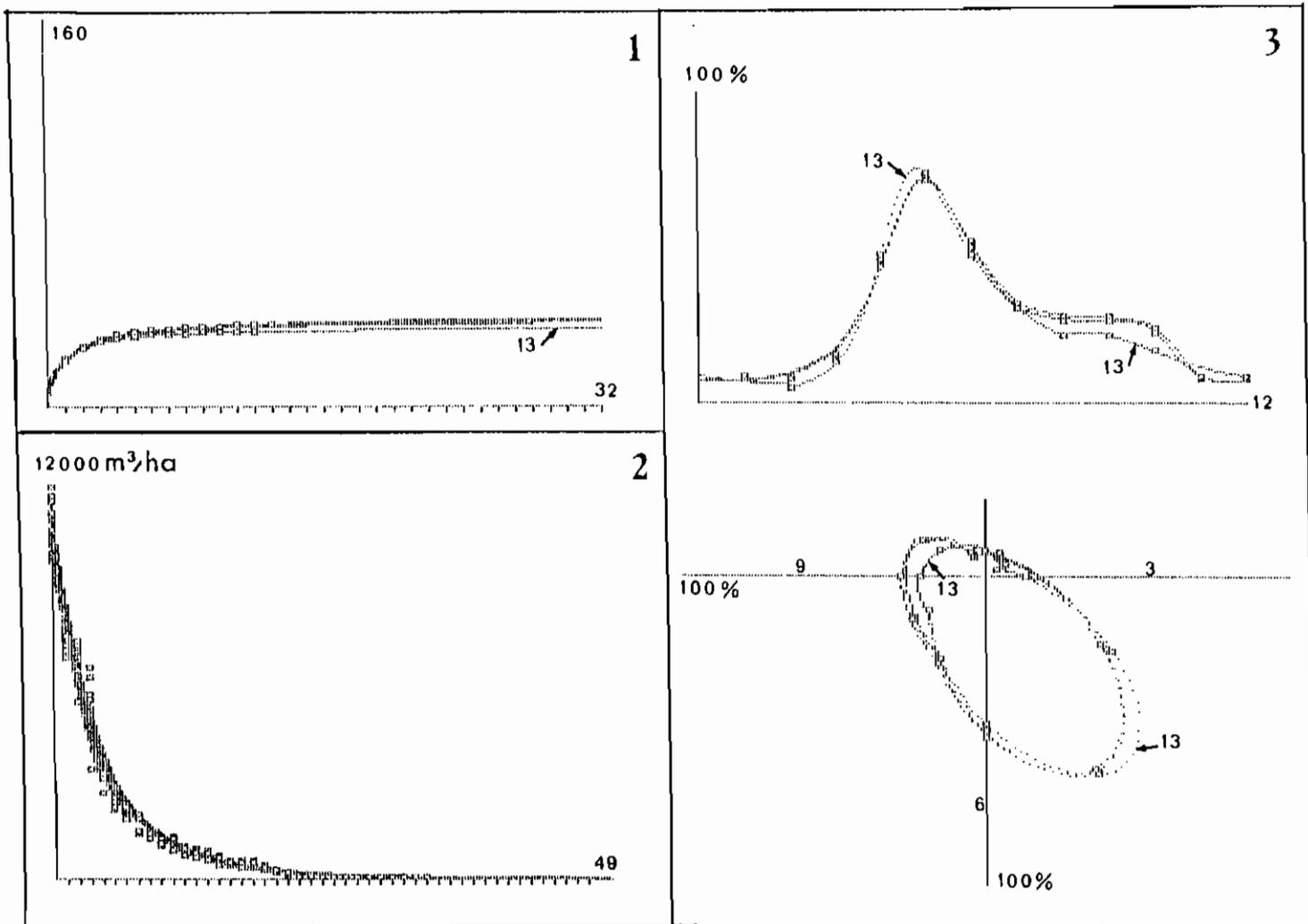
Pour la signification de ces notions, cf Thèse § 4311

Maquis 1981

1.-Relation entre nombre de relevés et diversité spécifique

2.-Hiérarchie des volumes

3.-Biorythme de floraison



Chaque graphique comporte 14 courbes modélisées et un nombre de points expérimentaux qui est de 169 pour le premier, 308 pour le second, 168 pour le troisième ainsi que pour le quatrième. Les courbes et les points se superposent en se confondant plus ou moins sauf - en 1 et en 3 - ceux du "cas numéro 13" (qui correspond à l'ensemble des relevés à l'exclusion du relevé numéro 13).

Maquis 1981 (Colle Noire à Carqueiranne, Var)

Inventaire qualitatif et quantitatif à partir de 13 relevés sur des parcelles de 16 m²

Espèces	Abondance-dominance	Hauteur maximale en cm													Floraison
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Arbutus unedo	. 3 1 3 3 4 4 4 3 4 4 1 2	.	187	140	300	355	340	353	245	280	377	397	221	292	10à1
Asparagus acutifolius	. 1 +	68	124	8à9
Brachypodium ramosum	. . + 5 + . 5 . 3 +	37	100	32	.	104	.	70	91	.	.	.	5à7
Calluna vulgaris	3 1 . 2 . 1 . 1 . .	230	100	.	201	.	142	.	7à10
Calycotome spinosa	1 1 + 1 . . 1 1 1 . 2 1 1	207	204	174	300	.	.	300	200	200	.	205	219	168	4à6
Carex sp.	1 . + . + . + . 1 1 . + +	16	.	3	.	7	.	15	.	13	35	.	7	28	
Cistus salviaefolius	1 + 1 1 + + . 1 + + 1 1 1	123	37	127	150	25	90	.	51	33	88	102	82	107	5à6
Cladonia furcata	1 + 1 .	1.4	4	1.6	.	
Cladonia pyxidata	1 + . . +	0.4	0.4	.	.	0.3	
Erica arborea	1 3 3 4 3 2 2 2 2 4 4 2 3	208	212	207	150	305	215	300	180	260	294	275	217	216	3à5
Erica scoparia	. . + 3 3 1 3 5 . . 2 1 4	.	.	162	200	345	255	305	224	.	.	376	144	364	5à7
Hypnum cupressiforme	2 + 1 . 3 2 . 3 1 2 1 2 2	0.5	1.5	.	.	1.2	0.3	.	.	.	0.9	.	0.2	1	
Juniperus oxycedrus	2 . 2 1 . 1 + 1 2 2 . 1 1	202	.	206	200	.	400	.	174	250	246	.	220	48	Mai
Lavandula stoechas	. + 1 3 . . 1 + 1	.	69	51	140	.	.	153	41	73	4à6
(lichen encroûtant)	. . + . + . + . + 1	?	.	?	.	?	.	?	0.02	.	.	.	
Lonicera implexa	1 + + + 2 1 2 1 ? 1 3 1 2	52	56	122	100	172	300	175	80	.	205	353	112	201	5à6
Myrtus communis	1 2 2 1 4 2 2 3 4 2 2 . .	176	110	135	150	187	145	295	120	170	197	121	.	.	5à7
Phillyrea angustifolia	1 . 1 5 3 1 1 . 1 1 2 1 1	106	.	131	310	156	180	198	.	95	99	74	131	108	4à5
Pinus halepensis	1 2 5 . 1 3 . 1 . 1 1 1 3	175	331	850	.	525	690	.	250	.	480	251	242	550	4à5
Pistacia lentiscus	2 1 1 1 1 . 2 . . 1 2 . +	96	59	89	80	134	.	192	.	.	136	136	.	19	4à6
Quercus coccifera	2 2 2 1 4 3 1 3 2 2 2 1 1	88	134	192	170	127	120	95	50	110	137	87	99	225	4à5
Quercus pubescens 1	152	.	.	4à5
Quercus suber	1 2 2	110	329	118	.	.	4à5
Rhamnus alaternus	. . ? 1 2 1 . . 1	.	.	107	100	144	104	.	.	124	3à4
Rosmarinus officinalis	2 4 2 2 1 2 . 2 + 2 1 1 1	267	170	141	250	134	160	.	100	15	205	149	224	238	1à12
Rubia peregrina	1 + . ? + + . 4 ? + 3 + 1	63	56	.	.	98	70	.	120	.	196	162	82	117	6à7
Selaginella denticulata	. . . + . + 3	?	.	?	
Smilax aspera	. 1 . 1 1 + . . . 2 3 + 1	.	84	.	120	110	140	.	.	.	281	314	94	135	8à10
Spiranthes autumnalis +	27	8à10
Teucrium chamaedrys	. 1 + +	16	23	15	5à9
Thymus vulgaris 1	35	5à10
Viburnum tinus +	9	2à6
X (graminée indét.)	. 2 . 1 2 + . 3 2 . . . 2	.	40	.	100	74	40	.	20	88	.	.	.	63	

Logiciel "RADT"

```

5 REM *RADT Pierre VIGNES Nove
  mbre 85
7 REM *Relation aire/diversite t
  axinom.
8 MM = 0
9 INPUT " Option avec (1) ou sa
  ns (2) listing statistique ?
  ";O
10 INPUT "Nombre de cas ? ";N
11 INPUT "Theme (majuscules !) ?
  ";TH$
12 DIM T(N,37): DIM CA$(N)
15 INPUT " Cas numero ? ";M
16 IF M > MM THEN 20
17 FOR W = 6 TO 37:T(M,W) = 0
19 NEXT W
20 INPUT " Association ? ";CA$(
  M)
25 REM *Traitement statistique
30 INPUT " Nb de releves, nb d'
  especes ? ";R,E
32 T(M,1) = R
35 FOR W = 1 TO R:X = 0
40 PRINT " Nb esp. pres. chacun
  e ds ";W;" rel.:";
45 INPUT A
50 IF A = 0 THEN 70
55 FOR Z = 1 TO R
60 X = X * (1 - W / (R - Z + 1)) +
  W / (R - Z + 1):T(M,Z + 5) =
  T(M,Z + 5) + A * X
65 NEXT Z
70 NEXT W
75 REM *Modelisation
80 L = INT (R / 3 + .5)
85 INPUT " K = ";KK
90 IF KK = 999 THEN 155
95 K = KK
100 X = 1 / (R + K):Z = 1 / (1 +
  K):W = 1 / (L + K)
105 A = ((T(M,6) - T(M,R + 5)) /
  (Z - X) - (T(M,L + 5) - T(M,
  R + 5)) / (W - X)) / (Z - W)
110 B = ((T(M,L + 5) - T(M,R + 5)
  ) * (Z + X) / (W - X) - (T(M
  ,6) - T(M,R + 5)) * (W + X) /
  (Z - X)) / (Z - W)
115 C = T(M,6) - A * Z ^ 2 - B *
  Z:P = 0:Q = 0
120 FOR I = 1 TO R
125 Q = Q + T(M,I + 5)
130 P = P + (T(M,I + 5) - A / (I +
  K) ^ 2 - B / (I + K) - C) ^
  2
135 NEXT I
140 AD = 1 - SQR (P * R) / Q
145 PRINT " Adequation = ";AD,"
  Min = ";A / K ^ 2 + B / K +
  C;" Max = ";C
150 GOTO 85
155 T(M,2) = A:T(M,3) = B:T(M,4) =
  C:T(M,5) = K
156 IF O = 2 THEN 220
157 PR# 1
160 PRINT : PRINT : PRINT CA$(M)

162 PRINT " Nb releves=";R;" Nb
  especes=";E
165 PRINT : PRINT "Dans l'equati
  on Y=a/(X+k)^2 + b/(X+k) + c"

170 PRINT " a=";A;" b=";B;" c
  =";C;" k=";K
175 PRINT " Adequation=";AD
180 PRINT " b/c=";B / C;" Y3/Y
  1=";T(M,8) / T(M,6);" Yinf/
  Y1=";C / T(M,6)
185 PRINT " Nb moy.esp.pr surf.
  nulle=";A / K ^ 2 + B / K +
  C
190 PRINT " Nb moy.esp.pr surf.
  inf. ="; INT (C + .5)
195 PRINT : PRINT " Nb moyens e
  xperimentaux d'especes ;"
200 FOR I = 6 TO R + 5
205 PRINT " pour ";I - 5;" rele
  v. : "; INT (T(M,I) * 100 +
  .5) / 100
210 NEXT I
215 PR# 0
220 INPUT "Termine (1=oui 2=non)
  ? ";S
225 IF S = 2 THEN 15
227 PRINT "Ajuster le feuillet d
  'imprimante !"
228 STOP
230 REM *Representation graphiqu
  e
235 HGR2 : HCOLOR= 3
240 HPLLOT 15,176 TO 207,176
245 HPLLOT 15,16 TO 15,176
250 FOR Z = 1 TO N
255 A = T(Z,2):B = T(Z,3):C = T(Z
  ,4):K = T(Z,5)
260 FOR W = 0 TO 192: X = W + 15:
  Y = INT (175.5 - A / (W / 6
  + K) ^ 2 - B / (W / 6 + K) -
  C)
261 IF W = 0 THEN 267
265 HPLLOT XX,YY TO X,Y
267 XX = X:YY = Y
270 NEXT W
275 NEXT Z
280 FOR Z = 1 TO N
285 FOR W = 6 TO T(Z,1) + 5
290 X = 15 + (W - 5) * 6:Y = INT
  (175.5 - T(Z,W))
295 HCOLOR= 4
300 HPLLOT X,Y
305 HCOLOR= 3
310 HPLLOT X - 1,Y - 1 TO X - 1,Y
  + 1
315 HPLLOT X - 1,Y + 1 TO X + 1,Y
  + 1
320 HPLLOT X + 1,Y - 1 TO X + 1,Y
  + 1
325 HPLLOT X + 1,Y - 1 TO X - 1,Y
  - 1
330 NEXT W
335 NEXT Z
340 FOR W = 1 TO 32
345 HPLLOT 15 + W * 6,177: HPLLOT
  15 + W * 6,178
350 NEXT W
355 PR# 1
360 PRINT CHR$( 9);"G2"
362 PRINT " ";TH$
365 FOR W = 1 TO N
367 PRINT CHR$( 15);
370 PRINT " ";W;" ";CA$(W)
372 PRINT CHR$( 18);
375 NEXT W
380 PR# 0
385 TEXT

```

Logiciel "RELIEF"

```

5  REM *RELIEF (HIERARCHIE DES BI
    OMASSES)
7  INPUT "Grand (1) ou petit (2)
    graphique ? ";D
10  DIM T(48,9): DIM U(48,9): DIM
    V(9,2)
12  PRINT "Taper 1 pour espee ab
    sente"
15  INPUT "Nombre d'espees ?";E
20  FOR W = 1 TO E
25  PRINT "Rang numero ";W;" P E
    A H ? "
30  FOR Z = 1 TO 4
32  INPUT U(W,Z)
40  NEXT Z
45  U(W,5) = U(W,1):U(W,6) = U(W,2
    ):U(W,7) = U(W,3):U(W,8) = U
    (W,4):U(W,9) = U(W,5)
46  FOR Z = 1 TO 9
47  T(W,Z) = 162 - LOG (U(W,Z)) *
    14.7 + 3 * (Z - 1)
48  NEXT Z
50  NEXT W
99  HGR2 : HCOLOR= 3
100 HPLOT 11,26 TO 59,2: HPLT 1
    1,186 TO 59,162: HPLT 155,1
    86 TO 203,162
102 HPLT 11,26 TO 11,186: HPLT
    11,186 TO 155,186: HPLT 59,
    2 TO 59,162: HPLT 59,162 TO
    203,162
103 HPLT 11,152 TO 59,128: HPLT
    59,128 TO 203,128: HPLT 203
    ,128 TO 155,152: HPLT 155,1
    52 TO 11,152
120 FOR W = 1 TO E
125 FOR Z = 1 TO 9
130 IF W = E THEN 132
131 IF U(W + 1,Z) > 1 THEN 135
132 IF U(W,Z) = 1 THEN 140
133 V(Z,1) = 59 + (W - 1) * 3 - (
    Z - 1) * 6:V(Z,2) = T(W,Z): GOTO
    140
135 HPLT 59 + (W - 1) * 3 - (Z -
    1) * 6,T(W,Z) TO 59 + W * 3 -
    (Z - 1) * 6,T(W + 1,Z)
140 IF Z = 9 THEN 150
141 IF U(W,Z) = 1 OR U(W,Z + 1) =
    1 THEN 150
145 HPLT 59 + (W - 1) * 3 - (Z -
    1) * 6,T(W,Z) TO 59 + (W - 1
    ) * 3 - Z * 6,T(W,Z + 1)
150 NEXT Z
155 NEXT W
156 FOR Z = 1 TO 8
157 HPLT V(Z,1),V(Z,2) TO V(Z +
    1,1),V(Z + 1,2)
158 NEXT
160 PR# 1
161 IF D = 2 THEN 167
165 PRINT CHR$(9);"G2E"
166 GOTO 170
167 PRINT CHR$(9);"G2"
170 PR# 0
175 TEXT
177 INPUT "Veux-tu recommencer (
    1=oui 2=non)";R
178 IF R = 1 THEN 160

```

```

5 REM *HIV02 Pierre VIGNES Dec
  1985
7 REM *Hierarchie des volumes ou
  des biomasses
8 INPUT "Milieu terrestre (1) ou
  marin (2) ? ";R1
9 INPUT "Listing statistique (1=
  oui 2=non) ? ";R2
10 INPUT "Graphe logarithmique (
  1=oui 2=non) ? ";R3
11 INPUT "Graphe normal (1=oui
  2=non) ? ";R4
12 INPUT "Sous-titre ? ";ST#
14 H = 4;C = 192
15 DIM T(C / H + 1)
16 REM *TRAITEMENT STATISTIQUE
17 INPUT "Nombre d'especes ? ";E

18 FOR W = 1 TO E
19 PRINT " Volume ou masse de l'
  espece ";W;" ";
20 INPUT V;T(W) = LOG (V); IF R
  1 = 1 THEN T(W) = T(W) + 5
21 NEXT
22 FOR W = 1 TO 5
23 S1 = S1 + T(W)
24 NEXT
25 FOR W = 5 TO E
26 S2 = S2 + T(W)
27 NEXT
30 REM *MODELISATION
32 REM *LOG(Y)=A.X + B
35 INPUT "A1 ? ";AA
40 IF AA = 999 THEN 69
42 A1 = AA
43 L = 0
45 FOR W = 1 TO 5
50 L = L + (T(W) - S1 / 5 - A1 *
  (3 - W)) ^ 2
55 NEXT
60 Q1 = 1 - SQR (L * 5) / S1
65 PRINT " Adequation = ";Q1
68 GOTO 35
69 B1 = S1 / 5 + A1 * 2
70 INPUT "A2 ? ";AA
72 IF AA = 999 THEN 95
73 A2 = AA
74 M = 0
75 FOR W = 5 TO E
80 M = M + (T(W) - S2 / (E - 4) -
  A2 * (E / 2 + 2.5 - W)) ^ 2
85 NEXT
86 Q2 = 1 - SQR (M * (E - 4)) /
  S2
90 PRINT " Adequation = ";Q2
92 GOTO 70
95 B2 = S2 / (E - 4) + A2 * (E /
  2 + 1.5)
100 O = (B1 - B2) / (A1 - A2) * H

12B IF R2 = 2 THEN 182
129 PRINT "Ajustez l'imprimante
  !"; STOP
130 PR# 1
132 PRINT : PRINT
135 PRINT ST#
140 PRINT " Nombre d'especes ret
  enues : ";E
145 PRINT " Dans l'equation Log(
  Y)=a.X+b"
146 PRINT " Premier secteur : A=
  ";A1;" B=";B1
147 PRINT " avec une adequation
  de ";Q1
148 PRINT " Deuxieme secteur : A
  =";A2;" B=";B2
150 PRINT " avec une adequation
  de ";Q2
155 PRINT " L'adequation globale
  est de ";(Q1 * 5 + Q2 * (E -
  4)) / (E + 1)
175 PR# 0

```

Logiciel "HIV02"

```

181 REM *REPRESENTATION GRAPHIQU
  E
182 IF R3 = 2 THEN 186
183 K = 1;G = 11: IF R1 = 1 THEN
  205
184 G = 14.7
185 GOTO 205
186 TEXT : IF R4 = 2 THEN END
187 K = 2;G = .02: IF R1 = 1 THEN
  205
188 G = .03
205 HGR2 : HCOLOR= 3
210 HPLOT 15,176 TO C + 15,176
215 HPLOT 15,16 TO 15,176
220 FOR W = 0 TO 0:X = W + 15
222 IF K = 2 THEN 228
225 Y = INT (175.5 - (B1 - A1 *
  W / H) * G)
226 GOTO 235
228 Y = INT (175.5 - EXP (B1 -
  5 * (2 - R1) - A1 * W / H) *
  G)
235 IF W = 0 THEN 245
240 IF Y > 12 AND YY > 12 THEN HPLOT
  XX,YY TO X,Y
245 XX = X;YY = Y
247 NEXT
248 FOR W = 0 TO C:X = W + 15
249 IF K = 2 THEN 252
250 Y = INT (175.5 - (B2 - A2 *
  W / H) * G)
251 GOTO 254
252 Y = INT (175.5 - EXP (B2 -
  5 * (2 - R1) - A2 * W / H) *
  G)
254 IF XX > 14 AND X > 14 AND YY
  > 11 AND Y > 11 AND Y < 191
  THEN HPLOT XX,YY TO X,Y
255 XX = X;YY = Y
256 NEXT
257 IF K = 1 THEN 265
258 FOR W = 1 TO E
259 T(W) = EXP (T(W) - 5 * (2 -
  R1))
260 NEXT
265 FOR W = 1 TO E
270 X = 15 + (W - 1) * H;Y = INT
  (175.5 - T(W) * G)
271 IF Y < 13 THEN 310
275 HCOLOR= 4
280 HPLOT X,Y
285 HCOLOR= 3
290 HPLOT X - 1,Y - 1 TO X - 1,Y
  + 1
295 HPLOT X - 1,Y + 1 TO X + 1,Y
  + 1
300 HPLOT X + 1,Y - 1 TO X + 1,Y
  + 1
305 HPLOT X + 1,Y - 1 TO X - 1,Y
  - 1
310 NEXT W
315 FOR W = 1 TO C / H
320 HPLOT 15 + W * H,177 TO 15 +
  W * H,178
325 NEXT W
330 PR# 1
335 PRINT CHR# (9);"Q2"
340 PRINT CHR# (27);"M";
345 PRINT " ";ST#;
350 PRINT CHR# (27);"P";
355 PR# 0
357 TEXT
360 IF K < 2 THEN 186

```

```

1  REM *PLI3  Pierre VIGNES  1985

3  REM *Version sans mouvement
4  INPUT "Nombre de stades ? ";S
5  INPUT "Cas ? ";CA#
6  DIM T(S,48): DIM V(2,S,49)
7  PRINT "Data en lignes 10,11,12
  ,13"
10 DATA 13,14,15,17,19,23,28,37,
  54,87,146,231,332,445,565,69
  0,813,928,1025,1096,1133,113
  4,1100,1038,954,858,755,651,
  549,450,354,246,247,237,218,
  194,167,141,115,91,69,49,30,
  13,13,12,12,13
11 DATA 42,44,49,54,63,74,91,116
  ,151,200,264,340,428,526,630
  ,738,844,940,1017,1067,1083,
  1065,1014,939,848,749,649,55
  2,460,375,299,223,214,201,18
  7,173,159,146,134,121,109,95
  ,79,38,37,37,38,39
12 DATA 82,85,90,96,105,116,132,
  153,182,222,275,344,431,533,
  645,757,859,937,984,997,981,
  943,889,828,764,700,638,580,
  523,470,419,375,385,390,385,
  367,335,291,244,201,165,138,
  117,102,91,83,77,81
13 DATA 24,25,28,32,37,44,56,76,
  107,155,220,298,387,483,583,
  681,772,850,907,938,940,915,
  868,803,727,645,562,479,399,
  322,251,225,203,184,167,152,
  140,129,119,109,99,88,75,57,
  22,8,0,22
15 FOR W = 1 TO S: FOR Z = 1 TO
  48
25 READ T(W,Z)
26 NEXT Z: NEXT W
41 A = - 10: B = - 14: L = 131: M =
  65
45 HGR2 : HCOLOR= 3
50 FOR Z = 1 TO 48: FOR W = 1 TO
  S
60 C = INT (L - A * (W - 1) - T(
  W,Z) / 10 + 0.5)
65 D = INT (M + (Z * 4) + B * (W
  - 1) + 0.5)
68 IF W > S - 1 THEN 85
80 HPLOT D,C TO D + B, INT (L -
  A * W - T(W + 1,Z) / 10 + 0.
  5)
85 IF Z > 47 THEN 130
120 HPLOT D,C TO D + 4, INT (L -
  A * (W - 1) - T(W,Z + 1) / 1
  0 + 0.5)
130 NEXT W: NEXT Z
140 HPLOT M + 192,L TO M + 192 +
  B * (S - 1),L - A * (S - 1)
145 HPLOT M + 4,L TO M + 4 + B *
  (S - 1),L - A * (S - 1)
150 HPLOT M + 4,L TO M + 192,L
151 HPLOT M + 4 + B * (S - 1),L -
  A * (S - 1) TO M + 192 + B *
  (S - 1),L - A * (S - 1)
152 HPLOT M + 4 + B * (S - 1),L -
  A * (S - 1) + 1 TO M + 192 +
  B * (S - 1),L - A * (S - 1) +
  1

```

Logiciel "PLI3"

```

153 PR# 1
154 PRINT CA#
155 PRINT CHR# (9);"G2"
156 PR# 0
175 FOR K = 1 TO 2
176 N = 72 * K - 54
180 A = N * 3.1416 / 180
290 FOR W = 1 TO S
295 C = 84.5 + COS (A) * (115 -
  46 * W)
297 FOR Z = 1 TO 48
300 V(1,W,Z) = INT (C + SIN (0.
  1309 * Z) * T(W,Z) * SIN (A
  ) / 8)
305 V(2,W,Z) = INT (190.5 + COS
  (0.1309 * Z) * T(W,Z) / 8)
306 NEXT Z
307 V(1,W,49) = V(1,W,1)
308 V(2,W,49) = V(2,W,1)
310 NEXT W
347 HGR2
348 HCOLOR= 3
351 HPLOT 190,84 + INT ( COS (A
  ) * 69 + 0.5) TO 190,84 - INT
  ( COS (A) * 69 + 0.5)
355 FOR W = 1 TO S
365 C = INT (84.5 + COS (A) * (
  115 - 46 * W))
370 FOR Z = 1 TO 48
371 X1 = V(2,W,Z): Y1 = V(1,W,Z): X
  2 = V(2,W,Z + 1): Y2 = V(1,W,
  Z + 1)
390 HPLOT X1,Y1 TO (X1 + X2) / 2
  ,(Y1 + Y2) / 2 TO X2,Y2
395 IF W < S AND Z / 4 = INT (Z
  / 4) THEN HPLOT V(2,W + 1,
  Z),V(1,W + 1,Z) TO V(2,W,Z),
  V(1,W,Z)
400 IF Z / 4 = INT (Z / 4) THEN
  HPLOT V(2,W,Z),V(1,W,Z) TO
  190,C
415 NEXT Z
419 NEXT W
421 PR# 1
422 PRINT CHR# (9);"G2"
423 PR# 0
424 NEXT K
425 TEXT
430 STOP

```

BIBLIOGRAPHIE
TABLE DES ILLUSTRATIONS
TABLE DES MATIERES

 B I B L I O G R A P H I E

- ALBERT A., JAHANDIEZ E. (1908).- Catalogue des plantes vasculaires croissant naturellement dans le département du Var.- Paris, P. Klincksieck Ed.
- AUBERT G., BOREL L., LAVAGNE A., MOUTTE P. (1965).- Feuille d'Embrun-Est.- Documents pour la carte de végétation des Alpes.- Lab. Biol. Vég. Univ. Grenoble
- AUGIER H., BOUDOURESQUE C.F. (1976).- Végétation marine de l'île de Port-Cros ; la baie de Port-Man et le problème de la régression de l'herbier de posidonie.- Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille
- BARBERO M., LOISEL R. (1983).- Les chênaies vertes du Sud-Est de la France méditerranéenne. Valeurs phytosociologiques, dynamiques et potentielles.- Phytocoenologia 11 (2)
- BENSIMON E. (1967).- Etude de la végétation des horizons superficiels de l'étage infralittoral dans le port de Bandol (Var).- D.E.S. Marseille
- BERTHIER S. (1967).- Contribution à l'étude sociologique des peuplements du port de St-Raphaël (Var).- D.E.S. Marseille
- BIGOT L. (1965).- Essai d'écologie quantitative sur les invertébrés de la sansouire camarguaise.- Mém. Soc. Zool. France
- BOUDOURESQUE C.F. (1971).- Contribution à l'étude phytosociologique des peuplements algaux des côtes varoises.- Vegetatio, Pays-Bas, 22 (1-3)
- BOUDOURESQUE C.F. (1974).- Aire minima et peuplements algaux marins.- Soc. Phycol. France, 19
- BOURNERIAS M. (1968).- Guide des groupements végétaux de la Région Parisienne.- Paris, SEDES Ed.
- CARVOU A. (1967).- Etude de la végétation des horizons superficiels de l'étage infralittoral dans le port des Lecques (Var).- D.E.S. Marseille
- CARVOU A., GADEA E., VIGNES P. (1968).- Distribution comparée de 20 dominantes du peuplement algal dans le port des Lecques et le port de St-Elme (Var).- Ann. Soc. Sc. Nat. Archéol. Toulon et Var
- DAJOZ R. (1972).- Précis d'Ecologie.- Dunod Ed.
- DAVID A. (1969).- Contribution à l'étude écologique et phytosociologique des peuplements marins du port de St-Aygulf (Var).- D.E.S. Marseille
- DUVIGNEAUD P. (1962).- La synthèse écologique.- Doin Ed.
- FELDMANN J. (1937).- Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée, la côte des Albères.- Thèse Rouen
- FOURNIER P. (1936).- Les quatre flores de la France.- Lechevalier Ed.
- FRONTIER S. (1976).- Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes.- Journal Rech. Océan. Union Océan. France I (3)
- GADEA E. (1967).- Contribution à l'étude écologique et phytosociologique des peuplements marins des horizons superficiels de l'étage infralittoral dans le port de St-Elme (Var).- D.E.S. Marseille

- GALANGAU J., VIGNES P. (1977).- Le quatrième niveau.- Ann. Soc. Sc. Nat. Archéol. Toulon et Var
- GALANGAU J., VIGNES P. (1979).- Les rythmes biologiques cycliques.- Ann. Soc. Sc. Nat. Archéol. Toulon et Var
- GASQUET J. (1968).- Contribution à l'étude écologique et phytosociologique des peuplements marins du port de Carqueiranne (Var).- D.E.S. Marseille
- GAYRAL P. (1966).- Les Algues des côtes françaises.- Doin Ed.
- GEORGES D., IDELMANN S., RICHARD L. (1984).- Les rythmes biologiques.- C.R.D.P et C.D.D.P. Acad. Grenoble
- GUICHENEZ J., VIGNES P. (1973).- Aspects quantitatifs de l'occupation de l'espace par les espèces végétales concurrentes dans quelques peuplements naturels.- Ann. Soc. Sc. Nat. Archéol. Toulon et Var
- HALBERG F. (1969).- Chronobiologie : rythmes et physiologie statistique.- in Theoretical Physics and Biology, Amsterdam, M. Marois Ed.
- HUVE P. (1953).- Compte-rendu préliminaire d'une expérience de peuplement de surfaces immergées.- Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume 8 (3)
- JACOB F. (1970).- La logique du vivant.- N.R.F. Ed.
- LACOSTE A., SALANON R. (1969).- Eléments de Biogéographie.- F.NATHAN Ed.
- LAVAGNE A. (1964).- Le mélèze dans la vallée de l'Ubaye ; ses groupements naturels ; le phénomène "per descensum".- Ann. Sc. Forest. XXXI (4)
- LAVAGNE A., VIGNES P. (1981).- Essai de modélisation des cycles de floraison de 16 phytocénoses du Sud-Est de la France.- Biologie-Ecologie méditerranéenne VIII (1) Ann. Univ. Provence
- LEBRETON J.D., MILLIER C. (1982).- Modèles dynamiques déterministes en biologie.- Masson Ed.
- LEPART J. (1984).- Thèse de Doctorat de 3ème Cycle Montpellier
- LOISEL R. (1976).- La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français.- Thèse Marseille
- LOISEL R., VIGNES P. (1983).- Les cycles de floraison des syntaxons du Sud-Est méditerranéen français : Approche statistique et modélisée ; I) Recherche de corrélations entre variables.- Ecologia Mediterranea IX (3-4)
- LOISEL R., VIGNES P. (1984).- Les cycles de floraison des syntaxons du Sud-Est méditerranéen français : Approche statistique et modélisée ; II) Caractérisation des formations végétales et des syntaxons s'y rapportant.- Ecologia Mediterranea X (1-2)
- MAGGI P. (1967).- Contribution à l'étude des peuplements des horizons superficiels de l'étage infralittoral du port de St-Mandrier (Var).- D.E.S. Marseille
- MAZLIAK P. (1972).- De la molécule à la cellule.- Nouvelle Critique n°58
- MEZE A. (1968).- Etude phytosociologique des horizons superficiels de l'étage infralittoral au port de la Coudourière (Var).- D.E.S. Marseille
- MILLET B. (1978).- Les rythmes biologiques.- C.R.D.P. Besançon
- MOLINIER René, MOLINIER Roger, TALLON G. (1959).- L'excursion en Provence de l'Association Internationale de Phytosociologie.- Imprimerie Générale de Provence Marseille
- MOLINIER René, MOLINIER Roger (1971).- La forêt méditerranéenne en Basse Provence.- Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille XXI

- MOLINIER Roger (1958).- Etude des biocénoses marines du Cap Corse.- Thèse Marseille
- MOLINIER Roger (1960).- Etude des biocénoses marines du Cap Corse.- Vegetatio Pays-Bas, IX (3-5)
- MOLINIER Roger, PICARD J. (1962).- Recherches sur les herbiers de phanérogames marines du littoral méditerranéen français.- Ann. Inst. Oc. XXVII (3)
- MOLINIER Roger, PONS A. (1955).- Contribution à l'étude des groupements végétaux du Lautaret et du versant Sud du Galibier.- Bull. Soc. Sc. Dauphiné
- MOLINIER Roger, VIDAL M. (1963).- Etudes écologiques et biocénétiques dans la baie du Brusuc (Var).- Bull. Inst. Océan. Monaco 1273
- MOLINIER Roger, VIGNES P. (1966).- Les problèmes de l'écobiocénétique dans les domaines continental et océanique.- Ann. C.R.D.P. Aix-Marseille
- MOLINIER Roger, VIGNES P. (1971).- Ecologie et Biocénétique.- Delachaux et Niestlé Ed.
- MORERE J.L. (1987).- Sciences Naturelles Seconde.- Hachette Ed.
- ODUM E.P., ODUM H.T. (1960).- Fundamentals of ecology.- W.B. Saunders Ed. XVII
- OZENDA P. (1964).- Biogéographie végétale.- Doin Ed.
- OZENDA P. (1972).- Documents pour la carte de la végétation des Alpes ; tables et résumés des volumes I à IX.- Lab. Biol. Vég. Grenoble et Lautaret
- PERES J.M. (1961).- Océanographie biologique et biologie marine ; 1) La vie benthique.- P.U.F. Ed.
- PERES J.M., DEVEZE L. (1963).- Océanographie biologique et biologie marine ; 2) La vie pélagique.- P.U.F. Ed.
- RAUNKIAER (1905).- Types biologiques pour la géographie botanique.- Bull. Acad. Sciences et Lettres du Danemark
- REINBERG (1974).- Des rythmes biologiques à la chronobiologie.- Gauthier-Villars Ed.
- REY P. (1960).- Essai de phytocénétique biogéographique.- Thèse Toulouse
- ROSNAY J. de (1975).- L'origine de la vie.- Editions du Seuil Ed.
- SCHMITHÜSSEN J. (1961).- Allgemeine Vegetationsgeographie.- Berlin, De Gruyter Editeur
- SICSIC M. (1966).- Contribution à l'étude biocénétique du milieu portuaire de Saint-Pierre d'Hyères (Var).- D.E.S. Marseille
- SICSIC M., VIGNES P. (1966).- L'intérêt biologique des milieux portuaires.- Ann. Soc. Sc. Nat. Archéol. Toulon et Var
- SPIGA J. (1969).- Contribution climatologique et édaphologique à l'étude écobiocénétique de 19 milieux portuaires (Var et Cap Corse).- D.E.S. Marseille
- TEILHARD de CHARDIN P. (1948).- Le phénomène humain.- Editions du Seuil Ed.
- THINON M. (1978).- La pédoanthracologie ; une nouvelle méthode phytocronologique depuis le Néolithique.- Compte-rendu Acad. Sc. Paris 287 série.D
- VALLET G., VIGNES P. (1967).- Les composantes floristiques, faunistiques, climatiques et édaphiques d'un milieu de vie naturel ; les effets écologiques de leurs rapports (plage de l'Almanarre, Presqu'île de Giens).- C.R.D.P. Aix-Marseille

- VIGNES E., VIGNES P. (1969).- Le coefficient d'expansion des algues ; recherches méthodologiques préliminaires.- Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille XXIX
- VIGNES P. (1964).- Contribution à l'étude biocénotique du milieu portuaire des Salins d'Hyères (Var).- D.E.S. Marseille
- VIGNES P. (1966).- Etude écologique et phytosociologique du peuplement végétal d'un petit domaine.- C.R.D.P. d'Aix-Marseille
- VIGNES P. (1968).-Etude écologique de peuplements marins superficiels sur substrat rocheux (baie de Cavalas, Var).- C.R.D.P. D'Aix-Marseille
- VIGNES P. (1973).- Exploitation globale de faits notés au cours d'explorations écologiques en milieux terrestre et marin.- Bull. liaison Prof. Biol. Géol. C.R.D.P. de Nice
- VIGNES P. (1975).- Les cycles de floraison des groupements végétaux.- Ann. Soc. Sc. Nat. Archéol. Toulon et Var
- VIGNES P. (1976, réédité modifié 1977).- Les séries fondamentales de peuplements, dans l'espace et dans le temps, en milieux terrestre et marin.- Ann. C.R.D.P. Nice 1
- VIGNES P. (1979).- Modélisation de biocénoses.- Informatique et Biologie, Congrès A.P.B.G. Toulouse, C.R.D.P. de Toulouse
- VIGNES P. (1980).- Relation entre la surface prospectée et le nombre d'espèces végétales dans les peuplements naturels.- Ann. Soc. Sc. Nat. Archéol. Toulon et Var
- VIGNES P. (1985).- La renaissance du maquis après l'incendie ; chronique d'une enquête au Lycée Dumont d'Urville (Toulon).- Faune et Nature 27 Assoc. Région. Protect. Oiseaux Nat. (Sanary)
- VIGNES P. (1987).-Ces végétaux que l'on nomme des herbes.- Faune et Nature 29 Assoc. Région. Protect. Oiseaux Nat. (Sanary)

 TABLE DES ILLUSTRATIONS

PLANCHES	pages
1 Les onze ports varois étudiés sur 52 "stations"	8
2 Distribution comparée de 20 espèces marines dans les ports des Lecques et de St-Elme	10
3 Exemples de périodicité et d'affinités stationnelles d'espèces algales	15
4 Deux exemples de "paysage des adéquations"	26
5 Relation superficie / nombre d'espèces ; exemple de traitements statistiques et de modélisation	38
6 Données expérimentales pour la relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces	41
7 Options de modélisation de la relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces	46
8 Relation nombre de relevés / nombre d'espèces, caractérisation des cas ALPHA, BETA, GAMMA	48
9 Relation nombre de relevés / nombre d'espèces, caractérisation des divers groupements	55
10 Relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces, groupements portuaires, maquis à bruyère arborescente, garrigue à bruyère multiflore	57
11 Relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces, pelouses	58
12 Relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces, matorrals calcicoles, calcifuges, et formations préforestières sclérophylles	59
13 Relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces, formations forestières sclérophylles, formations forestières caducifoliées	60
14 Hiérarchie des biomasses dans 2 groupements végétaux portuaires varois affiliés à l'ordre des <i>Cystoseiretalia</i> ; données expérimentales	71
15 Hiérarchie des biomasses dans 3 groupements végétaux portuaires varois affiliés à l'ordre des <i>Ulvetalia</i> ; données expérimentales	72
16 Hiérarchie des biomasses dans 5 groupements végétaux portuaires varois ; données expérimentales synthétiques	73
17 Hiérarchie des volumes dans un maquis à bruyère arborescente et une garrigue à bruyère multiflore ; données expérimentales	74
18 Cycle annuel de la hiérarchie des biomasses des espèces algales dans 5 groupements portuaires varois	77
19 Modélisation de la hiérarchie des espèces en fonction de leur poids égoutté dans 5 groupements végétaux portuaires varois	79
20 Modélisation de la hiérarchie des espèces en fonction du volume des enveloppes dans un maquis à bruyère arborescente et une garrigue à bruyère multiflore	80
21 Hiérarchie des biomasses de producteurs dans le <i>Cystoseiretum strictae</i>	85
22 Hiérarchie des biomasses de producteurs dans le <i>Cystoseiretum crinitae</i>	86
23 Hiérarchie des biomasses de producteurs dans le <i>Ceramio-Ulvetum</i>	87
24 Hiérarchie des biomasses de producteurs dans l' <i>Ulvo-Antithamnetum plumulae</i>	88
25 Hiérarchie des biomasses de producteurs dans le groupement à <i>Codium fragile</i>	89
26 Hiérarchie des biomasses de producteurs dans les ports varois, aux quatre saisons, tous groupements végétaux confondus	90
27 Hiérarchie des biomasses de producteurs, toutes saisons confondues, dans les groupements affiliés à l'ordre des <i>Cystoseiretalia</i>	91
28 Hiérarchie des biomasses de producteurs, toutes saisons confondues, dans le <i>Ceramio-Ulvetum</i> et l' <i>Ulvo-Antithamnetum plumulae</i>	92
29 Hiérarchie des biomasses de producteurs, toutes saisons confondues, dans le groupement à <i>Codium fragile</i> et tous les groupements portuaires confondus	93
30 Hiérarchie des volumes de producteurs enveloppés dans un maquis à bruyère arborescente, de 1973 à 1977	95
31 Hiérarchie des volumes de producteurs enveloppés dans un maquis à bruyère arborescente, de 1978 à 1981	96

PLANCHES	pages
32 Hiérarchie des volumes de producteurs enveloppés dans une garrigue à bruyère multiflore, de 1974 à 1978	97
33 Hiérarchie des volumes de producteurs enveloppés dans une garrigue à bruyère multiflore, de 1979 à 1982	98
34 Hiérarchie des volumes de producteurs enveloppés dans un maquis à bruyère arborescente et une garrigue à bruyère multiflore, toutes années confondues	99
35 Hélices chronobiologiques	104
36 Exemple de modélisation dielliptique d'un biorythme annuel (floraison)	106
37 Données expérimentales pour des biorythmes annuels (milieux terrestres)	108
38 Etapes de la modélisation elliptique	114
39 Logiciel "BIORYTHME"	116
40 Modélisation de biorythmes annuels	119
41 Eléments graphiques remarquables des courbes de biorythmes	123
42 Cycles de floraison de groupements végétaux divers, éléments remarquables des graphiques polaires et cartésiens	125
43 Représentation cartésienne des cycles annuels de 5 groupements portuaires varois	130
44 Représentation polaire des cycles annuels de 5 groupements portuaires varois	131
45 Représentation cartésienne des cycles annuels de floraison de 8 groupements varois	132
46 Représentation polaire des cycles annuels de floraison de 8 groupements varois	133
47 Représentation cartésienne des cycles annuels de floraison de 4 pelouses alpines et 4 mélézeins	134
48 Représentation polaire des cycles annuels de floraison de 4 pelouses alpines et 4 mélézeins	135
49 Cycles de floraison de groupements rupicoles, d'éboulis et de pelouses	136
50 Cycles de floraison de garrigues, landes, maquis et cistaies	137
51 Cycles de floraison de formations préforestières et forestières sclérophylles	138
52 Cycles de floraison de formations préforestières et forestières caducifoliées	139
53 Cycles annuels de floraison et dynamique à long terme, séquence du pin d'Alep évoluant vers la chênaie verte, séquence du chêne vert & du genévrier "de Phénicie"	142
54 Cycles annuels de floraison et dynamique à long terme, séquence du chêne vert sur calcaire, séquence du chêne vert sur silice	143
55 Cycles annuels de floraison et dynamique à long terme, séquence du chêne liège, séquence du caroubier	144
56 Cycles annuels de floraison et dynamique à long terme, séquence du chêne pubescent méditerranéen sur silice, séquence du chêne pubescent méditerranéen sur calcaire	145
57 Cycles annuels de floraison et dynamique à long terme, séquence de la chênaie-châtaigneraie, séquence du charme	146
58 Cycles annuels de floraison et dynamique à long terme, séquence du peuplier blanc, séquence de l'aulne glutineux	147
59 Représentation cartésienne des cycles annuels de la faune d'invertébrés de la sansouire camargaise	150
60 Représentation polaire des cycles annuels de la faune d'invertébrés de la sansouire camargaise	151
61 Zonations majeures et facteurs écologiques discriminants	161
62 Types biologiques végétaux	169
63 Zonation littorale dans des milieux sous faible influence humaine	172
64 Zonation littorale d'un milieu sous forte influence humaine	174
65 Stades pionniers d'une séquence dynamique marine	176
66 Interférence d'une zonation littorale et d'un phénomène dynamique	178
67 Exemple de zonation altitudinale dans les Alpes du Sud	181
68 Disposition schématique des séries de végétation des Alpes	182
69 Caractérisation de la biocénose marine du <i>Cystoseinetum cunitae</i>	193
70 Caractérisation d'un maquis à bruyère arborescente	194

PLANCHES	pages
71 Exemple de relevé phytosociologique en milieu portuaire	200
72 Tableau synthétique du <i>Ceramic ciliati Ulvetum lactucae</i>	201
73 Tableau synthétique de l' <i>Ulva rigidae Antithamnetum plumulae</i>	203
74 Tableau synthétique du groupement à <i>Codium fragile</i>	206
75 Maquis de la Colle Noire (Var) en 1981, inventaire qualitatif et quantitatif	210
76 Maquis de la Colle Noire (Var) en 1981, relation aire / diversité spécifique	211
77 Maquis de la Colle Noire (Var) en 1981, hiérarchie des volumes	212
78 Maquis de la Colle Noire (Var) en 1981, biorythme de floraison	213
79 Maquis de la Colle Noire (Var) en 1981, représentations graphiques	214
80 Logiciel "PAYSAGE"	215
81 Logiciel "RADI"	216
82 Logiciel "RELIEF"	217
83 Logiciel "HIVO2"	218
84 Logiciel "PLI3"	219

FIGURES	pages
Cycle annuel de floraison d'un maquis et cycle annuel de biomasse du phytoplancton marin, en fonction des variations de facteurs physiques et chimiques du milieu	22
Relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces, caractérisation de sous-ensembles de groupements végétaux	54
Relation entre nombre de relevés et nombre d'espèces dans des groupements d'éboulis et rupicoles	56
Principe de l'évaluation du produit $R * H$	70
Interférence de zonations et de séries dynamiques	165
Illustration tridimensionnelle de la loi de progrès des séries de végétation	186
Reprise du développement d'un maquis et d'une garrigue après un incendie	189
Courbes de séchage à l'air libre d'échantillons d'algues	198



 T A B L E D E S M A T I E R E S

 MODELES STRUCTURAUX POUR LA BIOCENOSE
 Recherches sur des groupements végétaux terrestres et marins
 du Sud-Est de la France

1. <u>INTRODUCTION ET GENERALITES</u>	5
11. PROBLEMATIQUE	6
111. <u>Problématique initiale : caractérisation de biocénoses particulières</u>	
1111. Restrictions au programme initial	
1112. Extension du programme initial	7
11121. Caractérisation spatiale des peuplements	
111211. Prélèvements ponctuels	9
111212. Cartographie à grande échelle	
11122. Caractérisation temporelle des peuplements	11
111221. Longueur maximale	12
111222. Masse collective	
1113. Bilan du programme initial	14
11131. Enseignements au niveau des espèces algales	
111311. Périodicité des espèces algales	
111312. Affinités stationnelles des espèces algales	17
11132. Enseignements au niveau des groupements végétaux	18
111321. Identification d'unités sociologiques nouvelles	
111322. Caractérisation de structures spatiales et temporelles des groupements	19
112. <u>Problématique nouvelle : caractérisation de la biocénose</u>	
1121. Conditions du mûrissement : une démarche extensive	
11211. Des phytocénoses portuaires à la biocénose générale	20
11212. Du ponctuel et de l'instantané aux enchaînements spatiaux et temporels	22
11213. Du traitement statistique à la modélisation	23
1122. Résultat du mûrissement : une démarche unificatrice	25
11221. Les variables prises en compte	27
11222. Les problèmes posés	28
12. LES GROUPEMENTS ETUDIES	
121. <u>Groupements végétaux marins</u>	
122. <u>Groupements végétaux terrestres</u>	30
1221. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore	
1222. Groupements de montagne	31
1223. Groupements du Sud-Est méditerranéen français	
12231. Groupements d'éboulis et rupicoles	
12232. Groupements de pelouses	
12233. Groupements de matorrals calcicoles	32
12234. Groupements de matorrals calcifuges	
12235. Formations préforestières sclérophylles	33
12236. Formations forestières sclérophylles s.l.	
12237. Formations préforestières caducifoliées	
12238. Formations forestières caducifoliées	
12239. Ripisylves méditerranéennes	34
123. <u>Groupements animaux terrestres</u>	

2. <u>RELATION ENTRE LA SUPERFICIE D'ECHANTILLONS DE BIOCENOSSES ET LE NOMBRE D'ESPECES DE PRODUCTEURS</u>	35
21. SIGNIFICATION DE CE TYPE DE RELATION	36
211. <u>Signification dans le cas général</u>	
212. <u>Signification dans le cas particulier</u>	
22. METHODOLOGIE	37
221. <u>Traitement statistique</u>	39
2211. Traitement du tableau analytique par colonnes	
22111. Cumul simple	
22112. Cumul moyen partiel	
22113. Cumul moyen généralisé	40
2212. Traitement du tableau analytique par lignes	
222. <u>Modélisation</u>	43
2221. La fonction puissance	
2222. La fonction logarithme	44
2223. Le modèle monomoléculaire de LEBRETON et MILLIER	
2224. La fonction du second degré de P.VIGNES	
223. <u>Tendances générales après traitement statistique et modélisation</u>	47
2231. Adéquation du modèle aux faits expérimentaux	
2232. Signification des paramètres	49
22321. Le paramètre c	
22322. Le paramètre b	
22323. Le paramètre a	51
22324. Le paramètre k	
2233. Les limites de l'extrapolation	
22331. La limite inférieure Y_0	
22332. La limite supérieure Y_∞	52
23. ETUDE COMPARATIVE DES GROUPEMENTS	54
231. <u>Principe de la comparaison</u>	
2311. Tableau synoptique	
2312. Graphiques	
232. <u>Tendances remarquables</u>	61
2321. Tendances collectives des sous-ensembles	
2322. Tendances particulières	
23221. Groupements portuaires	
23222. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore	62
23223. Groupements végétaux du Sud-Est méditerranéen français	
233. <u>Déterminisme écologique de la relation</u>	63
2331. Déterminisme général	
2332. Déterminisme particulier	
23321. Déterminisme du niveau de l'asymptote	64
23322. Déterminisme du galbe de la courbe	
234. <u>Conclusion</u>	65
2341. L'aire minimale d'association	
2342. L'organisation spatiale de la biocénose	66

3. <u>PARTAGE DE LA BIOMASSE ENTRE ESPECES CONCURRENTES</u> <u>AU NIVEAU DES PRODUCTEURS</u>	67
31. SIGNIFICATION DE CE TYPE DE RELATION	68
311. <u>Signification dans le cas général</u>	
312. <u>Signification dans le cas particulier</u>	
32. METHODOLOGIE	69
321. <u>Traitement statistique</u>	
3211. Variables mesurées	
32111. Groupements portuaires varois	
32112. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore	
3212. Calcul des moyennes	75
3213. Limite de fiabilité	
322. <u>Modélisation</u>	76
323. <u>Tendances générales après traitement statistique et modélisation</u>	
3231. Adéquation du modèle aux faits expérimentaux	
3232. Eléments remarquables du modèle	81
32321. Les paramètres a_1 et a_2	
32322. Les paramètres b_1 et b_2	
3233. La limite de l'extrapolation	82
33. ETUDE COMPARATIVE DES GROUPEMENTS	83
331. <u>Principe de la comparaison</u>	
3311. Tableaux synoptiques	
3312. Graphiques	
332. <u>Tendances remarquables</u>	84
3321. Tendances collectives	
3322. Tendances particulières	
33221. Groupements portuaires varois	
332211. Tendances stationnelles	
332212. Tendances saisonnières	94
33222. Maquis à bruyère arborescente et garrigue à bruyère multiflore	
332221. Tendances communes	
332222. Tendances stationnelles	100
332223. Tendances dynamiques	
333. <u>Déterminisme écologique de la hiérarchie des biomasses</u>	101
3331. <u>Déterminisme général</u>	
3332. <u>Déterminisme particulier</u>	
334. <u>Conclusion</u>	

4. <u>BIORYTHMES ANNUELS</u>	102
41. SIGNIFICATION DE CE TYPE DE RELATION	103
411. <u>Signification dans le cas général</u>	
412. <u>Signification dans le cas particulier</u>	105
42. METHODOLOGIE	
421. <u>Traitement statistique</u>	
4211. Le découpage chronologique	
4212. Les sources des données expérimentales	107
4213. Les variables mesurées	
42131. Groupements portuaires varois	
42132. Groupements phanérogamiques du Sud-Est de la France	
42133. Faune d'invertébrés de la sansouire camarguaise	109
422. <u>Modélisation</u>	110
4221. La fonction cosinus	
4222. La fonction ellipse	112
42221. Genèse du modèle elliptique	
42222. Aspects mathématiques du modèle elliptique	113
42223. Aspects informatiques du modèle elliptique	118
423. <u>Tendances générales après traitement statistique et modélisation</u>	
4231. Adéquation du modèle aux faits expérimentaux	
4232. Eléments remarquables du modèle	122
43. ETUDE COMPARATIVE DES GROUPEMENTS	124
431. <u>Principe de la comparaison</u>	
4311. Tableau synoptique	
4312. Graphiques	126
43121. Standardisation des courbes expérimentales et modélisées	
43122. Normalisation du champ des graphiques polaires	
42123. Standardisation partielle des graphiques polaires et cartésiens	127
432. <u>Tendances remarquables</u>	128
4321. Tendances collectives des groupements végétaux et animaux	
4322. Tendances particulières	
43221. Groupements portuaires	
43222. Groupements phanérogamiques	129
432221. Ensemble hétérogène	
432222. Ensembles homogènes selon le type de formation	
4322221. Groupements de montagne	
4322222. Groupements du Sud-Est de la France	
432223. Ensembles groupés par séquences dynamiques	140
43224. Groupements d'invertébrés de la sansouire camarguaise	148
433. <u>Déterminisme écologique des biorythmes étudiés</u>	
4331. Déterminisme général	
4332. Déterminisme particulier	149
43321. Désignation précise des causes écologiques	
43322. Déterminisme des cycles végétatifs de group. végétaux portuaires	152
43323. Déterminisme des cycles de floraison	154
433231. Approche du problème	
433232. Identification des facteurs discriminants	
433233. Combinaison des facteurs limitants	156
43324. Déterminisme des cycles de la faune d'invertébrés de la sansouire	
434. <u>Conclusion</u>	157

5. <u>LES SERIES FONDAMENTALES DE BIOGENOSES</u>	158
51. L'ENJEU DU PROBLEME	159
52. METHODOLOGIE	
521. <u>Classement des séquences de biocénoses</u>	160
5211. Facteurs discriminants	
5212. Zonations	
52121. Zonations élémentaires majeures	
52122. Interférence des zonations majeures	162
521221. Combinaison des zonations latitudinale et altitudinale	
521222. Combinaison des zonations latitudinale et centripète	
521223. Combinaison des zonations altitudinale et centripète	
52123. Altération des zonations majeures	
521231. Altération liée à la topographie des continents	
521232. Altération liée au sens des grands courants aériens	163
5213. Séquences dynamiques	164
5214. Interférence des zonations et des séquences dynamiques	165
522. <u>Types biologiques des producteurs végétaux</u>	
5221. Types biologiques de RAUNKIAER	
5222. Types biologiques de FELDMANN	167
5223. Types biologiques standardisés	168
53. ETUDE COMPARATIVE DE SERIES DE GROUPEMENTS	170
531. <u>Séries marines</u>	
5311. Types biologiques des espèces citées	
5312. Zonations marines	171
53121. Milieux sous faible influence humaine	
53122. Milieux sous forte influence humaine	173
5313. Séquences dynamiques marines	
53131. Stades pionniers	
53132. Stades de maturation	175
53133. Stades majeurs	
5314. Interférence des notions de zonation et de dynamique	177
532. <u>Séries terrestres</u>	179
5321. Zonations terrestres	
53211. Zonation latitudinale de l'Europe de la zone polaire jusqu'à la zone méditerranéenne	
53212. Zonation altitudinale des Alpes de l'étage nival jusqu'aux étages méditerranéens	180
532121. Analyse d'un cas précis	
532122. Organisation générale théorique	183
5322. Séries dynamiques	
Exemple de la série progressive du chêne vert sur silice	184
54. TENDANCES GENERALES DES SERIES DE PEUPEMENTS	185
541. <u>Loi de parallélisme</u>	
542. <u>Loi de progrès</u>	186
5421. Progrès dimensionnel	
5422. Progrès de longévité	187
5423. Progrès de rang taxinomique	
543. <u>Loi d'articulation</u>	188
5431. Articulation des zonations	
5432. Articulation des séries dynamiques	189
544. <u>Conclusion</u>	190
6. <u>CONCLUSION GENERALE. DES MODELES UNIFICATEURS POUR LA BIOCENOSE</u>	191

<u>ANNEXE</u>	197
Annexe 1. Courbes de séchage à l'air libre d'échantillons d'algues	198
Annexe 2. Synonymies dans la nomenclature algale	
Annexe 3. Caractérisation des associations végétales portuaires	199
Annexe 4. Analogies entre les diagrammes rang-volume & rang-fréquence	207
Annexe 5. Le problème du relevé n + 1	208
Annexe 6. Logiciels divers	215
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	221
<u>TABLE DES ILLUSTRATIONS</u>	225

o o
o