

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. I, 3.

---

RECHERCHES STATISTIQUES  
SUR LES  
FORMATIONS VÉGÉTALES

PAR

C. RAUNKIÆR



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL

BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1918

Pris: Kr. 1,75

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende 4 Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,  
Filosofiske Meddelelser,  
Mathematisk-fysiske Meddelelser,  
Biologiske Meddelelser.

Prisen for de enkelte Hefter er 35 Øre pr. Ark med et Tillæg af 35 Øre for hver Tavle eller 50 Øre for hver Dobbelttavle. Hele Bind sælges dog til en billigere Pris (ca. 25 Øre pr. Ark med Tillæg af Prisen for Tavlerne).

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*, Kgl. Hof-Boghandel København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.

Biologiske Meddelelser. I, 3.

---

RECHERCHES STATISTIQUES  
SUR LES  
FORMATIONS VÉGÉTALES

PAR

C. RAUNKIÆR



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHADEL

BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1918

UDGIVET PAA  
CARLSBERGFONDETS  
BEKOSTNING

## INTRODUCTION

---

**D**ans toute végétation assez épaisse pour recouvrir le sol, il se produit, entre les diverses espèces qui la constituent, une concurrence vitale aboutissant tôt ou tard à un état de choses où l'on verra dominer les espèces les mieux faites pour vivre dans les conditions d'existence que leur offre le terrain considéré, les espèces moins aptes se trouvant ou refoulées ou entièrement supprimées. Au bout d'un certain temps, on constatera que la végétation est entrée dans un certain état d'équilibre, état dans lequel elle demeurera alors sans subir de changements appréciables, aussi longtemps que les conditions vitales et la nature des espèces resteront les mêmes; mais que celles-ci viennent à changer — et la végétation elle-même peut y contribuer —, on verra cesser l'équilibre, soit que le changement survenu dans les conditions d'existence n'exerce pas la même influence sur toutes les espèces en présence, soit que les conditions nouvelles conviennent mieux — la chose est possible — aux espèces venues du dehors qu'à celles déjà présentes qui constituaient le peuplement primitif.

Partout où une végétation aura été abandonnée à elle-même pendant un temps suffisamment long, elle aura généralement atteint un certain équilibre, et, en vertu de la concurrence vitale, les espèces qui la composent seront parmi toutes celles en présence les mieux adaptées au milieu ambiant. Une telle végétation s'appelle une formation naturelle (par opposition aux formations artificielles obtenues sous l'action continuelle de l'homme). Il arrive, mais très rare-

ment, qu'une seule espèce l'emporte sur toutes ses rivales au point de les chasser et d'arriver à constituer à elle seule la végétation entière (citons à titre d'exemple les formations compactes d'*Abies excelsa* ou de jeunes hêtres); mais, en général, on trouvera à côté d'une ou de plusieurs espèces dominantes, un nombre variable de rivales moins heureuses croissant par places plus ou moins espacées. En parcourant une formation ainsi composée, on verra changer tôt ou tard les proportions relatives des espèces qui en font partie, et l'on ne tardera pas à constater qu'une ou plusieurs espèces nouvelles ont prospéré au point de prendre le dessus. Et si les végétations considérées se trouvent à l'état d'équilibre, il est clair que la modification subie par leur composition est le signe que le nouveau terrain leur offre d'autres conditions d'existence que les terrains voisins, ce qui, à son tour, revient à dire que nous sommes entrés dans une autre formation: selon les lois qui régissent la concurrence vitale, toute modification survenue dans les conditions extérieures entraînera forcément une modification de la forme vitale, en ce sens que, au point de vue de la composition de la flore, on verra changer les proportions relatives des espèces y représentées; on verra peut-être même quelques-unes de celles-ci disparaître — celles bien entendu dont la forme vitale ne se prête pas aux conditions nouvelles —, pour être remplacées par d'autres espèces qui, elles, représentent une forme vitale mieux appropriée à ces conditions.

Par «forme vitale» ou «type biologique» on entend, en parlant d'une plante, l'ensemble de ses diverses adaptations aux conditions de milieu; dans une végétation quelconque les plantes qui finiront par remporter la victoire dans la lutte pour l'existence, sont celles précisément qui possèdent la «forme vitale» la mieux appropriée aux conditions dans lesquelles cette lutte a lieu. Partout où nous apercevons une différence marquée dans la composition spécifique de la flore

d'une seule et même localité, il faut y voir une expression de ce fait que les conditions physiques ont changé, — supposé bien entendu qu'il s'agisse d'une seule et même flore et d'une végétation abandonnée à elle-même pendant un temps suffisamment long pour qu'elle ait pu entrer en équilibre. Dans ces conditions, une variation subie par la végétation au point de vue des espèces qui la composent dénote toujours une variation de formation, si par «formation» nous entendons l'expression des conditions vitales produite par l'adaptation du tapis végétal (autrement dit, la «forme vitale»).

Suivant que nous soumettrons le tapis végétal à une analyse plus ou moins détaillée, le mot «formation» pourra s'employer dans un sens plus étroit ou plus étendu, exactement comme dans la classification des plantes la désignation «espèce» s'emploie tantôt dans sa signification la plus étroite, pour exprimer les plus petites unités héréditairement différentes («petites espèces»), tantôt dans un sens plus large (espèce linnéenne ou collective). — Quant à la désignation «association», employée quelquefois avec un sens plus étroit que celle de «formation», pour exprimer une différence simplement floristique (III<sup>e</sup> Congrès international de Botanique, Bruxelles, 14—22 Mai 1910. *Phytogeographische Nomenklatur*, Pag. 5—7), elle est non seulement superflue, mais fautive; car partout où, à l'intérieur d'un même terrain peu étendu, la végétation a atteint un certain équilibre, on peut vérifier la justesse de cette remarque générale qu'une différence d'ordre floristique est toujours l'expression d'une différence de conditions extérieures, et partant — en raison de la concurrence — d'une différence d'adaptation à ces conditions; autrement dit, il s'agit d'une différence de forme vitale, donc de formation, même dans la définition qu'en donne la «*Phytogeographische Nomenklatur*» ci-dessus nommée.

Toute formation peut être caractérisée sous trois aspects différents:

1) La caractéristique floristique, qui se propose de caractériser la formation en relevant les espèces qui la composent, et en indiquant leur degré de fréquence et leur distribution; cette manière de caractériser la formation sert de base à tout examen ultérieur.

2) La caractéristique physiognomique, qui vise à déterminer les proportions relatives des espèces en présence, détermination qui, ainsi que nous le verrons plus loin, peut s'effectuer concurremment avec l'analyse floristique.

3) La caractéristique biologique, qui s'applique à caractériser la formation en examinant de quelle manière les espèces se sont adaptées aux conditions d'existence; ici c'est la forme vitale des espèces qu'il s'agit de déterminer. Cependant, il s'en faut de beaucoup que nous soyons à même de définir la forme vitale réelle d'une espèce, c'est-à-dire la somme de ses adaptations aux conditions. En effet, ces adaptations sont multiples et de nature très différente: il y en a d'ordre morphologique, anatomique, intracellulaire; il y en a qui nous sont assez bien connues, tandis que d'autres semblent plus ou moins obscures et que d'autres encore sont sans doute restées tout à fait inaccessibles à l'étude. Toute espèce végétale présente une longue série d'adaptations; mais nous ne connaissons aucun moyen d'en faire des quantités simples susceptibles d'être calculées et exprimant le degré d'adaptation, c'est-à-dire la forme vitale: pour arriver à caractériser cette dernière, nous sommes obligés, jusqu'à plus ample informé, de considérer un seul côté essentiel des adaptations, pour nous attacher plus tard à en approfondir successivement les autres côtés. En ce qui concerne la base sur laquelle nous devons construire ce système provisoire de formes vitales, il est tout d'abord indispensable qu'elle soit de nature essentielle, en d'autres termes, elle doit se rapporter à ce qu'il y a de plus fondamental dans l'adaptation des végétaux aux conditions de milieu. De plus, pour des raisons d'ordre pratique, la base

cherchée doit être facile à employer, c'est-à-dire qu'elle doit être telle que dans la nature il soit facile de constater à quelle forme vitale appartient une plante donnée. Enfin, il faut que la base en question représente un point de vue moniste, susceptible de permettre un traitement statistique de la végétation des diverses régions considérées; si le système des formes vitales est construit sur une base hétérogène, il ne saurait servir de point de départ à des recherches comparatives exactes. En me fondant sur ces considérations, j'ai choisi pour base des formes vitales que j'ai établies et utilisées dans un certain nombre de mémoires, l'adaptation qui permet aux plantes de survivre à la saison défavorable, notamment sous le rapport de la protection dont jouissent les bourgeons ou les extrémités de pousses. Dans le cadre que je viens d'esquisser, et qui comprend le tapis végétal du Globe entier, on peut tenir compte d'une adaptation quelconque que l'on aura intérêt à examiner (Raunkiær: 1905; 1907; 1908; 1909, I; 1911).

---

## I.

### **Le degré de fréquence des espèces appliqué à la caractérisation floristique des formations végétales.**

La ligne de démarcation primitive de toute formation est déterminée directement par des observations relatives à la composition floristique et physiognomique que présente le revêtement du sol; ce qui forme le point de départ de tout examen quelque peu approfondi, c'est la liste des espèces dont la formation en question se compose. Cependant, la nature spécifique de la formation n'est point déterminée uniquement par l'énumération des espèces; car les différentes espèces n'ont pas la même valeur dans la composition du tapis végétal,

et, d'autre part, il arrive que deux localités différentes, tout en présentant un même ensemble d'espèces, n'en constituent pas moins deux formations différentes déterminées par des conditions de milieu dissemblables, l'une des localités favorisant le développement d'une ou de plusieurs espèces qui dans l'autre ne jouent qu'un rôle tout à fait secondaire. Il s'agit donc en première ligne de déterminer le degré de fréquence, la valence, des espèces faisant partie d'une formation donnée.

Habituellement on détermine le degré de fréquence des espèces d'une formation par une estimation approximative, en faisant usage d'un procédé employé depuis bien longtemps par la floristique lorsqu'il s'agit de déterminer le degré de fréquence des espèces qui composent une flore donnée, procédé qui consiste à exprimer le degré de fréquence par des adjectifs (ou adverbes) tels que très rare, rare, disséminé, commun, très commun, ou des termes semblables. Cette méthode présente cependant un grand inconvénient: elle ne donne pas de chiffres exacts: elle peut, à la vérité, exprimer par des chiffres les degrés de fréquence tels qu'on aura évalués ces derniers; mais ces évaluations numériques, basées comme elles le sont sur une appréciation personnelle, forment une base trop peu certaine: il arrive souvent que non seulement les appréciations de différentes personnes diffèrent entre elles, mais encore qu'une seule et même personne juge différemment d'une seule et même chose. C'est pourquoi j'ai tâché d'imaginer une méthode qui, dans la détermination des fréquences, permette d'obtenir des résultats plus exacts que ceux des estimations subjectives, et qui, dans les recherches sur les formations, puisse donner à chaque espèce particulière une note exprimant par un nombre son degré de fréquence, indépendamment de toute appréciation subjective, de manière à ce que l'observation soit essentiellement la même, quelle que soit la personne qui la fasse.

Dans cette nouvelle méthode, le degré de fréquence des espèces comprises dans une formation — autrement dit, leur valence — est déterminé par l'analyse floristique d'un certain nombre d'unités de terrain, «échantillons» d'une étendue définie, le degré de fréquence de chaque espèce particulière étant ensuite exprimé par le nombre représentant la proportion des échantillons dans lesquels l'espèce considérée aura été trouvée. Supposons que, sur 50 unités de terrain prélevées, nous ayons rencontré les espèces A, B, C dans 47—29—3 de ces unités; les degrés de fréquence des trois espèces seront alors exprimés par les nombres 94—58—6.

Avant d'exposer en détail le mode d'application de notre méthode, il convient d'examiner de plus près quels devront être

- 1) le nombre des échantillons
- 2) l'étendue de ces unités de terrain
- 3) leur répartition dans la formation.

En ce qui concerne tout d'abord le nombre nécessaire des échantillons, nous l'aurons atteint dès que le résultat obtenu par l'examen d'un certain nombre d'échantillons sera devenu constant, c'est-à-dire aussitôt que le chiffre exprimant le degré de fréquence ne pourra plus subir de modification sensible, si l'on étendait l'examen à un plus grand nombre d'échantillons. — Combien faudra-t-il d'échantillons pour qu'on puisse regarder ce résultat comme atteint? Cela dépend, d'un côté, de l'étendue — plus ou moins étroite — qu'on aura donnée à la notion de formation, et, d'autre part, et surtout, de l'étendue des échantillons. Quant au rapport qui existera entre cette dernière étendue et le nombre nécessaire d'échantillons, il va de soi que plus l'étendue de ceux-ci sera grande, plus sera faible le nombre minimum permettant d'arriver à un résultat constant; mais plus éloigné sera aussi le rapport trouvé du rapport réel entre les degrés de fréquence des espèces; — et, réciproquement, plus les échantillons seront petits, plus

sera grand le nombre exigé pour obtenir un résultat constant, et plus ce résultat se trouvera exprimer de façon adéquate l'état de choses réel. Ajoutons que plus les unités de terrain seront étendues, plus sera complète la liste floristique à laquelle aura abouti leur analyse. En revanche, il est à remarquer que les grandes unités de terrain sont beaucoup plus difficiles à analyser que les petites.

De ce que nous venons de dire, il résulte que dans le choix de la grandeur des terrains échantillons il faut tenir compte de faits multiples. La grandeur la plus convenable sera sans doute celle qui donnera les résultats correspondant le mieux au travail dépensé. J'ai cherché à la déterminer en expérimentant sur une série de grandeurs différentes, savoir 10—1— $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{100}$  mètre carré, avec ce résultat que je me suis arrêté à  $\frac{1}{10}$  mètre carré comme la plus pratique (Raunkiær: 1909, II). C'est donc cette grandeur que j'ai prise pour base dans mes recherches ultérieures sur les formations.

Il convient d'ajouter que seuls les résultats obtenus par des recherches portant sur une même grandeur d'échantillon sont directement comparables entre eux: en effet, l'expression obtenue par cette méthode pour les proportions relatives des espèces ne répond que d'une façon approchée à la réalité des faits; et le degré de concordance entre le résultat obtenu et cette réalité change quand on prend pour base une autre grandeur d'échantillons, en ce sens qu'il augmente à mesure que ces derniers diminuent.

En employant une très petite unité de terrain, soit  $\frac{1}{10.000}$  mètre carré (1 cm.<sup>2</sup>), sur laquelle ne croîtrait qu'un seul individu végétal, on serait sûr de parvenir à un résultat coïncidant aussi parfaitement que possible avec la réalité; mais il faudrait un nombre immense, pratiquement irréalisable, d'échantillons pour permettre d'arriver à un résultat constant; aussi ai-je pensé pouvoir me dispenser d'opérer avec une grandeur aussi minime, d'autant plus que dans des recherches

comparatives sur les formations il s'agit essentiellement d'arriver à une expression constante de la proportion existant entre les degrés de fréquence des espèces, quand bien même ce ne serait pas la vérité absolue. —

Pour ce qui regarde le nombre des échantillons, j'ai pu constater que, en adoptant la grandeur par moi proposée de  $\frac{1}{10}$  d'un mètre carré, on n'a qu'à en examiner 25 à 50 pour arriver à un résultat constant au point de vue des proportions que présentent entre elles les espèces caractéristiques d'une formation. Lorsque le mot formation est pris dans le sens étroit, d'après lequel il désigne une partie relativement homogène d'une flore, on pourra fort bien se contenter de 25 ou même peut-être de 20 échantillons.

Pourvu qu'on ait à faire à une formation proprement dite, la distribution des échantillons est sans aucune importance: on peut les prendre au hasard, ou bien, à des intervalles définis, le long d'un certain nombre de lignes tracées d'avance. En effet, le mot même de formation implique que nous sommes en présence d'une végétation de composition partout la même, pratiquement parlant; si au premier coup d'œil on n'est pas bien sûr que la végétation considérée soit de composition à peu près homogène et qu'elle ne constitue ainsi qu'une seule formation, il faut évidemment tâcher de résoudre cette question, ce qui, nous le verrons dans la suite, pourra se faire lors de la détermination des degrés de fréquence.

Le procédé que j'ai suivi au début, consistait à prendre les échantillons à l'aide d'un cadre carré embrassant  $\frac{1}{10}$  d'un mètre carré et que je jetais au hasard dans la formation à examiner. Cependant, dans de certaines conditions de végétation, par exemple lorsque celle-ci était composée de plantes herbacées à tige élancée et en même temps assez robuste ou bien de nanophanérophytes — dans des maquis, par exemple —, il arrivait souvent que le cadre restait accroché aux plantes; c'est pourquoi, dans toutes mes recherches ultérieures, je

me suis servi, pour déterminer les échantillons, uniquement d'un mince barreau de métal ayant une longueur telle que, vissé perpendiculairement à un bâton, il constitue le rayon d'un cercle ayant la contenance de  $\frac{1}{10}$  mètre carré. En parcourant la formation à examiner, on choisit alors les échantillons en enfonçant de distance en distance — à des intervalles de deux ou plusieurs pas — le bâton dans la terre et faisant tourner le bâton autour de son axe, de manière à faire décrire à l'extrémité du barreau un cercle dont la circonfé-

Tableau 1.

Formation d'*Anemone nemorosa* et *Oxalis acetosella* dans  
*Dyrehaven* (le Parc aux cerfs) près Copenhague.  
Schéma de prélèvement.

	Degré de fré- quence	Échantillons ou unités de terrain				
		1—5	6—10	11—15	16—20	21—25
<i>Anemone nemorosa</i> .....	100					
<i>Oxalis acetosella</i> .....	96					
<i>Asperula odorata</i> .....	16	.....	.....	..	.....	.....
<i>Viola silvatica</i> .....	8	.....	..	.....	.....	.....
<i>Rubus idaeus</i> .....	4	.....	..	.....	.....	.....
<i>Melica uniflora</i> .....	4	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Ficaria verna</i> .....	4	.....	.....	.....	.....	.....

rence embrasse un échantillon ayant une superficie de  $\frac{1}{10}$  mètre carré. En examinant ensuite celle-ci, on inscrira, sur la liste d'espèces du carnet, un trait, «point», en regard de chacune des espèces trouvées. Après quoi, ayant fait le nombre de pas choisi pour distance entre les échantillons, on prend le prochain échantillon, pour le soumettre au même examen que le premier, et ainsi de suite, jusqu'à ce qu'on en ait pris le nombre voulu.

Pour des raisons que nous allons expliquer tout à l'heure, il convient que les notes relatives à l'examen de la formation considérée soient arrangées de manière à permettre de consul-

ter dans la suite le résultat de l'analyse floristique de chaque échantillon. En conséquence, il faut assigner à chaque échantillon particulier une place déterminée dans le schéma employé, ainsi que le montre par exemple le tableau 1, où, à droite de la place réservée à la liste des espèces et aux degrés de fréquence, il y a cinq colonnes, de sorte qu'en regard de chaque

Tableau 2.

Bruyère entre taillis de chênes, au sud de Varde (Jutland).  
Schème de prélèvement.

	Forme vitale	Degré de fréquence	Échantillons ou unités de terrain				
			1-5	6-10	11-15	16-20	21-25
<i>Calluna vulgaris</i> .....	Ch	100					
<i>Arctostaphylos uva ursi</i> ..	Ch	92			.		.
<i>Empetrum nigrum</i> .....	Ch	60		.	.		.
<i>Carex panicea</i> .....	G	8	!.....	.....	.....	!.....	.....
<i>Orchis maculata</i> .....	G	8	.  ..	.....	.....	.....	.....
<i>Molinia caerulea</i> .....	H	52	..	.	.	..  ..	..   .
<i>Arnica montana</i> .....	H	12	...	!.....	.....	.....	.....
<i>Genista anglica</i> .....	Ch	20	.....	.....	.	.....	..  .
<i>Potentilla erecta</i> .....	H	8	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Majanthemum bifolium</i> ..	G	8	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Scirpus caespitosus</i> .....	H	4	.....	!.....	.....	.....	.....
<i>Genista pilosa</i> .....	Ch	8	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Aira flexuosa</i> .....	H	4	.....	.....	!.....	.....	.....
<i>Carex pilulifera</i> .....	H	8	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Lycopodium clavatum</i> ...	Ch	4	.....	.....	.....	.....	.....

espèce il se trouve 5 rubriques, dans chacune desquelles seront consignés les résultats qu'aura donnés l'examen de 5 échantillons, donc en tout 25 places, qu'on se représentera numérotées de gauche à droite avec les nombres 1 à 25. C'est ainsi que dans l'exemple représenté par le tableau 1, une formation constituée par *Anemone nemorosa* + *Oxalis acetosella* et se trouvant dans le Dyrehaven (le Parc aux cerfs) près de Copenhague, la présence de l'*Anemone nemorosa*

a été constatée sur toutes les unités de terrain au nombre de 25, et l'*Oxalis acetosella* dans 24 seulement (cette espèce manque au N° 22); en outre, *Asperula odorata* a été trouvé dans 4 échantillons (N°s 1, 12, 13 et 16), *Viola silvatica* dans 2 (N°s 8 & 10), *Rubus idaeus*, *Melica uniflora* et *Ficaria verna* chacun dans un seul échantillon, respectivement les N°s 8, 17 et 19. Comme nous n'avons pris que 25 échantillons, il faut multiplier chaque nombre par 4 pour obtenir le pourcentage correspondant. On obtient ainsi une expression de la valence

Tableau 3.

Bruyère de Frørup, au nord de Varde.  
Schéma de prélèvement.

	Degré de fré- quence	Échantillons ou unités de terrain				
		1-5	6-10	11-15	16-20	21-25
<i>Calluna vulgaris</i> .....	100					
<i>Empetrum nigrum</i> .....	32	. ...	.	. . . .	....	....
<i>Arctostaphylos uva ursi</i> .....	20	...	.	....	....	....
<i>Molinia caerulea</i> .....	40	. . .	. . .		. .	. . .
<i>Arnica montana</i> .....	4	....	. . .	....	....	....
<i>Erica tetralix</i> .....	48	....	....	..	.	
<i>Carex panicea</i> .....	8	....	....	.. . .	....	.. . .
<i>Vaccinium uliginosum</i> .....	4	....	....	....	....	....
<i>Scirpus caespitosus</i> .....	4	....	....	....	. . .	....

ou degré de fréquence de chaque espèce faisant partie de la formation examinée (Colonne 1).

De même que le tableau 1 donne le résultat obtenu par l'examen d'une formation d'*Anemone nemorosa* + *Oxalis acetosella*, on trouve au tableau 2 celui d'un examen analogue d'une formation de *Calluna vulgaris* + *Arctostaphylos uva ursi*. Chacun de ces deux tableaux, l'un et l'autre destinés à expliquer le mode de prélèvement, reproduit les pages concernées du carnet; c'est pourquoi les espèces s'y trouvent inscrites apparemment pêle-mêle, c'est-à-dire qu'el-

les y apparaissent dans le même ordre que celui où elles sont apparues la première fois dans les échantillons examinés. — Il en est de même pour les tableaux 3 à 6.

Des tableaux 1 et 2 il ressort que les espèces qu'on n'a trouvées que dans un petit nombre d'échantillons sont réparties d'une façon assez uniforme dans le schéma. Il n'en est pas de même du tableau 3, dans lequel se trouve consigné le résultat obtenu par l'examen d'une bruyère située au nord de Varde (Jutland): En examinant ce schéma, on constate que

- 1) *Calluna vulgaris* a été trouvé dans tous les échantillons.
- 2) Parmi les espèces plus rares, les Nos 2, 3, 4, 5, 7 et 9 se trouvent çà et là dans la formation.
- 3) Par contre, *Erica tetralix* se présente fréquemment, mais d'une façon très exclusive, en ce sens que cette espèce ne se rencontre pas dans un seul des 12 premiers échantillons, mais bien dans les 13 derniers, sauf un seul, le N° 19.

Il résulte de ces faits que, si la formation servant de point de départ à cet examen était formée essentiellement par *Calluna vulgaris*, il n'en est plus de même pour les échantillons suivants, à compter du N1° 3, où l'on voit la ligne le long de laquelle nous avons choisi les échantillons se prolonger dans une autre formation, constituée celle-là par *Calluna vulgaris* et *Erica tetralix*. En examinant la chose de plus près, nous avons pu constater que la modification ainsi relevée dans le revêtement était l'effet d'une modification survenue dans les conditions du milieu et consistant en un très faible abaissement du terrain, lequel avait entraîné une différence dans le degré d'humidité du sol. Cet exemple servira à montrer combien il est avantageux de donner à chaque échantillon en particulier une place déterminée dans le schéma, ce qui permettra de vérifier immédiatement par ce dernier s'il y a une variation dans la composition de la végétation des diverses parties

du terrain avoisinant la ligne le long de laquelle on a choisi les échantillons.

Dans la grande majorité des cas, un simple coup d'œil suffira pour déterminer si l'on se trouve toujours dans la même végétation, ou si celle-ci a changé. Il arrive toutefois que, par l'exiguïté même de sa taille, une « espèce fréquente » qui serait venue se joindre aux autres, échappe aux regards, et que de ce fait la différence produite dans le tapis végétal ne soit pas constatée immédiatement, mais seulement par une inspection des résultats qu'aura fournis l'analyse des échantillons.

Tableau 4.  
Formation de *Calluna vulgaris*.  
Bruyère de Frøstrup, au nord de Varde.  
Schéma de prélèvement.

	Degré de fré- quence	Échantillons ou unités de terrain				
		1—5	6—10	11—15	16—20	21—25
<i>Calluna vulgaris</i> .....	100					
<i>Empetrum nigrum</i> .....	40	. ...	..	. . .	....	. . .
<i>Arctostaphylos uva ursi</i> .....	36	... .	.	... .	....	..
<i>Molinia caerulea</i> .....	24	.. . .	.. . .	.	....	....
<i>Arnica montana</i> .....	4	....	.. . .	....	....	....

Une autre raison qui recommande d'assigner à chaque échantillon sa place dans le schéma, c'est qu'il faut éviter d'inscrire chaque espèce plus d'une fois sous la rubrique d'une même unité de terrain.

Toutes les fois qu'une analyse se trouvera comprendre des éléments de deux formations différentes — nous avons vu ce cas se produire déjà dans le tableau 3 —, il faudra évidemment étudier séparément les deux formations en question afin d'arriver à établir la ou les différences qui les distinguent. C'est ce que dans le cas présent j'ai fait avec le résultat résumé dans les tableaux 4 et 5.

Le premier de ces deux tableaux représente la formation de *Calluna vulgaris* et montre les 12 premiers échantillons du tableau 3 conjointement avec 13 autres échantillons appartenant au même terrain, donc en tout 25 échantillons. De la même façon le tableau 5 représente la formation de *Calluna vulgaris* + *Erica tetralix*, montrant les 13 derniers échantillons du tableau 3 ainsi que 12 autres de la même formation que ceux-là. La simple inspection des

Tableau 5.

Formation de *Calluna vulgaris* + *Erica tetralix*.  
Bruyère de Frøstrup, au nord de Varde.  
Schéma de prélèvement.

	Degré de fré- quence	Échantillons ou unités de terrain				
		1-5	6-10	11-15	16-20	21-25
<i>Calluna vulgaris</i> .....	92			.	.	
<i>Erica tetralix</i> .....	88		.			.
<i>Molinia caerulea</i> .....	24	.	... .	.....	.....	.....
<i>Empetrum nigrum</i> .....	24	. ...	... .	... .	...	.. ..
<i>Carex panicea</i> .....	16	. ...	... .	... .	... .	.....
<i>Vaccinium uliginosum</i> .....	4	.. ..	.....	.....	.....	.....
<i>Scirpus caespitosus</i> .....	12	... .	.....	.....	... .	.....
<i>Salix repens</i> .....	4	.....	.....	.....	.....	... .

deux tableaux permettra de saisir bien nettement en quoi consiste la différence entre les deux formations.

Un autre exemple d'une série d'échantillons qui dépasse la limite entre deux revêtements différents est donné dans le tableau 6. A première vue, on avait affaire, purement et simplement, à une formation de *Calluna vulgaris* recouvrant un sol plat et horizontal, de nature tout à fait homogène; aussi, le *Calluna vulgaris* se trouve-t-il dans tous les échantillons y prélevés. Le schéma montre cependant que l'*Empetrum nigrum* s'y rencontre aussi assez fréquemment dans les 14 premiers échantillons, tandis qu'il est totalement absent

des 11 derniers. Il y a manifestement entre la 14<sup>e</sup> et la 15<sup>e</sup> unité de terrain quelque ligne de démarcation; mais qu'est-ce que signifie cette ligne? Le sol est horizontal et tout à fait de même nature des deux côtés de cette ligne. Cependant, en y regardant de plus près, on a pu constater une légère différence dans la taille de la bruyère, celle-ci étant un peu plus haute là où croissait l'*Empetrum* qu'elle ne l'était aux endroits dépourvus de ce végétal. De plus, un examen plus approfondi a fait voir sur ce dernier terrain des restes de tiges de bruyère,

Tableau 6.  
Bruyère près de Grindsted.  
Schéma de prélèvement.

	Degré de fré- quence	Échantillons ou unités de terrain				
		1-5	6-10	11-15	16-20	21-25
<i>Calluna vulgaris</i> .....	100					
<i>Empetrum nigrum</i> .....	56				.....	.....
<i>Vaccinium vitis idaea</i> .....	20	.	.....	.....	.....	.....
<i>Carex Goodenoughii</i> .....	24	.....	.....	. .	.....	.....
» <i>panicea</i> .....	28	. . . . . .	. .	. .	.....	.....
<i>Molinia caerulea</i> .....	16	. . .	.....	.....	. .	.....
<i>Scirpus caespitosus</i> .....	4	.....	. . .	.....	.....	.....
<i>Juncus squarrosus</i> .....	4	.....	.....	. . .	.....	.....

probablement épargnés par un incendie qui aurait ravagé le terrain. Effectivement, la conjecture que la différence constatée entre la végétation des deux côtés de la ligne sus-indiquée était due à un incendie, fut confirmée par des renseignements pris auprès de personnes connaissant les lieux, et selon lesquels la région où l'*Empetrum* ne croissait pas aurait été dévastée par le feu il y avait huit ans environ. Cet incendie avait donc entièrement détruit l'*Empetrum*, qui n'avait pas encore pu se rétablir sur le terrain brûlé; les autres espèces, de leur côté, s'étaient montrées capables de rajeunir grâce à

une formation de bourgeons souterrains; toutefois, quelques-unes d'entre elles avaient peut-être immigré de la bruyère contiguë, qui avait échappé aux ravages du feu. Nous avons soumis cette bruyère à une exploration complète, dont les résultats sont rassemblés dans le tableau 7, qui comprend les 14 premiers échantillons du tableau 6, auxquels nous avons joint 11 autres échantillons provenant du même terrain.

Tableau 7.  
Bruyère près de Grindsted.  
Schéma de prélèvement.

	Degré de fré- quence	Échantillons ou unités de terrain				
		1-5	6-10	11-15	16-20	21-25
<i>Calluna vulgaris</i> .....	96					
<i>Empetrum nigrum</i> .....	100					
<i>Vaccinium vitis idaea</i> .....	36	.	.....	.....	.....	
<i>Carex Goodenoughii</i> .....	24	.....	.	. . .	.....	.....
» <i>panicea</i> .....	16	. . . .	.	.....	.....	.....
<i>Molinia caerulea</i> .....	8	.. . . .	.....	.....	.....	.....
<i>Scirpus caespitosus</i> .....	8	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Juncus squarrosus</i> .....	4	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Erica tetralix</i> .....	4	.....	.....	.....	.....	.....
<i>Arctostaphylos uva ursi</i> .....	12	.....	.....	.....	.....	.
<i>Aira flexuosa</i> .....	4	.....	.....	.....	.....	.....

Une fois que l'on se sera assuré que l'examen effectué a eu pour objet une seule et même formation, on ne sera naturellement plus obligé d'avoir recours aux tableaux schématiques toujours plus ou moins compliqués, pour faire la comparaison des différentes formations: les nombres de valence fournissent les renseignements nécessaires et, réunis en un seul tableau, ils permettent en outre de comparer entre elles à la fois toute une série de formations. C'est ainsi que les quatre formations des tableaux 2, 4, 5 et 7 sont rassemblées dans le tableau 8, de manière à être directement comparables à

l'aide des nombres de valence. Dans ces tableaux nous avons inscrit les espèces soit par ordre alphabétique, soit selon leur place dans la classification, à l'exception toutefois de celles du plus haut degré de fréquence, lesquelles sont mises en tête de la liste, de sorte que les espèces caractéristiques des forma-

Tableau 8.

Aperçu des formations indiquées dans les tableaux 2, 4, 5 et 7.

	Forme vitale	Degré de fréquence des espèces			
		Tabl. 4	Tabl. 2	Tabl. 7	Tabl. 5
<i>Calluna vulgaris</i> .....	Ch	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>96</b>	<b>92</b>
<i>Arctostaphylos uva ursi</i> .....	Ch	36	<b>92</b>	12	
<i>Empetrum nigrum</i> .....	Ch	40	60	<b>100</b>	24
<i>Erica tetralix</i> .....	Ch	..	..	4	<b>88</b>
<i>Aira flexuosa</i> .....	H(-Ch)	..	4	4	
<i>Arnica montana</i> .....	H	4	12		
<i>Carex Goodenoughii</i> .....	G	..	..	24	
« <i>panicea</i> .....	G	..	8	16	16
« <i>pilulifera</i> .....	H	..	8		
<i>Genista anglica</i> .....	Ch	..	20		
« <i>pilosa</i> .....	Ch	..	8		
<i>Juncus squarrosus</i> .....	H	..	..	4	
<i>Lycopodium clavatum</i> .....	Ch	..	4		
<i>Majanthemum bifolium</i> .....	G	..	8		
<i>Molinia cærulea</i> .....	H	24	52	8	24
<i>Orchis maculata</i> .....	G	..	8		
<i>Potentilla erecta</i> .....	H	..	8		
<i>Salix repens</i> .....	N	..	..	..	4
<i>Scirpus caespitosus</i> .....	H	..	4	8	12
<i>Vaccinium uliginosum</i> .....	N	..	..	..	4
« <i>vitis idaea</i> .....	Ch	..	..	36	

tions se trouvent placées ensemble. L'espèce ou les espèces qui dominent par le nombre ou la taille des individus ou même à l'un et l'autre point de vue, servent généralement, on le sait, à dénommer les formations; on pourra les faire ressortir encore davantage en employant de grosses lettres pour leur nombre de valence (voir le tableau 8). Dans des publications anté-

rieures (Raunkiær: 1909, II; 1913) j'ai mis ainsi en relief toutes les espèces dont le degré de fréquence égalait ou dépassait 60, autrement dit, celles qui apparaissaient dans plus des  $\frac{3}{5}$  du nombre total des échantillons. Toutes les espèces présentant un degré de fréquence supérieur à 60 sont placées ici encore en tête des tableaux; mais nous n'avons souligné que celles dont la fréquence excède 80. Quant au motif qui nous y a décidé, nous y reviendrons plus tard.

## II.

### La loi de distribution des fréquences.

La fréquence d'une espèce donnée s'exprimant par la proportion relative du total des échantillons examinés et du nombre de ceux qui contiennent l'espèce en question, le taux pour cent de la dite fréquence se trouvera toujours représenté par un chiffre compris entre 1 et 100. Nous allons maintenant rechercher jusqu'à quel point la manière dont les taux de fréquence se laissent grouper en classes de fréquence est subordonnée à quelque loi générale.

Les formations étant caractérisées, le plus souvent, par la prédominance d'une ou de plusieurs espèces, chaque formation contiendra en règle générale au moins une espèce à fréquence élevée. Mais l'examen des relevés résultant de l'analyse statistique d'une ou de plusieurs formations permet de constater la présence d'un assez grand nombre d'espèces ayant des taux de fréquence peu élevés (voir, par exemple, le tableau 8); aussi, au premier abord, étais-je porté à penser qu'une courbe indiquant la distribution des taux de fréquence sur différentes classes atteindrait son maximum à l'intérieur du premier groupe, c'est-à-dire dans la classe comprenant les taux de fréquence les plus bas, et qu'à partir de là on la verrait descendre plus ou moins rapidement jusque vers le dernier

groupe, celui qui présenterait les chiffres de fréquence les plus élevés et qui serait vraisemblablement le moins nombreux. Cependant il n'en est rien.

Dans le but d'éclaircir cette question, j'ai rassemblé et utilisé tous les taux de fréquence qui jusqu'à ce jour ont été établis à l'aide de ma méthode, où l'on se sert, pour l'analyse statistique des formations, d'échantillons de  $\frac{1}{10}$  mètre carré. Avant de passer au groupement de ces taux, je vais citer par ordre chronologique, munis de numéros, les travaux déjà publiés sur ce sujet.

- 1) C. RAUNKJÆR: Formationsundersøgelse og Formationsstatistik (RAUNKJÆR, 1909, II)<sup>1</sup>. Ce mémoire comprend un certain nombre de formations végétales danoises, soit formations sylvestres, soit formations habitant les champs, prairies, tourbières, bruyères, dunes. La plupart de ces formations sont de composition assez homogène; il n'y en a qu'un petit nombre qui présentent un caractère collectif (surtout parmi celles des prairies). Le nombre total des échantillons dans chaque formation est de 50; celui des taux de fréquence, de 1350 environ.
- 2) M. VAHL: Les types biologiques dans quelques formations végétales de la Scandinavie (VAHL, 1911). Plusieurs formations de phanérophytes et de chaméphytes, pour la plupart rencontrées en Suède (Blekinge, Småland), quelques-unes en Danemark (le nord-est de la Séeland); dans presque toutes les formations l'auteur a pris 50 échantillons. Au total, environ 1100 nombres de fréquence.
- 3) HANNA RESVOLL-HOLMSEN: Om Vegetationen ved Tessevand i Lom (RESVOLL-HOLMSEN, 1912). Les recherches portent sur les forêts de conifères des plus hautes régions montagneuses de la Norvège, et tant sur les végétations du sol de ces forêts, que sur les bruyères („Lyngmark”), plateaux („Fjeldmark”), pâturages, tourbières

<sup>1</sup> Voir la Bibliographie.

des dites régions. Nombre d'échantillons pris dans chaque formation: 50. Taux de fréquence de plantes vasculaires: environ 650. Pour bien des formations, l'auteur a aussi tenu compte des Mousses et des Lichens qui en faisaient partie. Nous y reviendrons plus loin.

- 4) M. VAHL: The Vegetation of the Notö (VAHL, 1912). Formations de phanérophytes et de chaméphytes recouvrant la petite île de Notö située dans le lac Torsjö en Småland (Suède). 50 échantillons de chaque formation; environ 160 taux de fréquence.
- 5) C. RAUNKJÆR, Formationsstatistiske Undersøgelser paa Skagens Odde (RAUNKJÆR, 1913). Des formations recouvrant la pointe septentrionale du Jutland (bruyère, marais, prairie, champ cultivé, dune). 25 échantillons dans chaque formation; environ 700 taux de fréquence.
- 6) M. VAHL: The Growth-Forms of some Plant Formations of Swedish Lapland (VAHL, 1913, I). Plusieurs formations de chaméphytes et quelques-unes de phanérophytes, toutes en Laponie. 50 échantillons de chaque formation; environ 550 taux de fréquence.
- 7) M. VAHL, Livsformerne i nogle svenske Moser (VAHL, 1913, II). Formations diverses trouvées dans des marais suédois. 50 échantillons de chaque formation; environ 550 taux de fréquence.
- 8) HANNA RESVOLL-HOLMSEN, Statistiske Vegetationsundersøgelser fra Maalselvdalen i Tromsø Amt (RESVOLL-HOLMSEN, 1914, I). Formations occupant le fond et les versants de la vallée Maalselvdalen en Norvège, par environ 69 degrés de latitude nord. Principalement des formations couvrant le sol des forêts; en outre, des formations rencontrées dans des prairies et marais; enfin, des formations habitant le bord de la rivière (Maalselven), où la végétation est plus ou moins clairsemée. Le plus souvent, 50 échantillons dans chaque formation; dans quel-

ques-unes 25 seulement. Environ 800 taux de fréquence se rapportant à des plantes vasculaires. Pour quelques-unes des formations, les recherches comprennent aussi les mousses et les lichens.

- 9) HANNA RESVOLL-HOLMSEN, Statistiske Vegetationsundersøgelser fra Foldalsfjeldene (RESVOLL-HOLMSEN, 1914, II). Formations tapissant, d'un côté, le sol de quelques bois de conifères et à feuilles caduques, et, d'autre part, des bruyères, „Fjeldmark”, névés, pâturages, tourbières. Dans quelques cas 50, dans d'autres 25 échantillons dans chaque formation. Environ 1550 nombres de fréquence de plantes vasculaires; en outre, des mousses et des lichens.
- 10) C. RAUNKJÆR. Sur la végétation des alluvions méditerranéennes Françaises (RAUNKJÆR, 1914). Dune et marais sableux de la côte méditerranéenne française. 25 échantillons dans chaque formation; environ 60 taux de fréquence.
- 11) CARSTEN OLSEN, Vegetationen i nordsjællandske Sphagnummoser (OLSEN, 1914). Formations se trouvant dans des tourbières à Sphaigne (Sphagnum) du nord-est de la Séeland. Généralement 25 échantillons dans chaque formation. Environ 500 nombres de fréquence de plantes vasculaires, les recherches portant en outre sur des mousses et lichens.

De ce court aperçu de la littérature ayant trait à la statistique des formations, il ressort que quelques-unes d'entre les recherches relatées portent non seulement sur les plantes vasculaires, mais encore sur les mousses et les lichens, tandis que les autres ne concernent que les plantes vasculaires. Pour le moment nous nous en tiendrons à ces dernières, pour vérifier plus tard jusqu'à quel point les cryptogames en question se comportent comme les plantes vasculaires au point de vue de la répartition des taux de fréquence.

Afin de me rendre compte de cette répartition, j'ai entrepris, pour chacun des onze mémoires précités, de distribuer en cinq classes les taux de fréquence qui s'y trouvent établis en ce qui concerne les plantes vasculaires. Voici le schéma de mes divisions: La classe I comprend les taux de fréquence (F) allant de 1 à 20; la classe II va de 21 à 40; la classe III de 41 à 60; la classe IV de 61 à 80, et la classe V de 81 à 100. J'aurais préféré une division comprenant dix classes de grandeur au lieu de cinq; mais comme, pour beaucoup de formations, les taux de fréquence ne sont basés que sur 25 échantillons dans chaque formation, on comprend que les éléments n'aient pas pu être répartis sur dix classes de même valeur, puisque celles-ci correspondraient alors alternativement à 3 échantillons et à 2 seulement. C'est pourquoi j'ai dû me borner à cinq classes, division qui du reste est celle qui permet le plus aisément de se rendre compte de l'état des choses.

Le tableau 9 donne un résumé des résultats obtenus. La première et la deuxième colonne renvoient aux indications bibliographiques des pages 22 à 24. Le chiffre indiqué dans la troisième colonne représente, pour les plantes vasculaires, le nombre des chiffres de fréquence établis dans le mémoire concerné, et les chiffres des cinq dernières colonnes montrent, en proportions pour cent, les taux de fréquence répartis sur les cinq classes de grandeur. Au plus bas du tableau, sous A, les taux de fréquence tirés des onze mémoires — en tout, 8078 — se trouvent réunis, avec leur pourcentages pour les cinq classes de grandeur. Enfin, B donne la moyenne des pourcentages indiqués sous les numéros 1 à 11 du tableau.

Quoique le nombre des taux de fréquence relevés soit très différent dans les onze mémoires — il varie de 61 à 1544 —, on remarque que les chiffres trouvés sont approximativement les mêmes, soit que l'on calcule la moyenne en employant la somme de tous les chiffres de fréquence (comme cela s'est fait au tableau 8 A), soit qu'on prenne la moyenne des valeurs

proportionnelles de ces chiffres tels qu'ils se trouvent distribués sur les différentes classes de grandeur (tableau 8 B).

Si l'on veut, au moyen d'une courbe, mettre en évidence les relations numériques des espèces constitutives d'une formation et ayant des degrés de fréquence différents, on verra que cette courbe présente deux sommets: elle commencera par un sommet relativement élevé, situé au-dessus du groupe

Tableau 9.

Répartition, par pourcentages, des taux de fréquence sur 5 classes de grandeur. (Plantes vasculaires seules).

Renvois à la Bibliographie	Nombre de taux de fréquence	Classes de fréquence				
		I	II	III	IV	V
		1-20 %	21-40 %	41-60 %	61-80 %	81-100 %
1 RAUNKIÆR, 1909 II . . . . .	1355	65	11	7	6	11
2 VAHL, 1911 . . . . .	1120	55	12	7	6	20
3 RESVOLL-HOLMSEN, 1912 . . . . .	656	75	10	7	4	4
4 VAHL, 1912 . . . . .	162	46	16	11	8	19
5 RAUNKIÆR, 1913 . . . . .	722	49	16	8	8	19
6 VAHL, 1913. I . . . . .	555	43	15	13	9	20
7 VAHL, 1913, II . . . . .	555	35	14	10	9	32
8 RESV.-HOLMSEN, 1914, I . . . . .	822	60	15	9	6	10
9 RESV.-HOLMSEN, 1914, II . . . . .	1544	57	15	11	8	9
10 RAUNKIÆR, 1914 . . . . .	61	57	16	7	8	12
11 OLSEN, 1914 . . . . .	526	43	13	10	10	24
A 1-11 . . . . .	8078	55	14	9	7	15
B Moyenne des pourcentages de 1-11 . . . . .		53	14	9	8	16

qui montre les chiffres de fréquence les plus faibles, pour aboutir à un second sommet, qui se trouvera au-dessus du groupe des chiffres de fréquence les plus forts, et dont la situation sera de beaucoup moins élevée. A partir du premier sommet, on verra la courbe descendre jusque vers le groupe précédant le dernier sommet, ce qui veut dire que, d'une façon générale, ce sont les espèces les moins fréquentes des formations qui sont les plus nombreuses, et que, au fur et à mesure

que s'accroîtront les chiffres de fréquence, le nombre des espèces ira en diminuant, pour augmenter de nouveau dans le dernier groupe, celui qui contient les espèces les plus fréquentes de toutes; celles qui se trouvent être les plus fréquentes après ces dernières, sont les moins nombreuses.

Que l'état de choses résumé dans le tableau 9, A, ne soit point l'effet d'un pur hasard, c'est ce que nous pouvons vérifier en considérant le résultat que donne l'étude des chiffres de fréquence de chaque mémoire. A ce sujet, le tableau 9, numéros 1 à 11, nous montre que la manière dont les chiffres de fréquence se répartissent sur nos cinq classes de grandeur, est partout, au point de vue de l'ordre de grandeur de ces chiffres, sensiblement la même que dans le tableau 9, A, — exception faite toutefois pour le seul N° 3, où la courbe manque du second sommet, parce que la grandeur du 5<sup>e</sup> groupe — celui qui comprend les chiffres de fréquence les plus élevés (de 81 à 100) — n'est pas supérieure, mais égale à celle du 4<sup>e</sup> groupe; d'ailleurs, au N° 10, le chiffre du groupe 4 est plus fort que celui du groupe 3, et aux numéros 5 et 11 ces deux groupes sont de même grandeur.

Considérons d'un peu plus près l'exception que constitue le numéro 3. Si pour ce mémoire le nombre des taux de fréquence rentrant dans la 5<sup>e</sup> classe de grandeur n'est pas supérieur au nombre de ceux qui composent la 4<sup>e</sup> classe, cela tient à ce que dans la recherche en question se trouvent englobées un certain nombre de formations qui ne renferment point d'espèces dont les taux de fréquence puissent les faire ranger dans la 5<sup>e</sup> classe. Quand il arrive que, dans une recherche donnée, aucune des espèces sur lesquelles elle porte n'offre des taux de fréquence bien élevés — dépassant par exemple 80 —, ce fait peut être le résultat de causes diverses. Il se peut qu'il s'agisse là surtout d'un trait caractéristique des forêts tropicales pluvieuses; mais comme il n'existe pas de de recherches statistiques relatives aux formations que pré-

sentent ces forêts, nous devons les laisser de côté ici. En somme, nous n'avons affaire qu'à la zone tempérée septentrionale, à laquelle se rapportent toutes les recherches statistiques publiées jusqu'à ce jour au sujet des formations. Dans ces contrées, l'absence de taux de fréquence très élevés provient notamment de deux causes: Premièrement, la formation en question peut être trop peu serrée pour qu'on puisse y constater des chiffres de fréquence élevés, pour étroites que soient les limites choisies pour la notion de formation; tel est le cas par exemple pour certaines formations propres aux dunes ou aux déserts, tant ceux de climat sec que ceux créés par le froid. En second lieu, l'absence de chiffres de fréquence élevés peut être due à une manière de voir qui donne au terme de formation un sens trop collectif. Si, par exemple, l'on examine globalement une bruyère constituée par une formation de *Calluna vulgaris* + *Empetrum nigrum* et une formation de *Calluna vulgaris* + *Erica tetralix*, on n'aura qu'une seule espèce dont le chiffre de fréquence doit être rangé dans le 5<sup>e</sup> groupe, à savoir *Calluna vulgaris*; mais en même temps on aura peut-être deux espèces dont les chiffres de fréquence appartiennent au 4<sup>e</sup> groupe, savoir *Erica tetralix* et *Empetrum nigrum*. Si, au contraire, on examine séparément les deux formations — et il s'agit bien entendu de vraies formations, et non de végétations définies de façon plutôt populaire par leur aspect physiognomique —, elles offriront chacune deux espèces rentrant dans le 5<sup>e</sup> groupe: l'une, *Calluna vulgaris* et *Empetrum nigrum*, l'autre, *Calluna vulgaris* et *Erica tetralix*; en outre, il peut se faire que la formation *Calluna vulgaris* + *Erica tetralix* présente une espèce ressortissant au 4<sup>e</sup> groupe, à savoir *Empetrum nigrum*.

Autre exemple: Si l'on examine en bloc un sol forestier couvert de hêtres et comprenant à la fois une formation d'*Anemone nemorosa* et une formation d'*Oxalis aceto-*

sella entremêlé d'*Anemone nemorosa*, il arrivera facilement que la 5<sup>e</sup> classe ne s'y trouve pas représentée du tout; par contre, si ces deux formations sont examinées indépendamment l'une de l'autre, on constatera probablement qu'elles ont toutes deux une espèce au moins qui relève de la 5<sup>e</sup> classe, savoir respectivement *Anemone nemorosa* et *Oxalis acetosella*. —

D'une façon générale, dans un examen statistique portant sur des formations à végétations serrées dans la zone tempérée septentrionale, le manque de chiffres de fréquence dans la 5<sup>e</sup> classe de grandeur prouvera ordinairement que plusieurs formations ont été examinées globalement, autrement dit, que le terme de «formation» a été pris dans un sens collectif trop vague.

Pour que la 5<sup>e</sup> classe de grandeur puisse comprendre des taux de fréquence en nombre plus grand que celui présenté par la 4<sup>e</sup> classe, il faut évidemment avant tout que la recherche en question ait établi des chiffres de fréquence de la 5<sup>e</sup> classe de grandeur, c'est-à-dire des chiffres supérieurs à 80; du moment que cette condition se trouve remplie, la répartition des chiffres de fréquence établie dans notre tableau 9 A semble bien en découler, à moins toutefois que les formations considérées ne soient trop peu nombreuses; dans chaque formation prise à part, la 5<sup>e</sup> classe de grandeur n'est sans doute pas toujours plus compréhensive que la 4<sup>e</sup>.

Il est vrai que parmi les recherches résumées dans le tableau 9 il y en a qui présentent quelques formations qui n'ont pas de chiffres de fréquence rentrant dans notre 5<sup>e</sup> classe de grandeur; cependant, le plus souvent, ces exceptions isolées seront trop insignifiantes pour voiler la loi de répartition que nous avons pu établir pour les chiffres de fréquence; il n'y a que le numéro 3 du tableau 9 où les deux dernières classes soient représentées par des chiffres proportionnels de valeur égale l'une à l'autre. Mais aussitôt que, en calculant la

distribution des chiffres de fréquence sur les cinq classes de grandeur, on fera abstraction de toutes les recherches qui ne présentent pas de chiffres de fréquence dans la 5<sup>e</sup> classe de grandeur, on verra immédiatement le nombre constaté pour la 5<sup>e</sup> classe dépasser celui de la 4<sup>e</sup> classe. C'est ce que montre le tableau 10. —

Examinons maintenant comment se comportent les Mousses et les Lichens dont, comme nous l'avons fait observer plus haut, nous avons fait abstraction parce que la plupart des publications concernant la statistique des formations ne se rapportent qu'aux plantes vasculaires, et que, d'autre part,

Tableau 10.

RESVOLL-HOLMSEN 1912 (Tabl, 9, N <sup>o</sup> 3)	Nombre de taux de fré- quence	Classe de fréquence				
		I 1—20 %	II 21—40 %	III 41—60 %	IV 61—80 %	V 81—100 %
A. Toutes les formations examinées .....	656	75	10	7	4	4
B. Uniquement les formations qui présentent aussi des taux de fréquence dépassant 80	488	74	9	6	4	6

on ne peut savoir a priori si la loi de répartition qui régit les chiffres de fréquence de celles-ci s'applique aussi aux dits végétaux inférieurs.

Seuls HANNA RESVOLL-HOLMSEN (1912, 1914, I, 1914, II) et CARSTEN OLSEN (1914) se sont appliqués à déterminer, à côté des chiffres de fréquence des plantes vasculaires, ceux des Mousses et Lichens dans une série de formations. Cependant, comme celles-ci sont caractérisées et délimitées au moyen des végétaux vasculaires, elles ne sauraient être considérées comme représentant des formations déterminées de Mousses et de Lichens; aussi voyons-nous que dans plusieurs formations les chiffres de fréquence des espèces de ces deux classes

de plantes ne dépassent jamais 80. C'est pourquoi, en discutant les données qui nous sont soumises, j'ai pensé devoir calculer les chiffres de fréquence des Mousses et des Lichens,

Tableau 11.

Répartition, par pourcentages, des taux de fréquence sur 5 classes de grandeur chez les Mousses.

RESVOLL-HOLMSEN 1912; 1914, I; 1914, II	Nombre de taux de fré- quence	Classes de fréquence				
		I 1-20 %	II 21-40 %	III 41-60 %	IV 61-80 %	V 81-100 %
A. Toutes les formations.....	321	69	13	9	5	2
B. Uniquement les formations qui présentent aussi des taux de fréquence dépassant 80	73	49	23	6	4	18

respectivement, soit en me basant sur les données relatives à toutes les formations, soit uniquement au moyen des for-

Tableau 12.

Répartition, par pourcentages, des taux de fréquence sur 5 classes de grandeur chez les Mousses.

CARSTEN OLSEN 1914	Nombre de taux de fré- quence	Classes de fréquence				
		I 1-20 %	II 21-40 %	III 41-60 %	IV 61-80 %	V 81-100 %
A. Toutes les formations.....	463	59	14	10	6	11
B. Uniquement les formations qui présentent aussi des taux de fréquence dépassant 80	227	50	16	8	5	21

mations qui montrent aussi des chiffres de fréquence supérieurs à 80.

Les résultats concernant les Mousses se trouvent rassemblés dans les tableaux 11 et 12, dont le premier donne les chiffres obtenus avec les données contenues dans les trois



En utilisant les recherches dans lesquelles on a prélevé 50 échantillons dans chaque formation, j'ai eu recours à une division en dix classes de grandeur pour déterminer, dans la mesure du possible, la situation du point le plus bas de la courbe de répartition. J'ai ainsi constaté que, dans la plupart des cas, ce point se trouvait dans le groupe 61—70; mais il peut aussi se rencontrer dans le groupe 71—80 ou dans le groupe 51—60.

La loi de répartition des nombres de fréquence établie dans ce qui précède pourra, je crois, s'expliquer de la manière suivante: Ce qui dans une formation parvenue à un état d'équilibre relatif permet à une ou plusieurs espèces végétales de prospérer aux dépens de leurs voisines, c'est le fait que ces espèces dominantes sont les mieux appropriées à vivre dans les conditions d'existence offertes à la formation dont elles font partie, et du fait de la concurrence vitale elles empêchent les autres espèces de les égaler sous le rapport de la fréquence. Cependant, bien que mieux armées pour soutenir avec succès cette concurrence vitale, elles ne peuvent pas empêcher d'autres espèces, moins fréquentes, plus disséminées, de s'introduire dans la formation en occupant les vides laissés pour une raison quelconque par les espèces dominantes; aussi voyons-nous que les espèces les moins fréquentes sont de beaucoup les plus nombreuses.

En dehors des recherches statistiques précitées dont les résultats m'ont servi à déterminer, par le procédé que je viens d'exposer, la répartition des taux de fréquence, il est une autre recherche dans laquelle ma méthode de valence a également été appliquée, mais dont je n'ai pu utiliser les résultats en même temps que les autres parce que l'unité de terrain employé n'y est pas la même:  $\frac{1}{2}$  mètre carré, le plus souvent, au lieu de  $\frac{1}{10}$  mètre carré. La recherche à laquelle je fais allusion est «Markflorans analys på objektiv grund»

par TORSTEN LAGERBERG (LAGERBERG, 1914). Le but que se propose Lagerberg est du domaine de la botanique forestière: il s'agit pour lui d'examiner des terrains boisés — nettement délimités en vue de ces investigations — d'une manière si exacte que, en comparant le résultat avec celui d'un examen analogue entrepris au bout d'un certain nombre d'années, il soit possible d'établir si dans l'intervalle il s'est opéré une modification notable de la végétation par suite d'un éclaircissement subi par le peuplement du bois. Dans ce but LAGERBERG a procédé comme suit: Sur tout le terrain expérimenté il a prélevé des échantillons d'une étendue de  $\frac{1}{2}$  mètre carré (dans quelques cas, seulement  $\frac{1}{10}$  d'un mètre carré) et séparés par des intervalles de 2, 4 ou 8 m; pour chaque échantillon ou unité de terrain, il a alors fait une estimation approximative du degré de couverture de chaque espèce, de façon à déterminer ainsi le degré de fréquence des espèces aussi bien que l'étendue proportionnelle qu'elles occupent. Or, j'ai examiné comment les chiffres de fréquence trouvés de cette manière se rapportent à ceux obtenus à partir d'échantillons de  $\frac{1}{10}$  mètre carré. Dans le cas où LAGERBERG a fait deux dénombrements d'échantillons séparés par des distances différentes, je n'ai utilisé que le résultat de la recherche portant sur le plus grand nombre d'échantillons. Les recherches ainsi limitées sont au nombre de huit; elles comprennent, outre les plantes vasculaires, des Mousses et des Lichens, ces derniers toutefois en si petit nombre que j'ai cru devoir en faire abstraction.

Quoique LAGERBERG ne se soit pas attaché à étudier des formations étroitement limitées, mais des terrains boisés ayant une certaine étendue déterminée, on peut constater que la plupart de ses recherches — savoir 7 sur 8 — comprennent des espèces dont le nombre de fréquence excède 80, ce qui semblerait indiquer que les terrains explorés peuvent bien être regardés comme des formations au sens collectif de ce terme; du reste, il est évident que l'étendue plus grande des

unités de terrain considérées exerce encore ici une certaine influence. Chaque recherche embrasse plus de cent (168—336) échantillons; par conséquent, dans bien des cas, le chiffre de fréquence de telle ou telle espèce est inférieur à 1.

Les résultats de mes calculs sont rassemblés, en ce qui concerne les plantes vasculaires, dans le tableau 14, et pour les Mousses au tableau 15. A comprend toutes les recherches et toutes les espèces relevées. Ont été omises : en B les espè-

Tableau 14.

Répartition, par pourcentages, des taux de fréquence sur 5 classes de grandeur chez les plantes vasculaires (unité de terrain: la moitié d'un mètre carré).

LAGERBERG 1914	Nombre de taux de fréquence	Classes de fréquence				
		I	II	III	IV	V
		1—20 %	21—40 %	41—60 %	61—80 %	81—100 %
A. Toutes les recherches et toutes les espèces . . . . .	232	80	10	4	2	4
B. Toutes les recherches, mais à l'exclusion des espèces dont les taux de fréquence sont inférieurs à 0,5 . . . . .	197	77	11	5	2	5
C. Seulement les recherches (2 et 8) dont tous les taux de fréquence ne sont pas inférieurs à 80 (pour les autres, v. B) . . . . .	164	79	10	4	2	5

ces dont le chiffre de fréquence est inférieur à 0,5; en C du tableau 14, la recherche qui pour les plantes vasculaires n'offrait pas de chiffres de fréquence supérieurs à 80. Il ressort des deux tableaux que même dans ces recherches les chiffres de fréquence se conforment à la loi de répartition établie dans ce qui précède.

Nous avons vu comment se comportent les chiffres de fréquence établis sur des échantillons de petite étendue; nous al-

lons maintenant rechercher comment il en est des taux de fréquence déterminés avec des unités de terrain plus grandes, soit à l'intérieur d'une formation proprement dite, soit dans des peuplements présentant un aspect plus varié.

Si l'on s'en tient à telle ou telle formation déterminée, il est évident a priori que plus étendue est l'unité de terrain adoptée, plus nombreuses seront les espèces donnant des chiffres de fréquence élevés. Dans toute région d'une étendue quelque peu considérable et soumise à une exploration procédant

Tableau 15.

Répartition, par pourcentages, des taux de fréquence sur 5 classes de grandeur chez les Mousses  
(unité de terrain:  $\frac{1}{2}$  mètre carré).

LAGERBERG 1914	Nombre de taux de fréquence	Classes de fréquence				
		I 1-20 %	II 21-40 %	III 41-60 %	IV 61-80 %	V 81-100 %
A. Toutes les recherches et toutes les espèces . . . . .	100	60	14	3	8	15
B. Toutes les recherches, mais à l'exclusion des espèces dont les taux de fréquence sont inférieurs à 0,5 . . . . .	90	55,5	15,5	3	9	17

par unités de terrain, les espèces ayant des chiffres de fréquence élevés se trouveront d'autant moins nombreuses que la nature de ce terrain — et partant sa flore — sera plus variée; et dans chaque région donnée, les espèces à taux de fréquence élevé seront d'autant moins nombreuses que les dimensions données à l'unité de terrain auront été plus faibles. Si, par exemple, nous voulons déterminer les chiffres de fréquence des espèces végétales habitant le sol danois en divisant le Danemark tout entier en un certain nombre de régions — mettons-en cinquante — d'une étendue égale, ou approximativement égale, pour assigner ensuite à chaque espèce particulière le

chiffre de fréquence correspondant au nombre de régions habitées par elle, il est hors de doute que les espèces à taux de fréquence élevé seront en majorité; mais au fur et à mesure que l'étendue des régions diminuera, on verra décroître le nombre des espèces à taux élevé, et finalement il n'y en aura plus du tout.

En vue de déterminer le degré de fréquence que présentent les espèces végétales d'un pays, BRIQUET a proposé (BRIQUET, 1883) d'en diviser la surface en un certain nombre de carrés de même étendue, chacun de 100 km carrés, pour indiquer alors pour chaque espèce le nombre de carrés où on l'aura trouvée.

Cependant, à ma connaissance, ce procédé n'a jamais été réalisé pour aucun pays. Aussi est-il à remarquer que, lorsqu'il s'agit d'unités de terrain d'un ordre de grandeur relativement très élevé, il n'est guère nécessaire que leur étendue soit absolument identique; et si, renonçant à l'exigence relative à la dimension parfaitement identique des unités, on se contente de dimensions approximativement égales, il existe dans la littérature floristique pas mal de données propres à être utilisées pour des recherches visant à établir comment se comportent les chiffres de fréquence dont il s'agit ici. Des données de ce genre ont été publiées relativement à la Finlande SÆLAN, KIHLMAN & HJELT, 1889), à la Grande-Bretagne (WATSON, 1883) et à Irlande (MORE, 1898). J'ai déterminé la répartition des chiffres de fréquence établis pour le premier et le dernier de ces trois pays.

Dans l'aperçu que nous venons de citer de la distribution des plantes vasculaires en Finlande, ce pays est divisé en vingt-neuf départements (ou territoires). Dans l'exposé sommaire qui va suivre, une de ces régions, la Lapponia enontekiensis, de situation géographique assez isolée, a été omise: j'obtiens ainsi de pouvoir partager les taux de fréquence en 28 et, partant, en 14, 7, 4, 2 groupes, toutes les fois

que ce me paraît convenable au but que nous nous proposons.

Au lieu de déterminer d'abord le chiffre de fréquence de chaque espèce par le pourcentage des territoires où on l'a rencontrée, j'ai cru préférable d'établir combien d'espèces ne se trouvent représentées que dans un seul territoire, combien on en trouve dans deux, combien en trois territoires, et c. J'ai compté comme espèces quelques formes qui dans la liste citée figurent comme sous-espèces; de cette façon, le nombre total des espèces se monte à 1206, qui se répartissent par pourcentages dans les 28 groupes, de la manière indiquée dans

Tableau 16.

Taux de fréquence des plantes vasculaires de la Finlande, déterminés par le nombre de provinces dans lesquelles les espèces ont été trouvées; répartition, par pourcentages, des taux de fréquence sur 28 classes de grandeur. Nombre des espèces: 1206.

Classes de fréquence . . . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nombre d'espèces pour cent. . .	13	8	6	5	5	4	3	3	3	4
Classes de fréquence . . . . .	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Nombre d'espèces pour cent. . .	2	2	3	3	3	1	3	2,5	2	2,5
Classes de fréquence . . . . .	21	22	23	24	25	26	27	28		
Nombre d'espèces pour cent. . .	2	2	2	2	2	2	3	7		

le tableau 16. Comme on le verra, le plus nombreux de ces groupes est le premier, celui qui se compose des espèces dont on n'a pu constater la présence que dans un seul des 28 territoires; en effet, ce groupe comprend 13 % de la totalité des espèces considérées. Vient ensuite le 2ème groupe, comprenant 8 %, puis le 28<sup>e</sup> groupe avec 7 %; le 3<sup>e</sup> groupe contient 6, le 4<sup>e</sup> et le 5<sup>e</sup> chacun 5 %. Les pourcentages des autres groupes (au nombre de vingt-deux) sont compris entre 4 et 2, sauf le 16<sup>e</sup>, qui ne renferme que 1 % des espèces. La courbe qui peut se construire au moyen de ces chiffres proportionnels, présente une allure assez irrégulière; mais si l'on réunit les groupes quatre à quatre de façon à en réduire le nombre

à 7, on obtiendra le résultat représenté au tableau 17, et la courbe qu'on peut tracer sur ces chiffres-ci prendra un aspect bien régulier, ayant le sommet dans le 1<sup>er</sup> groupe, à partir

Tableau 17.

Mêmes éléments qu'au tableau 16, seulement avec répartition des taux de fréquence sur 7 classes de grandeur.

Classes de fréquence.....	1	2	3	4	5	6	7
Nombre des espèces pour cent.....	31	16	12	10	10	8	13

duquel on la verra aller en descendant jusque dans le 6<sup>e</sup> groupe, pour remonter ensuite un peu dans le 7<sup>e</sup> et dernier groupe; en sorte que dans ce cas nous arriverons à constater sensiblement la même allure que celle présentée par les chiffres de fréquence des formations.

Irlande. Dans l'ouvrage intitulé *Cybele hibernica* (MORE, 1898), l'Irlande est divisée en douze territoires, et aux pages LXXVII à XCVI se trouve une liste des espèces, indiquant également les territoires où chaque espèce a été trouvée. Si maintenant nous groupons les plantes vasculaires d'Irlande, au nombre de 1071, dans 12 classes de fréquence, nous obtiendrons le résultat résumé dans le tableau 18 A,

Tableau 18.

Taux de fréquence des plantes vasculaires de l'Irlande, déterminés par le nombre de provinces dans lesquelles les espèces ont été trouvées; répartition, par pourcentages, des taux de fréquence: en A: 12 classes de grandeur; B: 6 classes.

Nombre des espèces: 1071.

Cl. de fréq...	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Nombre des espèces pour cent )	A	8,1	7,5	4,2	3,9	4,5	4,5	4,7	4,6	5,7	5,1	7,5	39,2
	B	16		8		9		9		11		47	

tandis qu'en les divisant en 6 classes nous arriverons aux chiffres du tableau 18 B. La courbe qui peut se dresser à l'aide de ces dernières valeurs montre le même aspect régulier, à deux sommets, que celle basée sur les chiffres du tableau 17,

avec cette différence toutefois que, dans le cas qui nous occupe plus particulièrement ici (l'Irlande), le sommet qui correspond à la dernière classe de fréquence est beaucoup plus élevé que celui de la première classe, de même que le point le plus bas de la courbe ne se trouve pas au-dessus de l'avant-dernière classe comme dans le tableau 17, mais au-dessus la deuxième. Les territoires dans lesquels l'Irlande a été divisée sont d'une étendue beaucoup plus restreinte que ceux de la Finlande — les territoires du tableau 18B sont environ quatre fois moins grands que ceux du tableau 17 —, et la diminution des régions — donc des unités de terrain — donnera lieu, dans des conditions égales d'ailleurs, à un déplacement des sommets de droite à gauche à l'intérieur des classes de fréquence; si le sommet le plus élevé de la courbe de répartition des taux de fréquence de l'Irlande ne s'en trouve pas moins situé extrêmement à droite, contrairement à qui a lieu pour la Finlande, cela tient à ce que la flore d'Irlande est beaucoup moins variée que celle de la Finlande.

Il faut remarquer qu'en déterminant les chiffres de fréquence des espèces je n'ai tenu compte que des ouvrages cités ci-dessus, sans utiliser de données plus récentes concernant une plus grande extension de certaines espèces; il est évident que de telles constatations relatives à un plus ou moins grand nombre d'espèces donneront lieu, dans la série de classes de fréquence, à un déplacement correspondant de gauche à droite.

Comme suite à la discussion des chiffres de fréquence basés sur notre connaissance actuelle de la présence ou de l'absence des espèces dans chaque territoire faisant partie d'un domaine floristique déterminé, nous donnerons un exemple de l'estimation subjective des chiffres de fréquence. On sait que depuis bien longtemps il est d'usage de désigner l'extension d'une espèce quelconque dans une flore donnée, le plus ou moins de fréquence avec laquelle elle y apparaît, par des termes exprimant une appréciation approximative person-

nelle, tels que «très répandue», «répandue», «ça et là», «rare», *etc.* Quelques auteurs, notamment S. AUBERT dans son travail „La flore de la Vallée de Joux” (AUBERT, 1900), ont aussi essayé d'exprimer leur appréciation par des nombres. Le territoire exploré par cet auteur : la Vallée de Joux du Jura, n'ayant qu'une superficie de 260 km carrés, il a dû être relativement facile d'en acquérir une connaissance approfondie; c'est peut-être pour cette raison même que l'auteur a cru pouvoir porter à 10 le nombre des degrés de fréquence et aussi celui des degrés d'abondance.

Dans la liste des espèces trouvées dans la région ci-dessus indiquée (ouvrage cité, pp. 646 à 726), liste qui comprend 827 espèces de plantes vasculaires, ont été consignés sous la

Tableau 19.

Répartition par pourcentages sur 10 classes des taux de fréquence, évalués par appréciation, des espèces végétales. Aréa: 260 km carrés; 827 espèces de plantes vasculaires.

Classes de fréquence .....	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Répartition des espèces pour cent....	20	7	9	6	9	10	3	18	1	17

rubrique «Degré de fréquence», en regard de chaque espèce, deux chiffres dont le premier représente le degré de fréquence de l'espèce, le second son degré d'abondance; la plus faible fréquence est exprimée par le chiffre 1, la plus forte par 10; de même pour le degré d'abondance. J'ai examiné comment les 827 nombres de fréquence obtenus par cette évaluation se répartissent sur les dix classes de fréquence; les résultats se trouvent réunis dans mon tableau 19 et représentés graphiquement dans la fig. 1. Ce qui nous frappe tout d'abord, c'est le chiffre très peu élevé de la 9ème classe (destinée à comprendre les espèces les plus fréquentes après celles de la 10ème), dans laquelle ne rentre que 1 pour cent de l'ensemble des espèces, alors que dans la 10ème classe (celle des espèces les plus fréquentes de toutes) le nombre des espè-

ces est dix-sept fois plus grand, et que dans la 8ème classe il est même dix-huit fois plus grand. Nous remarquons également que le nombre des espèces composant la 7ème classe

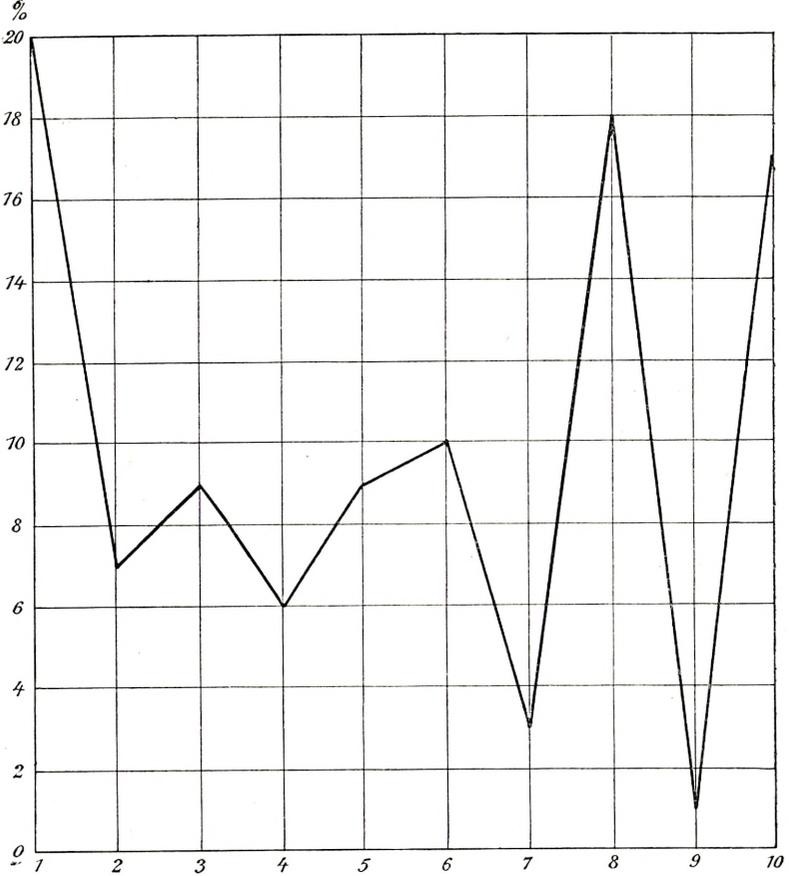


Fig. 1. Représentation graphique des éléments du Tableau 19.  
Chiffres de l'axe des abscisses: classes de fréquence; chiffres de l'axe des ordonnées: pourcentages.

est très bas en comparaison de celui que présente la classe qui suit immédiatement; en effet, les espèces de la classe 8 sont 4 fois  $\frac{1}{2}$  plus nombreuses que celles de la 7ème et la 9ème classe réunies. Il paraît peu probable que ces proportions correspondent à la réalité des faits en traduisant les vrais degrés

de fréquence des espèces: il faut bien plutôt en chercher l'explication dans la psychologie de l'appréciation personnelle.

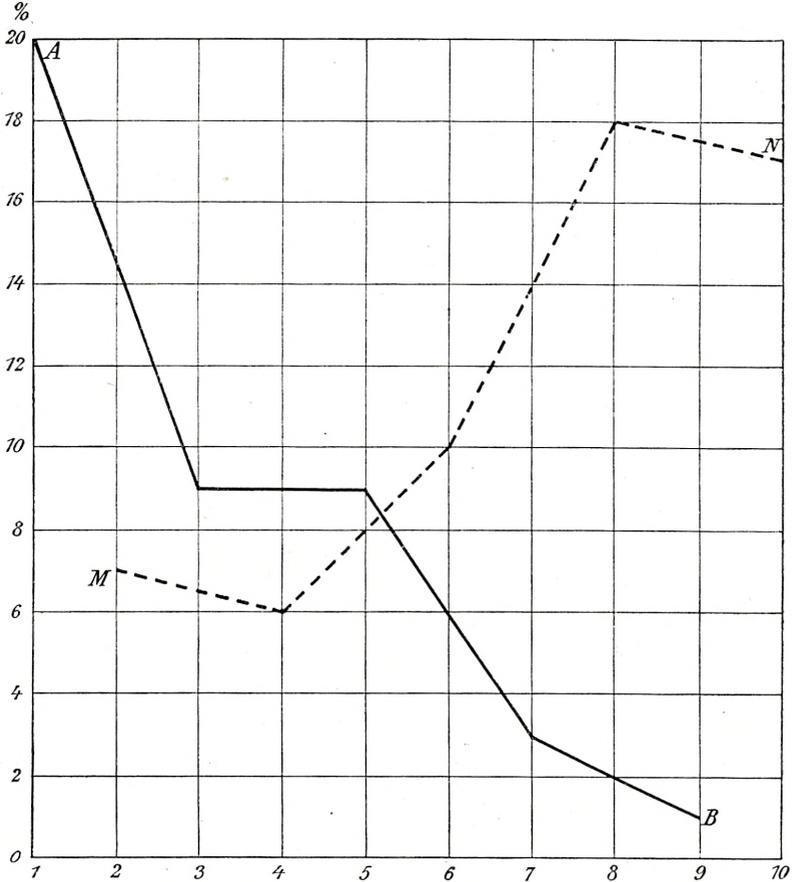


Fig. 2. Représentation graphique des éléments du Tableau 19. Chiffres de l'axe des abscisses: classes de fréquence; chiffres de l'axe des ordonnées: pourcentages. A—B: classes de grandeur à numéros impairs; M—N: classes de grandeur à numéros pairs.

En effet, aussi longtemps qu'on cherche à juger des degrés de fréquence peu élevés et que, par conséquent, on peut encore, dans une certaine mesure, embrasser d'un coup d'oeil la représentation proportionnelle des diverses espèces, on est enclin à se sentir assez sûr de son fait, ce qui à son tour peut

avoir pour conséquence qu'on préférera les nombres impairs, qui expriment pour ainsi dire une plus grande certitude subjective; du moins, il me paraît étrange que dans la 3ème classe le nombre soit plus grand qu'il ne l'est dans la 2ème, et que dans la 5ème classe il soit plus grand que dans la 4ème. Par contre, on se sent beaucoup moins sûr lorsqu'il s'agit de juger de degrés de fréquence plus élevés, quand par exemple telle espèce très répandue doit être rapportée à la 9ème classe de fréquence ou à la 8ème ou 10ème classe: dans ces cas-là on finira généralement par la ranger dans la 8ème ou dans la 10ème classe, les nombres pairs produisant plutôt l'effet de chiffres ronds et exprimant mieux, par conséquent, une évaluation par à peu près. C'est de cette façon que je m'explique les écarts qu'on

Tableau 20.

Répartition, par pourcentages, sur 10 classes des degrés d'abondance, évalués par appréciation, des espèces végétales habitant la Vallée de Joux.

Classes d'abondance.....	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Répartition des espèces pour cent	10	8	15	5,5	10	6	3	10	0,5	32

constate entre les chiffres évalués consignés au tableau 19 et ceux des tableaux 16 à 18, qui ne dépendent pas d'une appréciation. La fig. 2 semble confirmer cette manière de voir: la courbe AB représente ici simplement les classes de grandeur de nombre impair du tableau 19; pareillement, la courbe MN est construite sur les classes désignées par des nombres pairs; comme on le voit, ces deux courbes présentent des allures presque diamétralement opposées l'une à l'autre. — Au reste, il en est de même des degrés d'abondance, ainsi que cela résulte du tableau 20, dont les chiffres mettent en évidence le même fait que celui qui apparaît dans le tableau 19 sous le rapport de la fréquence, avec cette différence toutefois, que le nombre des espèces qu'on a jugées appartenir à la 9ème classe est encore moindre, soit seulement 0,5 pour

cent, alors que la 10ème classe comprend 32 et la 8ème classe 10 p. c., 268 espèces ayant été données à la 10ème classe, 84 à la 8ème, et seulement 4 à la 9ème classe.

Ceci prouve, ce me semble, deux choses: la première est ce fait bien connu, qu'on ne peut guère se fier à une estimation personnelle; et en second lieu, lorsqu'on doit se contenter d'un classement au jugé, il ne faut pas employer une échelle composée d'un trop grand nombre de degrés, soit 10; un nombre restreint de groupes, tel que 5, sera de beaucoup préférable.

---

### III.

#### **Le degré de fréquence utilisé comme caractéristique biologique des formations végétales.**

Le climat, au sens phytologique, d'un pays est caractérisé par l'adaptation des plantes aux conditions climatologiques, en d'autres termes, par la forme vitale des végétaux. Cependant, comme nous l'avons déjà indiqué, il n'est pas possible d'établir, la vraie forme vitale, c'est-à-dire que nous ne pouvons pas déterminer la somme totale des multiples adaptations de chaque espèce particulière. Nous sommes réduits à établir tant bien que mal un système provisoire de formes vitales, en prenant pour base l'un des traits essentiels de l'adaptation des végétaux au climat, et ayant soin en même temps de nous arranger de façon à ce qu'il soit possible d'introduire dans ce système préliminaire toutes les améliorations auxquelles une connaissance plus approfondie du sujet pourra donner lieu.

C'est ainsi qu'il m'a paru pratique de fonder un système d'attente sur cette adaptation des plantes qui leur permet de supporter la mauvaise saison, spécialement en ce qui concerne la protection des extrémités

des jeunes pousses, les tissus embryonnaires dont dépend la continuation de l'espèce.

C'est là, à mon avis, un point de vue vraiment essentiel, puisque la subsistance des espèces dans un climat quelconque dépend de l'aptitude de leurs individus à passer la saison inclemente. Et c'est en outre un point de vue assez général pour servir de base à une étude comparative embrassant une multitude de flores différentes. En effet, les tissus embryonnaires dont se composent les extrémités des pousses et dont dépend essentiellement la subsistance de la plante, constituent la partie la plus tendre, la plus délicate de celle-ci; aussi les bourgeons sont-ils protégés contre les influences extérieures, et ce à des degrés différents, selon la diversité des conditions ambiantes. Les bourgeons ou pousses logés dans le sol ou dans l'eau jouissent du fait même de leur situation abritée — toutes conditions d'ailleurs égales — d'une protection plus efficace contre les influences délétères de la saison rigoureuse que ne font les bourgeons placés hors du sol. Nous pouvons donc établir une première division: survivance épigée ou hypogée à la saison défavorable.

En ce qui concerne d'abord les espèces végétales à survivance épigée, elles sont d'autant mieux protégées que leurs bourgeons se trouvent plus rapprochés du sol, autrement dit, que la plante est de taille moins élevée; il s'en suit naturellement une division d'après la hauteur des végétaux à survivance épigée. J'ai appelé phanérophytes (F) tous ceux dont la taille dépasse  $\frac{1}{4}$  mètre. Je les ai groupés en quatre classes de grandeur, à savoir les **mégaphanérophytes**, c'est-à-dire ceux dont la hauteur excède 30 m; **mésophanérophytes**, comprenant ceux dont la hauteur varie entre 30 et 8 mètres; **microphanérophytes** (par abréviation, M), compris entre 8 et 2 mètres; enfin, **nanophanérophytes** (N), de 2 à  $\frac{1}{4}$  m. J'ai réuni jusqu'ici en un groupe commun les deux premières classes, groupe que j'ai désigné par M M.

Quant aux végétaux les plus petits à survivance épigée dont les bourgeons survivants se trouvent, au plus, à 0,25 m au-dessus du sol, je les ai dénommés **chaméphytes** (Ch.). Cette classe, en outre des plantes buissonnantes peu élevées et à tige rampante, comprend un grand nombre d'espèces à survivance épigée ordinairement rangées parmi les herbes vivaces ou pérennantes, telles que beaucoup de Caryophyllacées, bon nombre d'espèces de *Sedum*, *Saxifraga*, *Draba*, etc. etc.

Les végétaux à survivance hypogée peuvent également être classés d'après la position des bourgeons. Quantité d'espèces ont leurs bourgeons survivants placés à ras de sol: je les ai nommées **hémicryptophytes** (H); chez d'autres, les bourgeons sont logés au-dessous de la surface de la terre, à des profondeurs variables suivant l'espèce: **géophytes** (G), ou bien ils se trouvent immergés dans l'eau: **hélrophytes** et **hydrophytes** (réunies en H H); géophytes, hélrophytes et hydrophytes peuvent au besoin être réunies sous la désignation commune de cryptophytes (K).

A ces classes de formes vitales, qui ne comprennent que des plantes vivaces, vient s'en joindre une qui renferme, dans une certaine mesure, les mieux protégées de toutes: ce sont les plantes annuelles, celles de la saison favorable, les **thérophytes** (Th), qui survivent à la mauvaise saison simplement par des graines. Si nous ajoutons comme classes indépendantes deux subdivisions toutes spéciales des phanérophytes, à savoir celles à tige **succulente** (S) et les phanérophytes **épiphytes** (comprenant celles qui sont parasitaires) (E), nous aurons, en tout, 10 classes de formes vitales — S, E, MM, M, N, Ch, H, G, HH, Th —, susceptibles d'être groupées en séries de formes vitales (soit par exemple F, Ch, H, K, et Th) ou bien subdivisées tant qu'on voudra (voir: RAUNKIÆR: 1905; 1907; 1909, I; 1916).

Un aperçu du système que je viens d'esquisser est donné dans le tableau 21.

Afin de pouvoir caractériser le climat de végétation, phytoclimat, d'un pays au moyen de la manière dont ses espèces végétales se répartissent dans le système des formes végétales, il est nécessaire de déterminer tout d'abord la forme vitale de toutes les espèces y représentées: évidemment il n'est pas légitime d'admettre qu'un petit nombre des espèces d'une flore quelconque suffise pour donner une expression exacte

Tableau 21.

	(Végétaux à tige succulente) . . . . .	S
	(Epiphytes) . . . . .	E
Mégaphanérophytes	}	
30 m . . . . .		MM
Mésophanérophytes	}	
8 m . . . . .		
Microphanérophytes		M
2 m . . . . .		
Nanophanérophytes		N
0,25 m . . . . .		
Chaméphytes		Ch
0 . . . . .		
	Hémicryptophytes	H
	Géophytes	G
	Hélo- & Hydrophytes	HH
	(Thérophytes)	Th

de l'adaptation du tapis végétal aux conditions climatiques, même si pour une raison ou une autre on regarde certaines espèces comme particulièrement caractéristiques pour la flore considérée. En effet, si pour faire un choix de plantes représentatives on se place à des points de vue bien définis et très essentiels, mais arbitrairement choisis, on éviterait difficilement d'arriver à des conclusions plus ou moins fausses: car toutes les espèces croissant sous un climat donné doivent évidemment s'être accommodées à ce climat même

— sans cela elles n'y existeraient pas — et, en conséquence, elles ont essentiellement les mêmes titres à entrer en ligne de compte. Ainsi donc, si l'on veut caractériser le phytoclimat d'un pays à l'aide d'un nombre restreint des espèces qui constituent sa flore, il ne faut pas partir d'une conception préconçue pour en faire le choix, lequel deviendrait ainsi purement arbitraire. Le plus sûr sera naturellement de tenir compte de toutes les espèces.

Tableau 22.

Spectre biologique de la flore du Danemark.

Danemark	Nombre des espéc.	S	E	M M	M	N	Ch	H	G	H H	Th
1. L'ensemble de la flore ..	1084	..	(0,1)	1	3	3	3	50	11	11	18
2. $\frac{1}{5}$ des espèces, à savoir celles dont le numéro d'ordre a pour dernier chiffre 0 ou 5.....	217	..	..	2	2	4	3	46	12	11	20
3. $\frac{1}{5}$ des espèces, savoir celles dont le numéro d'ordre a pour dernier chiffre 3 ou 8 .....	215	..	..	1	3	2	4	48	11	13	18
4. $\frac{2}{5}$ des espèces: celles dont le numéro d'ordre a pour dernier chiffre 0, 3, 5, 8 (= 2 + 3) .....	432	..	..	1	3	3	3	47	12	12	19

Les considérations que je viens d'exposer m'ont conduit, lorsqu'il s'agit de caractériser le phytoclimat d'un pays, à examiner tout d'abord la manière dont les espèces faisant partie de sa flore se répartissent par pourcentages sur les classes du système de formes vitales ci-dessus esquissé; en procédant ainsi, j'obtiens une expression numérique que j'appelle le «spectre phytobiologique» de la région examinée. A titre d'exemple, j'ai donné dans le tableau 22, N° 1, le spectre biologique du Danemark. Dans ce même tableau

j'ai cité sous les N<sup>os</sup> 2 à 4 des exemples qui montrent qu'une fraction, choisie au hasard, des espèces végétales d'un pays peut fort bien servir à l'établissement de son spectre biologique. Aux N<sup>os</sup> 2 et 3, le spectre est basé sur un cinquième des espèces, et pour le former j'ai procédé comme suit: Sur une liste où toutes les espèces de notre flore se trouvent rangées par ordre systématique et munies de numéros d'ordre, j'ai prélevé dans le cas du N<sup>o</sup> 2 toutes celles dont les numéros se terminent en 0 ou 5, et dans le second cas (N<sup>o</sup> 3) celles où le dernier chiffre du numéro d'ordre est 3 ou 8. Comme on peut

Tableau 23.  
Spectres biologiques.

	Nombre des espéc.	F	Ch	H	K	Th
1. Iles Seychelles .....	258	61	6	12	5	16
2. Argentario .....	866	12	6	29	11	42
3. Danemark .....	1084	7	3	50	22	18
4. Terre de Baffin .....	129	1	30	51	16	2
5. Spectre normal (le spectre du Globe entier) prélimin.	..	47	9	27	4	12

s'en rendre compte, les spectres ainsi formés concordent très bien avec celui basé sur la totalité des espèces.

Si l'on ne connaît pas les espèces d'une flore suffisamment pour pouvoir déterminer à quelle classe de formes vitales appartient chaque espèce en particulier, ou bien si on n'a pas besoin d'un spectre aussi détaillé que celui basé sur les classes, on peut fort bien se contenter d'un spectre indiquant la répartition centésimale des espèces dans les cinq séries de formes vitales suivantes: phanérophytes (F), chaméphytes (Ch), hémicryptophytes (H), cryptophytes (K) et thérophytes (Th). Le tableau 23 contient quatre spectres de ce genre caractérisant chacun un des quatre principaux phytoclimats, savoir 1<sup>o</sup> le

climat tropical constamment chaud et constamment humide, c'est-à-dire le climat des phanérophytes; 2° les régions sub-tropicales des pluies d'hiver, le climat des thérophytes; 3° le climat tempéré froid, c'est-à-dire celui des hémicryptophytes, et 4° le climat arctique, celui des chaméphytes. Que ces quatre spectres représentent chacun leur phytoclimat, c'est ce dont on peut s'assurer en les comparant avec le spectre normal, tableau 23, N° 5, c'est-à-dire le spectre exprimant l'ensemble de la flore phanérogame du Globe (pour ce spectre normal préliminaire, comp. RAUNKIÆR, 1908, pages 47—48); un climat au sens phytologique est caractérisé par la ou les formes vitales dont les pourcentages dépassent de façon notable ceux des mêmes formes végétales dans le spectre normal.

A l'aide des spectres biologiques d'un nombre suffisant de flores locales, on peut délimiter les phytoclimats au moyen d'isobiochores analogues aux isothermes tracées sur la base des observations faites aux stations météorologiques. Par isobiochore j'entends une ligne traversant les régions dont les spectres biologiques sont sensiblement pareils (comp. RAUNKIÆR, 1908).

Dans la détermination du phytoclimat d'un pays au moyen du spectre biologique, les espèces qui vivent sous ce climat sont de même valeur, quel que soit le nombre ou la taille de leurs individus: si telle forme vitale prédomine au point de vue du nombre des espèces qui y appartiennent, c'est parce que cette forme est particulièrement appropriée au climat considéré; le nombre des individus que compte une espèce quelconque ne dépend guère directement du climat, mais en première ligne de la faculté de reproduction de l'espèce, d'un côté, et, d'autre part, des conditions de terrain qui lui sont offertes.

Il en est tout autrement lorsqu'on envisage la flore au point de vue de la théorie des formations; c'est alors la diffé-

rence du degré de prédominance des diverses espèces qui décide la question. Pour arriver à établir pour la flore d'un pays un spectre biologique satisfaisant à ce point de vue, il faudrait, en le construisant, tenir compte des différences de valence que présentent les espèces dans les diverses parties du pays; mais ceci n'est guère possible; même pour un pays aussi petit que le Danemark on ne saurait déterminer avec tant soit peu de sûreté la valence de chacune des espèces qui entrent dans la composition du tapis végétal; encore moins peut-il en être question pour l'ensemble des contrées ou règne tel ou tel climat végétal, par exemple celui des hémicryptophytes de la zone tempérée septentrionale, et qui s'étend depuis l'Océan Atlantique jusqu'au Pacifique, tant dans l'ancien continent que dans le nouveau.

Ce qu'on peut, le voici: déterminer quelle est, parmi les formations qui composent le domaine d'un phytoclimat, celle dont l'étendue est la plus vaste, et de cette manière on peut caractériser ce domaine au point de vue des formations, pourvu que le terrain n'ait pas subi de changements provoqués par les hommes, par exemple en abattant des bois. Ici, une détermination de la formation qui prédomine au point de vue purement physiognomique, ne serait nullement d'importance fondamentale: La prédominance physiognomique dépend surtout de la dimension de la plante; or, ce n'est pas en raison d'une dimension supérieure qu'une espèce est capable d'exister dans un climat donné; c'est plutôt le contraire qui est vrai: si les phanérophytes, les arbres, constituent ou constituaient jadis la formation dominante des forêts de la zone tempérée septentrionale, ce n'est point que la forme vitale phanérophyte comme telle s'adapte particulièrement bien à ce climat; le fait s'est produit, au contraire, en dépit des caractères phanérophytes qui ne s'y prêtaient que médiocrement, et qui font succomber cette forme vitale aussitôt que les conditions ambiantes viendront à changer en mal, par exemple

en des endroits exposés à l'action du vent, — alors que les hémicryptophytes montreront leur supériorité comme étant la forme vitale caractéristique du climat considéré. En conséquence, très souvent la formation dominante d'un pays n'est point identique à la forme vitale qui caractérise le spectre biologique. Sur les quatre principaux climats de végétation indiqués plus haut, il y a deux d'entre eux : celui des phanérophytes et celui des chaméphytes, où la forme vitale caractéristique de la formation dominante est la même que celle qui caractérise le spectre biologique du climat en question.

Dans les spectres biologiques des climats de végétation, les formes vitales dominant par le nombre des espèces, tandis que dans les spectres biologiques des formations c'est par la fréquence qu'elles prévalent. La science des formations constate les résultats auxquels a abouti la concurrence vitale que se font, dans les différentes localités, les espèces végétales conditionnées par le climat. Une localité donnée sera envahie par celles d'entre les espèces en présence qui sont les mieux appropriées au milieu ambiant; de là résultent les formations. Or, les localités offrant des conditions sensiblement identiques se trouvent souvent situées dans des contrées très éloignées les unes des autres; aussi une formation comprend-elle ordinairement nombre de coins de terre de forme plus ou moins irrégulière, dont on ne saurait faire le tracé topographique ou mesurer la contenance, et dont dès lors il n'est pas possible de cataloguer les espèces végétales avec la même certitude que celle avec laquelle on peut faire la liste globale des espèces habitant une contrée bien circonscrite. Par contre, ainsi que nous l'avons vu au chapitre 1, on est à même de déterminer avec un haut degré de précision la valence des espèces composant une partie isolée de la formation. Les chiffres de valence ainsi obtenus permettent d'abord dans le relevé floristique des formations d'assigner à chaque espèce une impor-

tance correspondant à la fréquence avec laquelle elle se présente; et ils offrent cet avantage encore plus important que, lorsqu'il s'agit de la caractérisation biologique des formations, ils peuvent servir d'intermédiaires dans la conversion des unités floristiques que sont les espèces en des unités biologiques ou formes vitales. C'est par là seulement qu'il devient possible de faire la comparaison de formations qui sont voisines au point de vue biologique, tout en étant très différentes les unes des autres sous le rapport floristique; citons à titre d'exemple une formation danoise d'*Empetrum nigrum*, une formation alpine de *Loiseleuria procumbens* et une formation arctique de *Cassiope tetragona*.

Tableau 24.

Les plantes du Tableau 2	Ch	H	G
	%	%	%
1. Selon la liste floristique seule...	40	40	20
2. Selon la valence .....	72	22	6

Pour mettre plus nettement en lumière ce que nous venons d'exposer, nous pouvons nous reporter au tableau 2, p. 13, qui représente une formation composée de 15 espèces, savoir 6 chaméphytes, 6 hémicryptophytes, 3 géophytes (comp. tabl. 2, colonne 1). Si nous entreprenons de calculer les proportions centésimales existant entre les formes vitales de cette formation en nous basant exclusivement sur la liste floristique, nous obtiendrons le spectre de formation établi au tableau 24, N° 1, dont les chiffres donnent une idée tout à fait fautive des proportions réelles. Il en sera tout autrement si, en faisant la conversion des unités floristiques en unités biologiques, c'est-à-dire en formes vitales, nous attribuons aux espèces la valeur de leur valence, de leurs chiffres de fréquence (tableau 2, colonne 2) : alors nous verrons les chaméphytes présenter 284 unités ou points, tandis que les hémicryptophytes n'en

auront que 88 et les géophytes 7; convertis en pourcentages, ces chiffres conduiront au spectre de formation représenté dans le tabl. 24, N° 2, résultat qui en tout cas se rapproche de la réalité des faits, bien que les chaméphytes n'aient pas encore atteint le chiffre centésimal qui leur revient de droit.

Un autre exemple nous est fourni par la formation donnée dans le tableau 5 et composée de chaméphytes toujours verts et de chaméphytes à feuilles caduques: 3 de ceux-là (*Calluna vulgaris*, *Erica tetralix* et *Empetrum nigrum*) et 2 de ceux-ci (*Vaccinium uliginosum* et *Salix repens*), donc 60 % de chaméphytes toujours verts et 40 % de ceux à feuilles caduques, chiffres qui sont assurément loin de refléter la vérité, si l'on veut tenir compte de l'aspect physiognomique tel qu'il est déterminé par la quantité des individus. Si, au contraire, nous calculons la valeur des deux groupes au moyen des chiffres de valence, nous aurons 96 % de plantes toujours vertes et 4 % à feuilles caduques, résultat qui serre de près l'état de fait.

Comme un dernier exemple de l'utilisation des chiffres de valence, je prendrai le rapport entre des groupes d'espèces dont les feuilles diffèrent de grandeur. La formation exposée dans le tableau 7 renferme 5 chaméphytes toujours verts, savoir 3 leptophylles (*Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Erica tetralix*) et 2 nanophylles (*Vaccinium vitis idaea* et *Arctostaphylos uva ursi*), donc respectivement 60 et 40 %; mais si nous calculons le rapport au moyen des chiffres de fréquence, nous arriverons à 81 et 19 %, valeurs qui se rapprochent beaucoup de la réalité.

Cependant, le spectre biologique de formation dressé sur la base des chiffres de fréquence ne donne pas toujours une expression suffisamment correcte de la formation en question. Il est nécessaire, en déterminant les fréquences, de porter aussi l'attention sur le degré de prospérité de chaque espèce, notamment celui des espèces les plus fréquentes. En

effet, il arrive qu'une espèce qui en deux endroits différents montre une même fréquence très élevée, même le suprême degré, celui exprimé par 100, soit dans l'un des deux endroits sur le point de succomber, alors que dans l'autre elle soit en pleine vigueur: ce n'est pas seulement dans une formation luxuriante et floribonde d'*Anemone nemorosa* que cette espèce peut jouir de la fréquence 100 ou à peu près: elle peut atteindre la même fréquence sur un sol tourbeux livré au vent et où les individus viennent mal, de sorte que seulement quelques-uns d'entre eux arrivent à la fleuraison. Cette différence ne saurait pourtant être exprimée dans le spectre biologique; il faudra la souligner dans la description des espèces examinées en en notant la prospérité, la hauteur, la fleuraison, la croissance en masses plus ou moins serrées, — le tout en comparaison de ce qui est normal pour chaque espèce en particulier.

#### IV.

**Le degré de recouvrement du sol par les espèces  
appliqué à la caractérisation  
physiognomique des formations végétales.**

Sous le nom de qualité d'une formation j'ai désigné ailleurs (RAUNKIÆR, 1913, p. 302) l'ensemble de ses caractères floristiques et biologiques, en d'autres termes, la composition spécifique de la formation et l'empreinte imposée aux espèces par les conditions de milieu (le degré de fréquence n'est autre chose que l'une des manifestations de cette empreinte). Le caractère physiognomique, de son côté, s'établit principalement à l'aide de la quantité. Cependant, même dans des unités de terrain n'ayant qu'une très faible étendue, la proportion dans laquelle s'y trouve chaque espèce ne saurait être établie de façon absolue: on ne

peut déterminer ni en poids ni en volume la production annuelle de chaque espèce; si l'on entreprend l'évaluation au milieu d'une période de végétation, la quantité végétale qui se produira pendant la partie qui reste de la période sera omise; et, d'autre part, en faisant porter la détermination sur la fin de la saison, on se heurtera à cet inconvénient qu'une partie de la production annuelle se trouvera éteinte. Il y a plus: lors même qu'on se bornerait à déterminer la proportion relative des espèces telle qu'elle se présente à un ou plusieurs moments donnés de la période considérée, le travail serait tellement compliqué que le procédé ne serait guère applicable dans les recherches ordinaires sur les formations.

Les considérations qui précèdent m'ont amené déjà en 1913 (RAUNKIÆR, 1913, p. 203) à proposer, pour obtenir une expression adéquate de la quantité, l'application d'une méthode combinée de valence et d'appréciation, méthode qui consiste en ce que, pour chacun des échantillons servant à la détermination de la valence ou degré de fréquence des espèces, on s'attache à déterminer aussi, par une évaluation approximative faite sur une échelle fixée d'avance (soit de 1 à 5), la quantité de chaque espèce en particulier. En proposant ce nouveau procédé, je suis parti de cette réflexion que, s'il est malaisé d'évaluer avec une approximation tant soit peu suffisante les proportions relatives que présentent entre elles les espèces végétales constituant l'ensemble d'une formation et occupant, par conséquent, un terrain plus ou moins étendu, il doit être, au contraire, très facile d'arriver à cette approximation en ne considérant, l'une après l'autre, que des subdivisions de ce terrain, de  $\frac{1}{10}$  mètre carré chacune. Cette méthode de division a été pratiquée dans la suite par LAGERBERG (LAGERBERG, 1914), dont le procédé consistait à estimer pour chaque espèce sa proportion relative exprimée par l'aire couverte par l'espèce considérée, en déterminant cette partie comme l'ensemble des projections

verticales des organes aériens sur le sol, pour calculer ensuite la proportion centésimale de l'aire ainsi obtenue par rapport à la totalité du terrain en question (nous désignerons la dite proportion «degré de recouvrement» ou «pour-cent aire», A %).

Pour être comprises dans la détermination de la fréquence, il faut que les espèces en question aient dans les limites de l'unité de terrain considérée, ou bien des pousses enracinées ou bien des bourgeons hibernant hors du sol. En ce qui concerne les espèces vivaces, la détermination ne tiendra compte que des organes dont dépend directement la persistance de l'individu, son rajeunissement; la fréquence, elle, est indépendante du degré de développement qu'auront atteint les organes d'assimilation. Il n'en va pas de même pour la détermination du degré de recouvrement par rapport à l'étendue du terrain en question: ici il faut évidemment comprendre dans le compte toutes les espèces qui ont des organes placés au-dessus de la partie de terrain délimitée de la façon sus-indiquée, et cela même si ces organes ne sont ni enracinés ni munis de bourgeons hibernants dans cette unité de terrain; c'est qu'ici il n'est question que de recouvrement du sol. Ainsi, il n'est pas nécessaire que le pourcentage de fréquence calculé au moyen du nombre des échantillons dans lesquels une espèce donnée recouvre le sol ou une partie du sol —, il n'est pas nécessaire, disons-nous, que ce pourcentage coïncide avec celui qui représente la véritable fréquence de cette espèce; aussi conviendra-t-il de le désigner d'une autre manière, soit par fréquence d'après l'aire, AF %, tandis que le pourcentage de fréquence proprement dit pourra être désigné par F %. Il arrive que ces deux valeurs présentent entre elles un écart assez considérable: c'est ainsi qu'une formation de *Petasites ovatus* a accusé, au mois de juillet,  $AF \% = 100$ , alors que F % ne s'élevait qu'à 61, ce qui était le même taux de fréquence que la végétation avait montré en avril, époque à laquelle la va-

leur AF % non plus ne dépassait pas 61. En somme, on constate généralement que F % reste sensiblement égal durant toute la période de végétation d'une même formation, tandis que AF % présente parfois des variations assez considérables. Il est vrai toutefois que parfois les deux quantités se trouvent sensiblement identiques.

Pour ce qui regarde la répartition et le nombre des unités de terrain, il faudra suivre les règles déjà adoptées pour la détermination de la fréquence. La forme et l'étendue des unités, au contraire, n'ont guère, pour la détermination du taux de fréquence suivant l'aire, d'importance sous le rapport théorique, mais seulement au point de vue pratique; c'est-à-dire que les formes et étendues les plus pratiques sont les meilleures; car, à l'encontre des degrés de fréquence déterminés au moyen de grandeurs d'échantillons différentes, les valeurs absolues que sont les degrés de recouvrement se prêtent à une comparaison directe. Vu cependant qu'il est pratique d'établir la fréquence en même temps que le degré de couverture, vu aussi que la grandeur,  $\frac{1}{10}$  mètre carré, adoptée pour mes déterminations de la fréquence semble être également pratique pour celles du degré de couverture, j'ai cru devoir employer dans ce qui suit, pour cette dernière catégorie de détermination, une unité de terrain de la même forme et de la même étendue que celle employée précédemment pour l'estimation de la fréquence, savoir un cercle ayant une superficie de  $\frac{1}{10}$  m carré, circonscrite à l'aide d'un rayon vissé à un bâton. L'emploi d'un cadre rigide pour la délimitation de l'échantillon serait peu commode, surtout lorsqu'il s'agit de déterminer le degré de recouvrement; car les plantes seraient pliées par le cadre qui, en outre, se déplace facilement au cours de la recherche, inconvénients qui auraient pour conséquence d'en fausser le résultat. Par contre, la délimitation de l'échantillon circulaire à l'aide d'un rayon est constante grâce au bâton placé au centre; et le rayon peut y

être vissé à une hauteur convenable, de façon à n'occasionner aucun dérangement dans la végétation. Il est vrai que, à l'estimation du degré de recouvrement de chaque espèce, l'emploi d'un cadre quadrangulaire offre cet avantage que la superficie qu'il renferme peut facilement être divisée au jugé en deux, quatre, huit parties; aussi c'est peut-être pour ce motif que, se servant d'un cadre carré, LAGERBERG a distingué 4 degrés de recouvrement, tandis que de

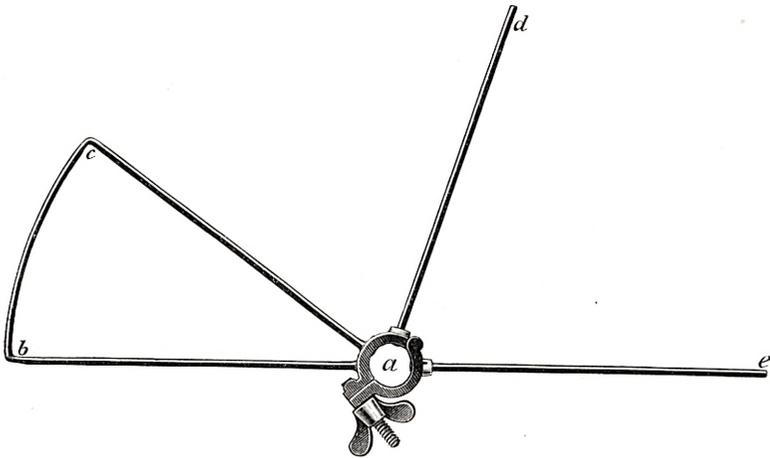


Fig. 3.

mon côté j'ai proposé primitivement une échelle divisée en 5 parties. Il est évident que, en vue des calculs, une échelle divisible par 5 est préférable; et la difficulté qu'on pourrait éprouver à évaluer des cinquièmes et des dixièmes d'un cercle disparaîtra tout à fait, si l'appareil construit pour le prélèvement des échantillons est muni de deux rayons délimitant un secteur circulaire présentant l'aire du plus petit degré de recouvrement qu'on se propose d'évaluer; on pourra convenablement choisir à cet effet un dixième de l'unité de terrain, donc 0,01 mètre carré. Ainsi, l'appareil destiné à la délimitation de ces unités devra être construit de la ma-

nière indiquée par la fig. 3. L'anneau à visser au bâton est muni de deux rayons  $y$  soudés,  $ab$  et  $ac$ , qui, conjointement avec l'arc  $bc$ , délimitent  $\frac{1}{10}$  du cercle; en vissant en outre au bâton les deux rayons  $d$  et  $e$ , comme limites de  $\frac{1}{5}$  du cercle, on obtiendra une division susceptible de fournir les mesures correspondant à chacun des dix degrés de couverture. Par ce dispositif l'évaluation se trouvera singulièrement facilitée.

Nous aurons ainsi 10 classes de degrés de couverture avec les limites de classes et les valeurs de classes suivantes, constituant des fractions de l'unité de terrain circulaire:

Limites de classes 0—1—2—3—4—5—6—7—8—9—10

10

Valeurs de classes 1—3—5—7—9—11—13—15—17—19

20

Cependant, tant au prélèvement qu'au calcul, il serait peu commode d'employer, pour désigner les degrés de recouvrement, les nombres 1, 3, 5, . . . . 17, 19; c'est pourquoi, dans ce qui suit, j'ai substitué à ces nombres ceux qui désignent les limites de classes, de sorte qu'un degré de couverture donné sera constamment désigné par le chiffre indiquant la limite de classe supérieure du dit degré: Une espèce dont le degré de recouvrement est situé entre 0 et 1 — c'est-à-dire qu'elle recouvre jusqu'à  $\frac{1}{10}$  de l'unité de terrain — et dont, par conséquent, la valeur de classe moyenne est de  $\frac{1}{20}$ , sera désignée par le chiffre 1 (c. à. d. 1 dixième); une espèce qui dans un cas donné recouvre plus de  $\frac{6}{10}$  et moins de  $\frac{7}{10}$  de l'unité et dont par conséquent la valeur moyenne s'élève à  $\frac{13}{20}$ , sera désignée par 7 (c. à. d. 7 dixièmes de l'échantillon prélevé), et ainsi de suite. Chaque détermination sera ainsi trop élevée de  $\frac{1}{20}$ , et il faudra donc finalement apporter au calcul du taux de fréquence exprimé en aire recouverte une correction consistant à défalquer de la somme des degrés

Tableau 25.

Schéma de prélèvement pour la détermination du pour-cent aire d'une formation d'Anemone—Asperula—Oxalis.

\* (Les chiffres entre parenthèses ne se rapportent qu'à la détermination du pour-cent fréquence).

											Dixièmes en tout	A o/o	F o/o	AF o/o
Anemone nemorosa.....	65322	33223	24131	21231	21222	32122	13132	12422	23241	11112	109	16,8	100	100
Asperula odorata.....	34524	23321	12241	44339	23315	23433	31341	35332	32522	24935	156	26,2	100	100
Oxalis acetosella.....	41132	44455	51512	11231	11451	23222	13122	42213	31214	11142	119	18,8	100	100
Melica uniflora.....	.....	.....	1...1	1...1	.....	111.	.....	...1.	.....	.....	7 (3)	0,7	6	14
Urtica dioeca.....	.....	.....	.....1	.....	.....	...1.	.....	.....	.....	.....	2 (1)	0,2	2	4
Stellaria holostea.....	.....	.....	.....	1...1	1...1	1...1	...1	.....	1...1	1...1	7 (6)	0,7	12	14
Viola silvatica.....	.....	.....	.....	1...1	.....	.....	...1	.....	.....	.....	2 (0)	0,2	0	4
Aira caespitosa.....	.....	.....	.....	1...1	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1 (0)	0,1	0	2
Poa nemoralis.....	.....	.....	.....	.....	.....	.....	1...1	.....	..... <sup>0</sup>	..... <sup>0</sup>	2 (1)	0,2	2	4

de recouvrement de chaque espèce autant de vingtièmes qu'on aura fait d'observations relatives au recouvrement réalisé par l'espèce dont il s'agit.

Afin d'éviter l'emploi de nombres s'écrivant par deux chiffres, le degré de couverture 10 pourra être désigné par 0 ou simplement par 0. Et pour dénoter que, tout en n'ayant pas droit à être comprise dans la détermination du degré de fréquence, telle espèce n'est pas sans exercer un certain degré de recouvrement, on ajoutera un signe, soit 0, au-dessus du nombre désignant son degré de couverture.

A titre d'exemple du procédé qu'il conviendra de suivre pour déterminer le taux de fréquence d'après l'aire recouverte, choisissons l'examen — résumé au tableau 25 — que nous avons entrepris sur la formation de végétaux herbacés recouvrant le sol humeux d'une dense futaie de hêtres faisant partie de la région septentrionale du «Parc aux cerfs» (*Dyrehaven*) près Copenhague. Il s'agit essentiellement d'une formation de *Anemone*, *Asperula* et *Oxalis*. Chacune des espèces qui la composent: *Anemone nemorosa*, *Asperula odorata*, *Oxalis acetosella*, s'y présente avec un haut taux de fréquence, savoir 100; les autres sont d'une importance tout à fait secondaire. La formation fut examinée le 4 juin 1916, et j'y ai pris 50 échantillons. Chacun de ceux-ci a sa rubrique marquée dans le tableau; les rubriques sont comptées de gauche à droite. Le degré de recouvrement que présente chaque espèce dans un échantillon est exprimé par un nombre qui désigne des dixièmes de cette unité de terrain: on a déterminé par une estimation approximative, pour chaque espèce, l'étendue proportionnelle que recouvreraient ses organes aériens en projection verticale; c'est ainsi que, par exemple, dans le 6ième échantillon *Asperula odorata* couvre  $\frac{2}{10}$ , *Anemone nemorosa*  $\frac{3}{10}$  et *Oxalis acetosella*  $\frac{4}{10}$  de l'unité de terrain. En ce qui concerne l'*Anemone nemorosa*, le nombre total de

dixièmes recouverts dans les cinquante échantillons s'élève à 109. Cependant, en calculant en chiffres relatifs, la superficie qu'occupe une espèce donnée, son pour-cent aire, il faut se souvenir que, en utilisant comme désignation du degré de recouvrement la limite supérieure de classe, on a obtenu dans chaque cas particulier une valeur trop élevée en moyenne d'un vingtième d'échantillon circulaire; par conséquent, dans le cas présent, où l'espèce se rencontrait dans chacun des 50 échantillons, la somme — 109 dixièmes — est trop grande de  $\frac{50}{20}$ . Le taux de fréquence (A %) de l'*Anemone nemorosa* sera donc ici:  $A \% = 2$ .  $(\frac{109}{10} - \frac{50}{20}) = 16,8$ . De la même manière on a pour l'*Asperula odorata*  $A \% = 2$ .  $(\frac{156}{10} - \frac{50}{20}) = 26,2$ , et pour l'*Oxalis acetosella*:  $A \% = 2$ .  $(\frac{119}{10} - \frac{50}{20}) = 18,8$ . — Les autres espèces ne jouent qu'un rôle tout fait à secondaire: pour *Melica uniflora*, le A % est de 2.  $(\frac{7}{10} - \frac{7}{20}) = 0,7$ ; pour *Urtica dioeca* on a  $A \% = 0,2$ , *Stellaria holostea* accuse 0,7, *Viola silvatica* 0,2, *Aira caespitosa* 0,1, *Poa nemoralis* 0,2.

Dans la dernière colonne et celle qui la précède se trouvent indiqués, respectivement, le AF % et F % des différentes espèces. Pour ce qui concerne les trois espèces dominantes, les deux quantités se montrent identiques; celles d'apparition sporadique présentent des divergences.

Dans l'exemple précité (tableau 25), la somme des pour-cent aire de toutes les espèces est de 63,9, c'est-à-dire que seulement 64 pour cent environ, soit un peu plus de  $\frac{3}{5}$ , du sol est couvert par les végétaux. Si nous avons fait entrer en ligne de compte le peuplement phanérophyte, nous serions arrivés à un degré de recouvrement de la formation (FA %) bien plus élevé, dépassant 150; c'est-à-dire que le sol se serait montré couvert entre une et deux fois. On peut rencontrer ailleurs des formations à plusieurs couches où le FA % est notablement plus fort.

La détermination du degré de recouvrement acquiert une importance toute particulière lorsqu'il s'agit de rechercher d'une façon approfondie si, sur un terrain donné, il s'opère dans le cours des temps des modifications dans les proportions des espèces végétales (succession de formations). Dans ce genre de recherches, l'application du degré de recouvrement sera le plus facile en ce qui concerne les formations de chaméphytes, et plus particulièrement les toujours vertes, où les variations annuelles subies par ce degré sont les moins considérables. Lorsqu'on a affaire à des formations de plantes herbacées, les choses se compliquent quelque peu de ce fait que, en raison de la différence des époques qui en marquent le point culminant, il y a beaucoup de fluctuations dans leurs proportions relatives durant le cours de la période de végétation; par suite, pour arriver à un résultat utilisable pour des recherches comparées, on sera obligé de faire porter les déterminations de degré de recouvrement qu'il s'agira de comparer entre elles, sur le même aspect d'évolution dans différentes années.

A l'état actuel de ces études, l'établissement des degrés de recouvrement sera généralement de peu d'importance pour les recherches ordinaires sur les formations, parce que la détermination de A % demande trop de temps par rapport à sa valeur au point de vue de la caractérisation physiognomique des formations. En effet, le degré de recouvrement n'est point nécessairement proportionnel à la masse: un même A % peut fort bien, pour une seule et même espèce, répondre à une quantité très différente; un maigre revêtement, formé par exemple de *Calluna vulgaris*, haut seulement de 10 à 15 cm, peut accuser le même A % qu'une végétation exubérante, même deux à trois fois plus élevée. J'estime qu'en pareil cas il sera plus pratique de se borner à joindre à la détermination de la fréquence, simplement une constatation descriptive de l'aspect physiognomique.

Dans l'application des diverses formations physiognomiquement à la caractérisation du paysage, je trouverai naturel d'utiliser le même système de formes que nous avons employé page 46 etc. en vue de la caractérisation biologique des formations, système dont je me suis servi ailleurs pour la caractérisation et la délimitation des phytoclimats.

Ce système de formes vitales, tout en étant basé sur des considérations d'ordre purement biologique, savoir l'adaptation des plantes à passer la saison défavorable, se trouve être — sans qu'il y ait eu de notre part de dessein prémédité — un système nettement physiognomique, renfermant les types principaux qui caractérisent l'aspect physiognomique du paysage.

---

#### Résumé.

1. J'emploie le mot «formation» comme désignation de l'unité fondamentale de la science des formations végétales, correspondant en quelque sorte à l'unité «espèce» dans la classification morphologique des plantes. De même que les espèces du système naturel sont groupées en genres, ceux-ci en familles, etc., de même on peut réunir des formations plus ou moins similaires en catégories hiérarchisées: groupes de formations, classes de formations, embranchements de formations, etc.

2. Une formation est une végétation sensiblement homogène sous le rapport de sa composition floristique ainsi que du caractère général que lui ont imprimé les conditions de milieu. En vertu de la concurrence vitale, la formation constitue l'expression biologique de ces conditions.

3. Partout où la nature a été abandonnée à elle-même pendant un assez long espace de temps, et où il n'est pas survenu

de modifications notables dans les conditions extérieures, la végétation présentera un certain état d'équilibre, et du fait de la concurrence vitale les diverses parties du terrain seront occupées par celles parmi les espèces habitant la région qui se trouveront être les mieux qualifiées pour vivre dans les conditions y régnantes, et qui sont ainsi arrivées à constituer une formation.

4. Il n'a jamais été constaté de cas, et il n'y a pas lieu d'admettre qu'il en existe, où deux ou plusieurs espèces se montrent tout à fait pareilles au point de vue de leur adaptation aux conditions. Par conséquent, partout où une végétation se trouve en état d'équilibre, une différence survenue dans la composition floristique dénotera une différence de conditions et, partant, une différence de formation. Cependant, les modifications de conditions s'opérant généralement d'une façon continue, progressive, le changement de la végétation aura également lieu, en règle générale, par transitions graduelles et imperceptibles, ce qui revient à dire que le nombre des formations est pratiquement parlant infini. Mais pour connaître, pour nous rendre compte, force nous est de définir, c'est-à-dire de délimiter; c'est pourquoi dans ma définition de la notion de «formation» j'ai dû ajouter à l'épithète «homogène» le qualificatif «sensiblement», et par «sensiblement homogène» au point de vue floristique j'entends que la végétation dont il s'agit doit être homogène quant à ses espèces dominantes, c'est-à-dire celles dont la fréquence est la plus élevée. La détermination de cette dernière s'effectue au moyen de la méthode de valence.

5. La méthode de valence est utilisée dans les recherches sur les formations, pour assigner à chaque espèce végétale en particulier et d'une manière objective, un nombre exprimant la valence qui lui revient dans la formation. Ce nombre servira alors, d'un côté, de base à la comparaison

directe de formations similaires au point de vue floristique et, d'autre part, de moyen terme dans la conversion des unités systématiques, autrement dit, des espèces, en unités d'un autre ordre (biologique ou physiognomique), ce qui permettra une comparaison exacte de formations essentiellement différentes.

6. Dans la caractérisation biologique des formations il s'agit principalement de la fréquence et du degré de prospérité de chacune des espèces composantes, tandis que la caractérisation physiognomique dépend surtout de leurs quantités et de leurs proportions relatives (conjointement avec leur fréquence).

#### A. Fréquence.

7. Pour déterminer la fréquence, on prélève un certain nombre d'échantillons d'une aire définie; la fréquence sera alors exprimée en indiquant le nombre, pour cent, des dits échantillons où l'espèce en question aura été trouvée: pour-cent fréquence (F %).

8. Le nombre nécessaire d'échantillons aura été atteint aussitôt que le résultat obtenu sera devenu constant, c'est-à-dire lorsque le F % se trouvera ne plus subir de modification sensible si l'on prend un nombre plus grand d'échantillons. Cela dépend de l'aire de ceux-ci: plus ils sont petits, plus sera grand le nombre qu'il faudra en prélever; en revanche, plus précis sera aussi le degré de fréquence constaté.

9. La grandeur ou aire d'échantillon, ou unité de terrain, la plus convenable est celle qui donnera le meilleur résultat par rapport au temps dépensé. A la suite d'essais préparatoires, je me suis arrêté à l'unité de  $\frac{1}{10}$  mètre carré, division qui me semble assez fine pour assurer des résultats sensiblement exacts, tout en ne nécessitant pas un

trop grand nombre d'échantillons pour fournir des résultats constants (on pourra se contenter de 25 à 50 échantillons de cette grandeur).

10. Lorsqu'on se propose d'explorer une formation, c'est-à-dire une végétation de composition sensiblement homogène, les limites de la superficie aussi bien que le mode de distribution des échantillons sont indifférents: on pourra prélever ceux-ci au hasard, ou bien à des intervalles définis le long d'un certain nombre de lignes tracées à l'avance. Si l'on n'est pas sûr que la composition de la végétation soit sensiblement homogène, c'est-à-dire qu'on soit réellement en présence d'une seule formation, il faudra évidemment tâcher de savoir ce qui en est, ce qui d'ailleurs pourra se faire le plus aisément en même temps que la détermination de la fréquence elle-même; à cet effet, on prélèvera les échantillons à des intervalles réguliers, le long de lignes jalonnées d'avance, et à chaque échantillon on assignera alors sa rubrique dans le schéma d'enregistrement, qui fera voir ainsi immédiatement si au cours du prélèvement on est entré à son insu dans une autre formation que celle par laquelle on avait commencé, auquel cas la fréquence des espèces se trouvera avoir changé, ou de nouvelles espèces à fréquence élevée seront peut-être survenues.

Quand on examine globalement une végétation composée de plusieurs formations, les échantillons, pour donner un résultat sûr, devront être répartis uniformément sur toute la superficie circonscrite d'avance.

11. Pour prélever et délimiter les échantillons, il convient de procéder comme suit: A un bâton on visse un anneau, auquel, perpendiculairement à celui-là, on aura d'abord vissé une mince barre métallique de longueur telle que, quand on enfonce le bâton dans le sol et qu'on le fait tourner

autour de son axe, l'extrémité libre de la barre décrira un cercle ayant une surface de  $\frac{1}{10}$  d'un mètre carré.

12. On ne fera porter l'analyse de chaque échantillon que, d'un côté, sur les espèces dont les pousses basilaires vivantes se trouvent comprises dans les limites de l'échantillon, et, d'autre part, sur celles qui présentent des pousses ou parties de pousses pérennantes au-dessus de la superficie de l'échantillon, quand même elles ne seraient pas enracinées en dedans de cette superficie.

#### B. Degré de prospérité.

13. L'empreinte laissée par les conditions d'existence est déterminée de façon descriptive aussi bien que statistique, en se servant, pour l'établissement de la valence de chaque adaptation dans la formation, des chiffres de fréquence comme moyens termes entre les unités systématiques et les unités biologiques. De cette manière on est à même d'établir des spectres de formation, non seulement au point de vue de l'adaptation des espèces à passer les saisons défavorables, mais encore à l'égard de tous les autres faits biologiques, tels que xéromorphie (dimensions, structure etc. des feuilles), pollinisation, dissémination des graines, etc.

#### C. Hauteur et Masse.

14. La hauteur ou taille et la masse ou quantité des espèces faisant partie d'une formation, constituent deux éléments très importants au point de vue de son aspect physiognomique. En ce qui concerne les chaméphytes et les phanérophytes, la taille se trouve essentiellement exprimée par la forme vitale (nanophanérophytes, microphanérophytes etc.), et, lorsqu'il s'agit de formations de plantes herbacées, la hauteur

peut avec facilité être déterminée directement. Par contre, pour ce qui regarde la quantité, il est malaisé d'arriver à la traduire par une expression exacte, attendu que la pesée ou la détermination par volume seraient impraticables; au demeurant, cela ne pourrait guère satisfaire la conception physiognomique. En conséquence, en attendant mieux, il faudra nous contenter de déterminer la masse à l'aide des méthodes de valence et d'estimation combinées, c'est-à-dire en évaluant les quantités que présente chaque échantillon en particulier prélevé en vue de la détermination de la fréquence des espèces. — Un élément important au point de vue physiognomique de la quantité d'une espèce, est constitué par son degré de recouvrement.

15. Le degré de recouvrement est déterminé par projection verticale et exprimé par la proportion centésimale du terrain considéré: pour-cent aire (LAGERBERG).

16. Pour la détermination du pour-cent aire (A %) l'étendue des unités de terrain n'a pas d'importance théorique, mais seulement pratique: l'étendue la plus pratique est la meilleure. A l'encontre des pourcentages de fréquence établis au moyen d'étendues différentes, lesquels ne sont pas directement commensurables, les pour-cent aire sont des quantités absolues. D'ailleurs, même pour la détermination des pour-cent aire,  $\frac{1}{10}$  mètre carré semble être une étendue convenable, d'autant plus qu'il est pratique de pouvoir déterminer la fréquence en même temps que le degré de recouvrement.

17. Pour ce qui concerne la répartition et le nombre des échantillons, nous pouvons simplement renvoyer à ce qui a été dit plus haut au sujet de la détermination de la fréquence.

18. Dans la détermination du pour-cent aire il faut comprendre toutes les espèces qui ont des organes aériens vivants à l'intérieur de l'unité de terrain considérée, lors même qu'ils n'y sont ni enracinés ni munis de pousses ou de parties de pousses pérennantes. En confrontant cette règle avec celles proposées au sujet de la détermination de la fréquence, on verra que le pourcentage de fréquence qu'on peut déduire du nombre des unités de terrain où une espèce quelconque présente du recouvrement, ne coïncide point nécessairement avec le pour-cent fréquence proprement dit (F %) de cette espèce et devra, par conséquent, être désigné d'une autre manière, soit, par exemple, sous le nom de «fréquence aire» (FA %).

19. Pour déterminer le pour-cent aire (A %), on s'arrange de manière à évaluer dans l'unité de terrain considérée un certain nombre de classes de degrés de recouvrement, soit 10; on se représente alors l'unité comme divisée en 10 parties égales, et l'on établit par estimation approximative combien de celles-ci sont couvertes par la projection d'une espèce donnée. La somme des parties trouvées couvertes donnera le A %.

20. Pour le prélèvement et la délimitation des unités de terrain on se sert du même appareil qu'on emploie pour la détermination de la fréquence, avec cette seule différence, que l'anneau vissé au bâton est muni de deux rayons délimitant un secteur dont la contenance indique le plus petit des degrés de recouvrement que l'on compte évaluer, c'est-à-dire l'intervalle des classes de degrés de recouvrement — dans l'espèce,  $\frac{1}{10}$  de l'unité de terrain (= 0,01 mètre carré). Si alors on visse à l'anneau encore deux rayons délimitant des cinquièmes du cercle, on obtiendra par la division de ce der-

nier, une mesure de chacun des dix degrés de recouvrement, ce qui facilite grandement l'estimation (Fig. 3, pag. 60).

21. Nous arrivons ainsi aux limites de classes et valeurs de classes suivantes, déterminées comme fractions de l'unité de terrain circulaire :

Limites de classes 0—1—2—3—4—5—6—7—8—9—10

10

Valeurs de classes 1—3—5—7—9—11—13—15—17—19

20

Cependant, tant au prélèvement qu'au calcul, il est plus commode, pour désigner le degré de recouvrement, d'utiliser les expressions numériques des limites de classes plutôt que celles des valeurs de classes. C'est pourquoi, dans le schéma de prélèvement, un degré de recouvrement donné est exprimé par le chiffre indiquant la limite de classe supérieure de ce degré: Une espèce dont le degré de recouvrement est situé entre 0 et 1 — c'est-à-dire qu'elle couvre jusqu'à  $\frac{1}{10}$  de l'unité de terrain —, et dont par conséquent la valeur moyenne est de  $\frac{1}{20}$ , est désignée par 1 (c'est-à-dire 1 dixième); une autre espèce, qui dans un cas donné couvre  $\frac{6}{10}$  à  $\frac{7}{10}$  de l'unité et dont conséquemment la valeur moyenne s'élève à  $\frac{13}{20}$ , est désignée par 7 (c'est-à-dire 7 dixièmes de l'unité), et ainsi de suite. Le résultat numérique de chaque détermination sera donc trop élevé de  $\frac{1}{20}$ , de sorte que finalement, en calculant le pour-cent aire, il faudra y apporter une correction consistant à retrancher, sur la somme des degrés de recouvrement de chaque espèce, autant de vingtièmes qu'on a fait d'observations du recouvrement réalisé par l'espèce en question. Supposons qu'on ait examiné 25 échantillons et que la présence d'une espèce donnée ait été constatée dans 22 de ceux-ci; si alors la somme de ses degrés de couverture est,

par exemple, de 154, le pour-cent aire de cette espèce sera égale à  $4 \cdot (154/10 - 22/20) = 57,2$ .

22. Un pour-cent aire très élevé veut dire que l'espèce en question non seulement présente un haut degré de fréquence dans la formation considérée, mais qu'elle y est encore d'une croissance fort touffue. Par contre, un pour-cent aire peu élevé ne permet guère de tirer des conclusions relativement au caractère plus ou moins serré de la croissance; c'est ainsi que, par exemple, le pour-cent 12 peut résulter non seulement d'une forte fréquence avec faible densité dans chaque échantillon en particulier, mais tout aussi bien d'une fréquence peu élevée jointe à une haute compacité. C'est pourquoi le pour-cent aire (A %) devra être accompagné de la fréquence aire (AF %), d'où l'on aura le degré de recouvrement moyen dans chaque échantillon: pour-cent présence (P %) =  $\frac{A \% \times 100}{AF \%}$ . Si A % = 12 et AF % = 15, on aura P % =  $\frac{12 \times 100}{15} = 80$ , ce qui veut dire que l'espèce en question, tout en n'apparaissant que de loin en loin, présente néanmoins une croissance touffue en chaque endroit où elle se trouve.

23. Pour les recherches ordinaires sur les formations le pour-cent aire n'aura guère d'importance, puisque sa valeur au point de vue physiognomique est trop faible par rapport au travail dépensé pour l'établir; jusqu'à nouvel ordre il faudra sans doute se contenter de joindre à la détermination de la fréquence une indication descriptive de la valeur qui revient à chaque espèce en particulier au point de vue de l'aspect physiognomique de la formation. Par contre, il sera d'une grande importance de déterminer le pour-cent aire lorsqu'il s'agit de trouver un moyen de vérifier si, dans le peuplement d'un terrain d'une étendue restreinte et nettement circons-

erite, il s'opère au cours des années de légères modifications dans les proportions relatives des espèces.

D. L'importance des formations pour l'établissement des traits constitutifs du Paysage.

24. Les climats, au sens phytologique (phyto-climats), sont caractérisés et délimités au moyen du spectre biologique des flores, lequel est basé sur le système de formes vitales établi sur l'élément le plus essentiel de l'adaptation des plantes aux conditions de milieu, savoir leur adaptation à supporter les rigueurs de la saison défavorable.

25. Un côté important de la description biologique des formations est constitué par leur spectre biologique qui, avec les chiffres de fréquence comme moyens termes, est établi sur le même système de formes vitales que celui servant à caractériser les phytoclimats.

26. Or, outre qu'il présente une importance fondamentale sous le rapport biologique, ce système de formes vitales comprend aussi — sans que nous ayons eu ceci en vue — les types physiognomiques qui caractérisent le paysage.

27. Par conséquent, les spectres de formation ont de l'importance au double point de vue biologique et physiognomique: biologiquement, les formations sont caractérisées par la forme vitale qui prédomine numériquement, c'est-à-dire par sa fréquence; physiognomiquement, c'est la forme dominante par sa masse qui les caractérise.

28. En prenant pour base le système de formes vitales, nous arriverons aux classes de formation énumérées ci-dessous dans un ordre de succession où nous voyons augmenter l'adaptation à passer les mauvaises saisons, en même temps

que, en ce qui concerne les plantes terrestres, la prédominance physiognomique va diminuant. Les hémicryptophytes, géophytes et thérophytes, très différentes au point de vue biologique, forment sous le rapport physiognomique une seule classe.

I<sup>re</sup> Classe. Formations de Mégaphanérophytes.

A. toujours vertes	Exemples
a. à grandes feuilles (méga-microphylls)	{ Les plus hautes forêts de régions pluvieuses tropicales et subtropicales.
b. à petites feuilles (micro-leptophylls)	
B. à feuilles caduques .....	{ Les plus hautes forêts de Conifères. { Les plus hautes forêts à vents moussons; forêts d'arbres à feuilles dans la zone tempérée.

II<sup>e</sup> Classe. Formations de Mésophanérophytes.

A. toujours vertes	Exemples
a. à grandes feuilles (méga-microphylls)	{ Forêts pluvieuses tropicales et subtropicales de hauteur moyenne (8 à 25 mètres). { Forêts de Conifères.
b. à petites feuilles (micro-leptophylls)	
B. à feuilles caduques .....	{ Forêts à moussons. { Bois feuillus de la zone tempérée.

III<sup>e</sup> Classe. Formations de Microphanérophytes.

A. toujours vertes	Exemples
a. à grandes feuilles (méga-microphylls)	{ Forêts basses (toujours vertes) dans les zones tropicales, subtropicales et tempérées. { Forêts basses de Conifères etc.
b. à petites feuilles (micro-leptophylls)	
B. à feuilles caduques .....	{ Forêts basses dans les zones tropicales, subtropicales et tempérées; hautes broussailles.

IV<sup>e</sup> Classe. Formations de Nanophanérophytes.

- |  |          |  |
|--|----------|--|
| A. toujours vertes                         | Exemples |  |
| a. à grandes feuilles (méga-microphyllés)  | }        | Broussailles de palmiers;<br>certaines formes de maquis. |
| b. à petites feuilles (micro-leptophyllés) |          |  |
| B. à feuilles caduques . . . . .           |          | Broussailles basses.                                     |

V<sup>e</sup> Classe. Formations de Chaméphytes.

- |   |          |                     |
|---|----------|---------------------|
| A. toujours vertes  | Exemples |                     |
| (subdivisées d'après xéromorphie, y compris dimensions des feuilles). . . . . | }        | Landes et bruyères. |
| B. à feuilles caduques . . . . .  |          |                     |

VI<sup>e</sup> Classe. Formations herbacées (Hémicryptophytes, Géophytes et Thérophytes).

- |  |   |  |
|--|---|--|
| Subdivisées principalement d'après la hauteur des plantes vivaces et d'après xéromorphie . . . . . | } | Exemples<br>Prairies hygrophiles et mésophiles, végétations sur le sol de forêts, stepes herbeuses, etc. |
|--|---|--|

VII<sup>e</sup> Classe. Formations d'Hélophytes.

- |                     |          |  |
|---------------------|----------|--|
|                     | Exemples |  |
| A. hautes . . . . . | }        | Formations de Typha, Scirpus lacuster, Phragmites, etc. etc. |
| B. basses . . . . . |          |  |

VIII<sup>e</sup> Classe. Formations d'Hydrophytes.

- |                                  |          |   |
|----------------------------------|----------|---|
| A. à feuilles flottantes         | Exemples |   |
| a. enracinées . . . . .          | }        | Formations de Nymphaeaceae, Potamogeton, etc. |
| b. librement nageantes . . . . . |          |   |

B. immergées	Exemples
a. enracinées .....	{ Formations de Potamo- geton, Myriophyllum, Characées, etc.
b. non enracinées .....	{ Formations de Cerato- phyllum, Utricularia, Lemna, etc.

Le tableau ci-dessus ne donne que les divisions principales du système des formations, et ne se rapporte qu'aux cas où les aspects biologique et physiognomique des formations coïncident et sont bien marqués l'un et l'autre. Dans ce cadre on pourra faire rentrer aussi des formations caractérisées surtout par des traits distinctifs d'ordre biologique et qui relèvent plutôt de la description spécialement biologique — écologique — des unités fondamentales du dit système, autrement dit, des formations au sens le plus étroit de ce terme.

29. L'écologie botanique a pour but de mettre en lumière la manière dont se comporte chaque espèce végétale dans les formations. Elle cherche à y arriver par des études de plus en plus approfondies des conditions climatologiques, ainsi que du sol au point de vue chimique, physique et biologique, d'un côté, et, de l'autre, par des recherches non moins détaillées sur la nature et les propriétés que présentent les végétaux sous l'aspect morphologique, anatomique et physiologique.

## Bibliographie.

- AUBERT, S. (AUBERT, 1900), La flore de la Vallée de Joux. (Bull. de la Soc. Vaudoise des Sciences naturelles. Vol. 36. 1900).
- BRIQUET, J. (BRIQUET, 1893), Les méthodes statistiques applicables aux recherches de floristique. (Bull. Herb. Boiss. I, 1893, Pag 133, etc).
- LAGERBERG, TORSTEN (1914), Markfloras analys på objektiv grund. (Meddelanden från Statens Skogsförsöksanstalt. H. 11, Stockholm, 1914).
- MORE, A. G. (MORE, 1898), Cybele Hibernica. Sec. Edit. By N. COLGAN and R. W. SCULLY. Dublin, 1898.
- OLSEN. CARSTEN (1914), Vegetationen i nordsjællandske Sphagnummoser. (Botanisk Tidsskrift, 34. Bind). Copenhagen, 1914.
- RAUNKJÆR, C. (1905), Types biologiques pour la géographie botanique. (Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark. Bulletin de l'année 1905, N° 5). Copenhagen, 1905.
- (1907), Planteriget's Livsformer og deres Betydning for Geografien. Copenhagen, 1907.
- (1908), Livsformernes Statistik som Grundlag for biologisk Plantegeografi. (Botanisk Tidsskrift, 29. Bind). Copenhagen, 1908.  
Statistik der Lebensformen als Grundlage für die biologische Pflanzengeographie. (Beihefte zum Bot. Centralbl. 27, 2. Abt. 1910).
- (1909, I), Livsformen hos Planter paa ny Jord. (D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, 7. Række. Naturvidensk. og mathem. Afd. VIII). Copenhagen, 1909.
- (1909, II), Formationsundersøgelse og Formationsstatistik. (Botanisk Tidsskrift, 30. Bind). Copenhagen, 1909.
- (1911), Det arktiske og det antarktiske Chamæfytklima. (Biologiske Arbejder tilegnede Eug. Warming). Copenhagen, 1911.
- (1912), Measuring-apparatus for statistical Investigations of Plant-formations. (Botanisk Tidsskrift, 33. Bind). Copenhagen, 1912).
- (1913), Formationsstatistiske Undersøgelser paa Skagens Odde. (Botanisk Tidsskrift, 33. Bind.) Copenhagen, 1913.
- (1914), Sur la végétation des alluvions méditerranéennes françaises. (Minderkrift for Japetus Steenstrup). Copenhagen, 1914.
- (1916), Om Bladstørrelsens Anvendelse i den biologiske Plantegeografi. (Botanisk Tidsskrift, 34. Bind). Copenhagen, 1916.
- RESVOLL-HOLMSEN, HANNA (1912), Om Vegetationen ved Tessevand i Lom. Videnskabselskabets Skrifter. I. Mat.-naturvid. Klasse. 1912. N° 16). Christiania, 1912.
- (1914, I), Statistiske Vegetationsundersøgelser fra Maalselvdalen i Tromsø Amt. (Ibidem. 1913. N° 13). Christiania, 1914.
- (1914, II), Statistiske Vegetationsundersøgelser fra Foldalsfjeldene. (Ibidem. 1914. N° 7). Christiania, 1914).

- SÆLAN (TH.), KIHLMAN (A. OSW.), HJELT (H.J.), (SÆLAN, KIHLMAN, HJELT, 1889), Herbarium Musei Fennici. Edit. secund. I. Plantae vasculares. Helsingforsiae, 1889.
- VAHL, MARTIN (1911), Les types biologiques dans quelques formations végétales de la Scandinavie. (Académie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark. Extrait du Bulletin de l'année 1911, N° 5). Copenhague, 1911.
- (1912), The Vegetation of the Notö. (Botanisk Tidsskrift, 32. Bind). Copenhague, 1912.
- (1913. I), The Growth-Forms of some Plant Formations of Swedish Lapland. Dansk Botanisk Arkiv, Bd. 1, Nr. 2. Copenhague, 1913.
- (1913. II), Livsformerne i nogle svenske Moser. (Mindeskrift for Japetus Steenstrup). Copenhague, 1913.
- WATSON, H. C. (WATSON, 1883), Topographical Botany: The Distribution of British Plants. Sec. Edit. London, 1883.
-

# SKRIFTER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

1916—17:

	Pris Kr. Ø.
ADLER, ADA. Catalogue supplémentaire des manuscrits grecs de la Bibliothèque Royale de Copenhague. Avec 4 planches. Avec un extrait du catalogue des manuscrits grecs de l'Escorial rédigé par D. G. Moldenhaver. (Hist.-fil. Afd., 7. Række, II. 5.) . . . . .	4.40
PETERSEN, JOHANNES BOYE. Studier over danske aërofile Alger. Med 4 Tavler. Avec un résumé en français. (Naturv.-math. Afd., 7. Række, XII, 7.) . . . . .	5.15
RASMUSSEN, HANS BAGGESGAARD. Om Bestemmelsen af Nikotin i Tobak og Tobaksekstrakter. En kritisk Undersøgelse. (Naturv.-math. Afd., 8. Række, I. 2) . . . . .	1.75
CHRISTIANSEN, M. Bakterier af Tyfus-Coligruppen, forekommende i Tarmen hos sunde Spædkalve og ved disses Tarminfektioner. (Naturv.-math. Afd., 8. Række, I. 3) . . . . .	2.25
JUEL, C. Die elementare Ringfläche vierter Ordnung. (Naturv.-math. Afd., 8. Række, I, 4) . . . . .	0.60
JØRGENSEN, S. M. Det kemiske Syrebegrebs Udviklingshistorie indtil 1830. Efterladt Manuskript, udgivet af Ove Jørgensen og S. P. L. Sørensen (Naturv.-math. Afd., 8. Række, II. 1) . . . . .	3.45
HANSEN-OSTENFELD, CARL. De danske Farvandes Plankton i Aarene 1898—1901. Phytoplankton og Protozoer. 2. Protozoer; Organismer med usikker Stilling; Parasiter i Phytoplanktonter. Med 4 Figurgrupper og 7 Tabeller i Teksten. Avec un résumé en français. (Naturv.-math. Afd., 8. Række, II. 2) . . . . .	2.75
JENSEN, J. L. W. V. Undersøgelser over en Klasse fundamentale Uligheder i de analytiske Funktioners Theori. I. (Naturv.-math. Afd., 8. Række, II. 3) . . . . .	0.90
PEDERSEN, P. O. Om Poulsen-Buen og dens Teori. En Experimentalundersøgelse. Med 4 Tavler. (Naturv.-math. Afd., 8. Række, II, 4) . . . . .	2.90
JUEL, C. Die gewundenen Kurven vom Maximalindex auf einer Regelfläche zweiter Ordnung. (Naturv.-math. Afd., 8 Række, II. 5) . . . . .	0.75

---

## BIOLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

### 1. BIND:

	Kr. Ø.
1. KROMAN, K. Laws of muscular action. 1917 .....	0.95
2. BOAS, J. E. V. Das Gehörn von Antilocapra und sein Verhältnis zu dem anderer Cavicornia und der Hirsche. 1917.....	1.75
3. RAUNKLÆR, C. Recherches statistiques sur les formations végé- tales. 1918 .....	1.75
4. RAUNKLÆR, C. Über das biologische Normalspektrum. 1918. (Under Pressen).	

---