

MESURE DE DIVERGENCE Λ^2
ET
TAUX D'ÉLOIGNEMENT
ENTRE
LES MOYENNES D'UNE COMMUNAUTÉ
DE CARBONICOLA
ET
LES TYPES DU GROUPE *COMMUNIS*

PAR

É. DEFRISE-GUSSENHOVEN

MESURE DE DIVERGENCE Λ^2 ET TAUX D'ÉLOIGNEMENT
 ENTRE LES MOYENNES D'UNE COMMUNAUTÉ
 DE *CARBONICOLA* ET LES TYPES DU GROUPE *COMMUNIS*

TABLE DES MATIÈRES.

	Pages.
1. Attitude du biométricien devant la systématique	287
1.1. Systématique des populations actuelles	288
1.2. Systématique des faunes fossiles	289
1.3. Remarques sur la biométrie appliquée à la paléontologie	290
2. Définition de la mesure de divergence Λ^2 et calcul pratique de L^2	291
2.1. Choix des mensurations et tableaux des mesures reprises dans le travail de A. PASTIELS	291
2.2. Définition de la mesure de divergence Λ^2 ; distribution d'échantillonnage de L^2 . Estima- tion de Λ^2	293
2.3. Calcul de L^2 , valeur de Λ^2 pour l'échantillon des 194 <i>Carbonicola</i>	294
3. Renseignements à tirer des divergences estimées entre les 19 types d'espèces du groupe <i>Communis</i> et les moyennes de la communauté totale des <i>Carbonicola</i>	297
CONCLUSION	300
BIBLIOGRAPHIE	302

1. ATTITUDE DU BIOMÉTRICIEN DEVANT LA SYSTÉMATIQUE.

A. PASTIELS ⁽¹⁾ a récolté une communauté de *Carbonicola* provenant du toit de la couche « Huit Paumes », qui appartient à la zone à *Communis* ⁽²⁾ du massif du Carabinier de la région de Charleroi. A l'aide de méthodes biométriques, l'auteur montre que cette communauté, formée de 194 spécimens mesurables, est statistiquement homogène, en ce sens qu'elle ne peut être scindée en classes distinctes, les sujets se groupant avec une fréquence décroissante autour du mode. L'auteur a classé sans ambiguïté certains spécimens dans les espèces reçues du groupe *Communis* ⁽²⁾, mais n'a pu déterminer tous les sujets, la plupart d'entre eux possédant simultanément des caractères de plusieurs espèces. A. PASTIELS propose une revision complète du groupe

⁽¹⁾ PASTIELS, A., 1953.

⁽²⁾ Cette zone a été définie par A. E. TRUEMAN. Voir PASTIELS, A., 1953, p. 34 et TRUEMAN, A. E., 1946.

Communis. Il définit provisoirement sa communauté par les paramètres statistiques des mensurations effectuées sur les coquilles : les moyennes indiquent les valeurs centrales, les dispersions, l'étendue de la variabilité, tandis que les coefficients de corrélation font connaître les liaisons entre les variables.

Sans doute est-il superflu de rappeler les difficultés que rencontre le paléontologiste lorsqu'il essaie d'ordonner en un ensemble cohérent les formes variées des Lamellibranches d'eau douce. Les études successives que nous avons parcourues révèlent à suffisance les désaccords entre les auteurs, dus, non pas certes à un manque de perspicacité, mais à des divergences entre les buts poursuivis et à la variabilité extrême de la faune recueillie.

Cependant, on admet actuellement la valeur stratigraphique de certains Lamellibranches fossiles non marins au même titre que celle de la flore, de sorte qu'une bonne classification serait appelée à fournir de précieux compléments d'information (3).

Les coupures systématiques en paléontologie doivent répondre à de nombreux critères, mais elles doivent en tout cas permettre de déterminer avec certitude la quasi-totalité des spécimens d'une récolte. S'il n'en est pas ainsi, comme dans le cas des *Carbonicola* de A. PASTIELS, c'est que la classification existante est manifestement imparfaite.

1.1. SYSTÉMATIQUE DES POPULATIONS ACTUELLES.

Je tâcherai de montrer ici par un exemple que le problème de la systématique au niveau de l'espèce est souvent mal posé. Supposons qu'on examine une population d'hommes adultes. Les caractères qualitatifs, comme les groupes sanguins, permettent d'opérer des dichotomies au sein du groupe. Mais les caractères quantitatifs à variation continue (et les *Carbonicola* du groupe *Communis* ne se distinguent précisément que par des caractères de ce genre), tels la taille, la largeur du bassin et des épaules, etc., sont distribués d'une façon bien déterminée qui ne présente aucune brèche. Il est certes facile de reconnaître un petit gros d'un long maigre, mais ne serait-ce pas contraire à toute réalité biologique de voir un type de race ou d'espèce dans une conjonction fortuite de caractères ? Certains de nos semblables répondent bien entendu à ces critères, mais chacun de nous ne peut être classé dans une des deux catégories : le nombre d'intermédiaires est bien supérieur au nombre de sujets répondant à l'un de ces deux types extrêmes. Si l'on veut se rappeler que les caractères mesurables d'une population sont en général distribués normalement autour de leur valeur moyenne, on admettra que le groupe sera mieux défini par son mode, ses dispersions et ses coefficients de corrélation que par quelques types arbitraire-

(3) PRUVOST, P., 1930, p. 220; PASTIELS, A., 1953, p. 16.

ment choisis, dépourvus de toute signification du point de vue statistique et plus encore du point de vue héréditaire ⁽⁴⁾. Tel ou tel sujet n'est que la réalisation phénotypique d'une combinaison particulière des caractères héréditaires du groupe ⁽⁵⁾. Il nous semble donc que l'étude globale d'une population renseignera mieux sur son contenu génique et éventuellement (à l'aide de comparaisons avec d'autres populations) sur les influences du milieu, que l'examen de quelques types isolés.

C'est pourquoi les populations naturelles, fermées, que l'on peut désigner par le terme « isolats », bien que rares à l'état pur, nous paraissent les unités biologiques par excellence pour la systématique de la faune actuelle.

1.2. SYSTÉMATIQUE DES FAUNES FOSSILES.

En paléontologie, les communautés statistiquement homogènes, comme celle des *Carbonicola* de A. PASTIELS, pourraient provisoirement tenir lieu d'isolats. Bien entendu, l'homogénéité statistique ne prouve pas l'homogénéité biologique, mais elle permet d'affirmer que des coupures nettes, comme les coupures impliquées par la reconnaissance d'espèces nombreuses au sein du groupe *Communis*, sont purement artificielles. Des types taxonomiques, dont l'entité spécifique n'est pas prouvée, pourraient à la rigueur être admis s'ils avaient une utilité pratique; cependant, nous avons vu combien les subdivisions actuelles des *Carbonicola* étaient loin de satisfaire à ce critère d'utilité ⁽⁶⁾.

La systématique fondée sur le choix de types isolés est encore affaiblie par les nombreuses vicissitudes subies par les coquilles fossiles : les tests sont souvent déformés ou incomplets, les accidents de la fossilisation ont pu

(4) JOHANSEN, E., 1903, a montré par ses études célèbres sur les haricots que les lignées pures se recouvrent largement. Sa population primitive, composite, n'a pu être séparée en variétés que grâce à une suite d'expériences isolant les lignées pures. Mais si l'auteur avait scindé son lot initial de haricots en trois ou quatre catégories à l'aide de coupures artificielles (petit, moyen, grand,...), il aurait obtenu des sous-groupes aussi complexes que son lot initial.

(5) TWIESSELMANN, F., 1954, p. 1069.

(6) Pour tenir compte de la variabilité qui permet de « glisser » de façon continue d'une forme à l'autre, D. LEITCH a rangé les sujets d'une communauté en séries rayonnantes issues d'un centre occupé par la « norme ». Le défaut de ces pictogrammes est qu'ils sont « plats », c'est-à-dire qu'ils n'intègrent dans leur figuration ni la variabilité simultanée de plusieurs caractères, ni la fréquence des sujets intermédiaires. Par là, ils présentent une image desséchée et fautive de la réalité biologique et ne sauront finalement rendre à la stratigraphie les services espérés. Les sujets d'une communauté sont en effet situés autour d'un centre, comme le pense D. LEITCH, mais ils remplissent une portion d'un espace à autant de dimensions que l'on envisage de caractères mesurables. Voir PASTIELS, A., 1953, p. 14.

occasionner des différences trompeuses. Enfin, ce que nous connaissons de la variation des organismes actuels doit nous mettre en garde contre d'éventuelles productions de phénocopies qui se plaisent à embrouiller l'ensemble du tableau de la classification.

Les nécessités de la stratigraphie commandent souvent de descendre au niveau de l'espèce dans les déterminations offertes, alors que seules les déterminations au niveau du genre paraîtraient sûres. Nous croyons qu'alors il est sage de suivre A. PASTIELS et d'étudier des communautés dans leur ensemble. Déjà P. PRUVOST conseillait d'examiner des collections très nombreuses (7). Au début, ces descriptions globales seront peut-être décevantes, mais elles deviendront efficaces le jour où l'on comparera statistiquement des communautés d'horizons et de niveaux différents.

1.3. REMARQUES SUR LA BIOMÉTRIE APPLIQUÉE A LA PALÉONTOLOGIE.

L'emploi de la biométrie est indispensable dans l'examen de collections nombreuses et appelle quelques remarques.

1° Les mensurations, la confection de diagrammes, les calculs statistiques sont longs et fastidieux; cependant, l'analyse des graphiques crée une perspective nouvelle et permet d'éliminer certaines illusions d'optique qui peuvent naître si l'on se limite à l'examen direct des pièces. Ainsi, c'est en alternant l'examen direct des spécimens et la lecture des diagrammes que l'on arrive à une connaissance de plus en plus précise de la morphologie externe des organismes.

2° Surtout chez une faune si mal conservée que les *Carbonicola*, il faut prendre les mensurations avec une prudence extrême. Déjà sur les graphiques présentés par A. PASTIELS, malgré le soin méticuleux apporté à la technique des mesures (8), chaque point est entouré d'une zone d'erreur. Empressons-nous d'ajouter que l'homogénéité statistique de la communauté de 194 *Carbonicola* est prouvée malgré ces erreurs de mesures; celles-ci en effet se compensent sur l'ensemble du diagramme. Mais, dans les mains d'un auteur négligent et pressé, la biométrie pourrait devenir une méthode d'investigation nuisible.

3° Enfin, l'homogénéité statistique n'est pas une preuve de l'entité spécifique de la communauté. Toutefois, la comparaison de nombreuses collections permettra finalement d'accorder à certains groupes une valeur stratigraphique, le groupe étant défini statistiquement par ses paramètres. Les lignées évolutives se distingueront alors plus clairement que par l'examen de types isolés; on verra, par exemple, d'un niveau à l'autre, les moyennes des mesures glisser vers

(7) PRUVOST, P., 1930, p. 221.

(8) PASTIELS, A., 1953, pp. 35 et 36.

d'autres valeurs, les corrélations entre les mensurations changer légèrement et les dispersions augmenter ou diminuer (⁹). Quand les différences latentes se seront affirmées, on pourra s'attendre à voir finalement se scinder en plusieurs groupes une communauté unique. Mais alors cette scission sera réalisée statistiquement et sans frange d'indétermination.

Les considérations qui précèdent avaient comme but de justifier notre attitude devant les problèmes de la systématique; on voudra bien nous excuser si à cette occasion nous nous sommes aventuré dans le domaine de la paléontologie qui nous est si étranger.

2. DÉFINITION DE LA MESURE DE DIVERGENCE Λ^2 ET CALCUL PRATIQUE DE L^2 .

Nous voulons apporter une modeste contribution à l'analyse de la communauté des 194 *Carbonicola* de A. PASTIELS en évaluant l'écart qui sépare chacune des espèces du groupe *Communis* des moyennes de la communauté.

Cette distance chiffrée est une donnée objective qui ne sera pas superflue lors de la revision complète du groupe *Communis*. L'écart est évalué à l'aide d'une mesure de divergence Λ^2 que nous avons définie ailleurs (¹⁰) du point de vue mathématique et qui est comparable à la distance généralisée de P. C. MAHALANOBIS, utilisée pour mesurer l'écart entre les moyennes de deux populations multivariées normales.

Nous rappellerons la définition de Λ^2 , les conditions requises pour son emploi, sa distribution d'échantillonnage et son estimation consistante et sans biais. Les calculs sont indiqués de façon à pouvoir être refaits sans qu'il soit nécessaire d'entrer dans le détail de la théorie mathématique relative au Λ^2 .

2.1. CHOIX DES MENSURATIONS ET TABLEAUX DES MESURES REPRISES DANS LE TRAVAIL DE A. PASTIELS.

La figure 1 indique certaines des mensurations choisies par A. PASTIELS pour caractériser la forme de la coquille. Comme origine des diamètres, cet auteur a pris l'umbo, qui est le centre de croissance. Sur les coquilles intactes, l'auteur a repéré directement ce point; pour les pièces plus abîmées, il a indiqué l'emplacement probable de l'umbo en superposant au dessin (agrandi) de chaque coquille un schéma de même grandeur représentant une coquille complète avec umbo.

(⁹) Rappelons ici combien G. SIMPSON attache d'importance à la variabilité d'une population lorsqu'il recherche des lignées évolutives. SIMPSON, G., 1944, pp. 198 et suiv.

(¹⁰) DEFRISE-GUSSENHOVEN, E., 1955.

La base des mensurations est le diamètre maximum reliant l'umbo au bord libre. Tournant successivement de 15° , 30° , 45° , ... autour de l'umbo à partir du diamètre maximum, l'auteur a tracé les diamètres D_1 , D_2 , D_3 , ...

Comme la corrélation entre deux de ces diamètres consécutifs est très grande, nous avons retenu quatre mensurations, D_m , D_2 , D_4 , D_6 , comme les plus significatives pour caractériser la forme du bord libre.

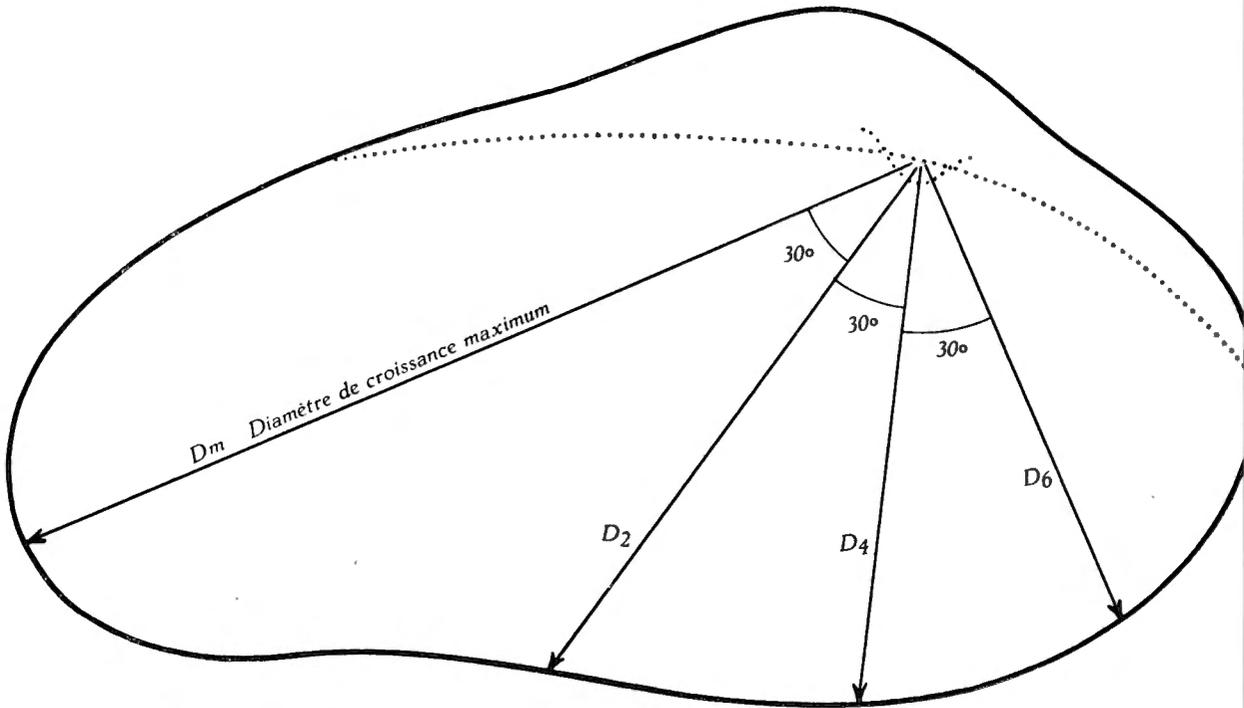


FIG 1.

Pour éviter que la grandeur absolue des coquilles intervienne dans la comparaison des espèces du groupe *Communis*, nous avons, comme l'a fait A. PASTIELS, utilisé les indices D_2/D_m , D_4/D_m , D_6/D_m .

TABLEAU I. — Moyennes et déviations standard des 194 *Carbonicola*.

Indices	D_2/D_m	D_4/D_m	D_6/D_m
Moyennes	$\bar{x}_1 = 75,63$	$\bar{x}_2 = 66,14$	$\bar{x}_3 = 58,04$
Déviations standard	$s_1 = 5,15$	$s_2 = 6,53$	$s_3 = 7,54$

Dans la communauté des 194 *Carbonicola*, ces trois indices ont pratiquement une distribution multivariée normale, déterminée entièrement par les trois moyennes, les trois déviations standard et les trois coefficients de corrélation des indices pris deux à deux.

TABLEAU II. — Coefficients de corrélation r_{ij} , des variances $a_{ii} = s_i^2$ et des covariances $a_{ij} = r_{ij}s_i s_j$ ($i \neq j$) des indices D_2/D_m , D_4/D_m , D_6/D_m des 194 *Carbonicola*.

	D_2/D_m	D_4/D_m	D_6/D_m
D_2/D_m	— $a_{11} = 26,5225$	$r_{12} = 0,839$ $a_{12} = 28,215.150$	$r_{13} = 0,650$ $a_{13} = 25,240.150$
D_4/D_m	— —	— $a_{22} = 42,6409$	$r_{23} = 0,822$ $a_{23} = 40,472.156$
D_6/D_m	—	—	$a_{33} = 56,8516$

2.2. DÉFINITION DE LA MESURE DE DIVERGENCE Λ^2 ;

DISTRIBUTION D'ÉCHANTILLONNAGE DE L^2 . ESTIMATION DE Λ^2 .

Soient m_i , α_{ij} , les moyennes et les covariances d'une population multivariée normale à p variables et d_i les coordonnées d'un point fixe D ($i, j = 1, 2, \dots p$).

Nous définissons la mesure de divergence ou la « distance biométrique » entre le point fixe D et le point M de coordonnées m_1, \dots, m_p , centre de la population, par

$$\Lambda^2 = \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^p \alpha^{ij} (m_i - d_i)(m_j - d_j),$$

α^{ij} étant le mineur normé de l'élément α_{ij} dans la matrice des covariances de la population $A = || \alpha_{ij} ||$

La communauté totale de *Carbonicola* de la couche « Huit Paumes » n'étant connu que par un échantillon de $n = 194$ spécimens, il importe de connaître la distribution d'échantillonnage de L^2 , valeur de Λ^2 calculée à partir de cet échantillon ⁽¹¹⁾.

⁽¹¹⁾ Rappelons qu'en biométrie les lettres grecques représentent les valeurs des paramètres pour la population totale et les lettres usuelles les valeurs correspondantes pour l'échantillon.

Nous avons montré ⁽¹²⁾ que la distribution de L^2 peut se calculer exactement; elle est :

$$\frac{\Gamma(n/2) e^{-\frac{n\Lambda^2}{2}} (L^2)^{(p-2)/2}}{\Gamma(p/2) \Gamma((n-p)/2) (1+L^2)^{n/2}} {}_1F_1\left(\frac{n}{2}, \frac{p}{2}, \frac{n\Lambda^2 L^2}{2(1+L^2)}\right) dL^2,$$

n étant l'effectif de l'échantillon, p le nombre de variables, Λ^2 la valeur de la mesure de divergence pour la population totale. Λ^2 doit être estimé à partir de L^2 . Un estimateur sans biais et consistant de Λ^2 est

$$(*) \Lambda_{\text{est}}^2 = \frac{n-p-2}{n} L^2 - \frac{p}{n}.$$

2.3. CALCUL DE L^2 , VALEUR DE Λ^2 POUR L'ÉCHANTILLON DES 194 *CARBONICOLA*.

$$L^2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a^{ij} (\bar{x}_i - d_i) (\bar{x}_j - d_j) \quad (i, j = 1, 2, \dots, p).$$

a^{ij} est le mineur normé de l'élément a_{ij} dans la matrice formée par le tableau II et d_1, d_2, d_3 sont respectivement les indices $D_2/D_m, D_4/D_m, D_6/D_m$ de tel ou tel type d'une espèce reconnue du groupe *Communis* que l'on veut comparer à la communauté des *Carbonicola* de A. PASTIELS.

Posons $x_i = \bar{x}_i - d_i$ ($i = 1, 2, 3$) et calculons x_i pour les 19 espèces de *Carbonicola* du groupe *Communis* envisagées par A. PASTIELS ⁽¹³⁾. Nous conservons les numéros d'ordre adoptés par cet auteur.

Pour éviter le calcul des quantités a^{ij} , on effectue un changement de variables; on passe des x_i ($= \bar{x}_i - d_i$) à des variables Y_i indépendantes entre elles, par les formules suivantes ⁽¹⁴⁾ :

$$\begin{cases} Y_1 = x_1, \\ Y_2 = x_2 - b_{21} Y_1, \\ Y_3 = x_3 - b_{32} Y_2 - b_{31} Y_1. \end{cases}$$

Les coefficients b_{21}, b_{32}, b_{31} et les variances de Y_1, Y_2, Y_3 dépendent des valeurs a_{ij} du tableau II et se calculent ainsi :

$$\begin{aligned} b_{21} &= \frac{a_{42}}{a_{41}} = 1,063.819; & \text{variance de } Y_1 &= V(Y_1) = a_{41} = 26,5225; \\ \text{variance de } Y_2 &= V(Y_2) = a_{22} - a_{42} b_{21} = 12,6251; \\ c_{31} &= a_{13} = 25,240.150; \end{aligned}$$

⁽¹²⁾ DEFRISE-GUSSENHOVEN, E., 1955.

⁽¹³⁾ PASTIELS, A., 1953, pp. 35 et 36.

⁽¹⁴⁾ RAO, C. R., 1952, p. 345.

$$b_{31} = \frac{c_{31}}{V(Y_1)} = 0,951.650; \quad c_{32} = a_{23} - b_{21} c_{31} = 13,621.204.$$

$$b_{32} = \frac{c_{32}}{V(Y_2)} = 1,078.898; \quad \text{variance de } Y_3 = V(Y_3) = a_{33} - c_{31} b_{31} - c_{32} b_{32} = 18,135.921.$$

Exprimé dans ces nouvelles variables, L^2 prend la forme simple

$$L^2 = \sum_{i=1}^p \frac{Y_i^2}{V(Y_i)}.$$

Nous affecterons L^2 et Λ^2 d'un indice inférieur indiquant combien de caractères sont envisagés.

Ainsi $L_1^2 = \frac{Y_1^2}{V(Y_1)}$ mesure la « distance biométrique » entre un type d'espèce et l'échantillon des 194 *Carbonicola*, lorsque seul l'indice D_2/D_m est envisagé.

TABLEAU III. — Les indices d_i des 19 types d'espèces du groupe *Communis* et les écarts $x_i = \bar{x}_i - d_i$ avec les moyennes des 194 *Carbonicola*.

	$\bar{x}_1 = 75,63$	$\bar{x}_2 = 66,14$	$\bar{x}_3 = 58,04$			
	$d_1 = D_2/D_m$	$d_2 = D_4/D_m$	$d_3 = D_6/D_m$	x_1	x_2	x_3
1. <i>C. robusta</i>	94,7	99,3	88,7	-19,07	-33,16	-30,66
2. <i>C. centralis</i>	91,0	89,0	86,9	-15,37	-22,86	-28,86
3. <i>C. rhindii</i>	88,0	84,0	80,0	-12,37	-17,86	-21,96
4. <i>C. pyramidata</i>	76,0	67,7	53,6	- 0,37	- 1,56	+ 4,44
5. <i>C. obliquissima</i>	82,5	73,7	59,5	- 6,87	- 7,56	- 1,46
6. <i>C. obtusa</i>	85,3	81,4	67,9	- 9,67	-15,26	- 9,86
7. <i>C. browni</i>	60,6	51,8	52,5	+15,03	+14,34	+ 5,54
8. <i>C. antiqua</i>	66,4	57,2	55,9	+ 9,23	+ 8,94	+ 2,14
9. <i>C. os-lancis</i>	71,2	60,2	57,6	+ 4,43	+ 5,94	+ 0,44
10. <i>C. acuta</i>	75,1	61,7	62,4	+ 0,53	+ 4,44	- 4,36
11. <i>C. communis</i>	76,4	66,8	63,0	- 0,77	- 0,66	- 4,96
12. <i>C. crista-galli</i>	75,7	65,8	62,7	- 0,07	+ 0,34	- 4,66
13. <i>C. embleioni</i>	75,7	67,2	63,6	- 0,07	- 1,06	- 5,56
14. <i>C. pectorata</i>	71,5	63,6	61,2	+ 4,13	+ 2,54	- 3,16
15. <i>C. rhomboïdalis</i>	84,4	73,2	64,5	- 8,77	- 7,06	- 6,46
16. <i>C. subconstricta</i>	80,5	72,9	64,1	- 4,87	- 6,76	- 6,06
17. <i>C. pseudorobusta</i>	74,5	71,4	65,2	+ 1,13	- 5,26	- 7,16
18. <i>C. polmontensis</i>	81,2	73,5	73,5	- 5,57	- 7,36	-15,46
19. <i>C. martini</i>	82,0	62,2	53,2	- 6,37	+ 3,94	+ 4,84

$L_2^2 = \frac{Y_1^2}{V(Y_1)} + \frac{Y_2^2}{V(Y_2)}$ mesure la « distance » entre un type d'espèce et l'échantillon des 194 *Carbonicola*, lorsque les deux indices D_2/D_m et D_4/D_m entrent en ligne de compte.

De même, $L_3^2 = \frac{Y_1^2}{V(Y_1)} + \frac{Y_2^2}{V(Y_2)} + \frac{Y_3^2}{V(Y_3)}$ mesure la « distance » relative aux trois indices D_2/D_m , D_4/D_m , D_6/D_m .

Les valeurs successives L_1^2 , L_2^2 , L_3^2 sont portées dans le tableau IV en même temps que les valeurs Y_1 , Y_2 , Y_3 pour chacun des types.

A partir de L_i^2 , par les formules (*), on estime Λ_i^2 ($i = 1, 2, 3$) qui est la mesure de la divergence entre un type d'espèce et les moyennes de la population totale de *Carbonicola* pour i caractères.

$$\left\{ \begin{array}{l} \Lambda_1^2 \text{ estimé} = \frac{194 - 1 - 2}{194} L_1^2 - \frac{1}{194}, \\ \Lambda_2^2 \text{ estimé} = \frac{194 - 2 - 2}{194} L_2^2 - \frac{2}{194}, \\ \Lambda_3^2 \text{ estimé} = \frac{194 - 3 - 2}{194} L_3^2 - \frac{3}{194}. \end{array} \right.$$

TABLEAU IV. — Nouvelles variables Y_i , L^2 calculé pour 1, 2 et 3 variables, et valeurs estimées des distances Λ^2 (pour 1, 2 et 3 variables) entre les types du groupe *Communis* et l'ensemble de la communauté de *Carbonicola*.

	Y_1	Y_2	Y_3	L_1^2	L_2^2	L_3^2	$\Lambda_1^2 \text{ est.}$	$\Lambda_2^2 \text{ est.}$	$\Lambda_3^2 \text{ est.}$
1. <i>C. robusta</i>	-19,07	-12,8729	+ 1,3765	13,7115	26,8370	26,9414	13,4938	26,2711	26,2309
2. <i>C. centralis</i>	-15,37	- 6,5091	- 7,2104	8,9070	12,2628	15,1294	8,7638	11,9986	14,7236
3. <i>C. rhindii</i>	-12,37	- 4,7005	- 5,1167	5,7693	7,5193	8,9628	5,6747	7,3533	8,7161
4. <i>C. pyramidata</i>	- 0,37	- 1,1663	+ 6,0504	0,0051	0,1128	2,1313	0,0000	0,1001	2,0605
5. <i>C. obliquissima</i>	- 6,87	- 0,2515	+ 5,3491	1,7795	1,7845	3,3621	1,7517	1,7372	3,2599
6. <i>C. obtusa</i>	- 9,67	- 4,9728	+ 4,7075	3,5256	5,4842	6,7061	3,4658	5,3603	6,5176
7. <i>C. browni</i>	+15,03	- 1,6491	- 6,9840	8,5173	8,7327	11,4221	8,3801	8,5416	11,1120
8. <i>C. antiqua</i>	+ 9,23	- 0,8790	- 5,6953	3,2120	3,2731	5,0616	3,1571	3,1950	4,9156
9. <i>C. os-lancis</i>	+ 4,43	+ 1,2272	- 5,0998	0,7399	0,8591	2,2931	0,7233	0,8310	2,2185
10. <i>C. acuta</i>	+ 0,53	+ 3,8761	- 9,0462	0,0105	1,2005	5,7127	0,0052	1,1653	5,5499
11. <i>C. communis</i>	- 0,77	+ 0,1591	- 4,3988	0,0223	0,0243	1,0912	0,0168	0,0134	1,0476
12. <i>C. crista-galli</i>	- 0,07	+ 0,4144	- 5,0404	0,0001	0,0137	1,4145	0,0050	0,0031	1,3626
13. <i>C. embletoni</i>	- 0,07	- 0,9855	- 4,4301	0,0001	0,0770	1,1591	0,0050	0,0651	1,1137
14. <i>C. pectorata</i>	+ 4,13	- 1,8535	- 5,0905	0,6431	0,9152	2,3440	0,6280	0,8859	2,2681
15. <i>C. rhomboïdalis</i>	- 8,77	+ 2,2696	- 0,5626	2,8999	3,3079	3,3253	2,8498	3,2291	3,2241
16. <i>C. subconstricta</i>	- 4,87	- 1,5792	+ 0,2783	0,8942	1,0917	1,0959	0,8752	1,0588	1,0522
17. <i>C. pseudorobusta</i>	+ 1,13	- 6,4621	- 1,2634	0,0481	3,3556	3,4436	0,0422	3,2758	3,3393
18. <i>C. polymontensis</i>	- 5,57	- 1,4345	- 8,6116	1,1697	1,3326	5,4217	1,1464	1,2670	5,2664
19. <i>C. martini</i>	- 6,37	+10,7165	- 0,6600	1,5299	10,6263	10,6503	1,5010	10,3960	10,3601

3. RENSEIGNEMENTS A TIRER
DES DIVERGENCES ESTIMÉES ENTRE LES 19 TYPES D'ESPÈCES
DU GROUPE *COMMUNIS* ET LES MOYENNES
DE LA COMMUNAUTÉ TOTALE DES *CARBONICOLA*.

Si dans la formule, $\Lambda^2 = \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^p \alpha^{ij} (m_i - d_i)(m_j - d_j)$, on considère d_1, d_2, \dots, d_p comme les coordonnées d'un point D variable, alors Λ^2 est distribué comme χ^2 avec p degrés de liberté ($i, j = 1, \dots, p$).

Par conséquent, les valeurs estimées de Λ^2 pour 1, 2 ou 3 indices, c'est-à-dire $\Lambda_{1\text{ est.}}^2, \Lambda_{2\text{ est.}}^2, \Lambda_{3\text{ est.}}^2$, indiquent, à l'aide de tables de χ^2 , combien de sujets de la population totale de la communauté *Carbonicola* (connue par l'échantillon de 194 spécimens) sont plus proches des moyennes que les types du groupe *Communis*.

Ainsi, pour l'indice D_2/D_m , l'holotype de *C. robusta* a une divergence estimée égale à $\Lambda_{1\text{ est.}}^2 = 13,4938$. Cela signifie que plus de 99,9% de sujets de la communauté totale sont plus proches des moyennes que le type de *C. robusta* (voir tables de χ^2).

On obtient le même pourcentage, que nous appelons taux d'éloignement, entre *C. robusta* et la communauté lorsque l'on envisage les deux indices D_2/D_m et D_4/D_m simultanément. Le même résultat est obtenu pour la « distance » relative aux trois indices. On peut conclure que *C. robusta* est extérieur à la communauté de A. PASTIELS.

Rangeons les 19 types suivant leurs « distances biométriques » croissantes (tableau V).

REMARQUES.

1. La comparaison des trois colonnes du tableau V montre que l'adjonction de chaque nouvel indice bouleverse légèrement l'ordre des « distances », comme il est naturel. La divergence exprime d'autant mieux l'écart réel entre un type d'espèce et les moyennes de la communauté de *Carbonicola* de A. PASTIELS, qu'un plus grand nombre de caractères sont envisagés. C'est donc la troisième colonne du tableau V qui indique l'écart le plus précis. Si l'on ajoutait les indices relatifs aux autres diamètres D_1, D_3, D_5, D_7 définis par A. PASTIELS, l'ordre de la troisième colonne serait encore un peu changé, et Λ^2 tiendrait de mieux en mieux compte des nuances de la forme des coquilles. Cependant, les corrélations étant fortes entre deux diamètres consécutifs, nous pensons que les Λ^2 ne changeraient plus beaucoup par l'adjonction de nouvelles variables, et l'on peut se borner, pour une première mise au point, aux écarts $\Lambda_{3\text{ est.}}^2$ relatifs à 3 indices.

TABLEAU V.

Divergences relatives à D_2/D_m		Divergences relatives à $D_2/D_m, D_4/D_m$ simultanément		Divergences relatives à $D_2/D_m, D_4/D_m, D_6/D_m$ simultanément	
	Λ_1^1 est.		Λ_2^2 est.		Λ_3^2 est.
<i>C. pyramidata</i>	0,0000	<i>C. crista-galli</i>	0,0031	<i>C. communis</i>	1,0476
<i>C. crista-galli</i>	0,0050	<i>C. communis</i>	0,0134	<i>C. subconstricta</i>	1,0522
<i>C. embletoni</i>	0,0050	<i>C. embletoni</i>	0,0651	<i>C. embletoni</i>	1,1137
<i>C. acuta</i>	0,0052	<i>C. pyramidata</i>	0,1001	<i>C. crista-galli</i>	1,3626
<i>C. communis</i>	0,0168	<i>C. os-lancis</i>	0,8310	<i>C. pyramidata</i>	2,0605
<i>C. pseudorobusta</i>	0,0422	<i>C. pectorata</i>	0,8859	<i>C. os-lancis</i>	2,2185
<i>C. pectorata</i>	0,6280	<i>C. subconstricta</i>	1,0588	<i>C. pectorata</i>	2,2681
<i>C. os-lancis</i>	0,7233	<i>C. acuta</i>	1,1653	<i>C. rhomboidalis</i>	3,2241
<i>C. subconstricta</i>	0,8752	<i>C. polymontensis</i>	1,2670	<i>C. obliquissima</i>	3,2599
<i>C. polymontensis</i>	1,1464	<i>C. obliquissima</i>	1,7372	<i>C. pseudorobusta</i>	3,3393
<i>C. martini</i>	1,5010	<i>C. antiqua</i>	3,1950	<i>C. antiqua</i>	4,9156
<i>C. obliquissima</i>	1,7517	<i>C. rhomboidalis</i>	3,2291	<i>C. polymontensis</i>	5,2664
<i>C. rhomboidalis</i>	2,8498	<i>C. pseudorobusta</i>	3,2758	<i>C. acuta</i>	5,5499
<i>C. antiqua</i>	3,1571	<i>C. obtusa</i>	5,3603	<i>C. obtusa</i>	6,5176
<i>C. obtusa</i>	3,4658				
95,0 % — χ^2 =	3,841	95,0 % — χ^2 =	5,991	95,0 % — χ^2 =	7,815
<i>C. rhindii</i>	5,6747	<i>C. rhindii</i>	7,3533	<i>C. rhindii</i>	8,7161
		<i>C. browni</i>	8,5416	<i>C. martini</i>	10,3601
				<i>C. browni</i>	11,1120
99,0 % — χ^2 =	6,635	99,0 % — χ^2 =	9,210	99,0 % — χ^2 =	11,345
<i>C. browni</i>	8,3801	<i>C. martini</i>	10,3960	<i>C. centralis</i>	14,7236
<i>C. centralis</i>	8,7638	<i>C. centralis</i>	11,9986		
99,9 % — χ^2 =	10,827	99,9 % — χ^2 =	13,815	99,9 % — χ^2 =	16,268
<i>C. robusta</i>	13,4938	<i>C. robusta</i>	26,2711	<i>C. robusta</i>	26,2309

2. Il est frappant de voir que 14 des 19 espèces du groupe *Communis* sont inclus dans la variabilité de la communauté de A. PASTIELS. *C. centralis* et *C. robusta* sont certainement étrangers à cette communauté, *C. rhindii*, *C. martini* et *C. browni* se trouvant en bordure extérieure.

3. Il est bien entendu qu'une distance ne peut indiquer qu'un degré d'éloignement; deux espèces correspondant à un même Λ_3^2 ne se ressemblent pas nécessairement. Ainsi, *C. antiqua* et *C. polymontensis* ont des Λ_{est}^2 très proches (4,9 et 5,2), mais ils se trouvent dans des secteurs différents du nuage de points tridimensionnel qui correspond à la population de référence. Cela se voit en comparant sur le tableau III les signes des écarts respectifs des indices

de *C. antiqua* et *C. polymontensis* aux indices moyens de la communauté : ils sont + 9,23; + 8,94; + 2,14 pour *C. antiqua* et — 5,57; — 7,36 et — 15,46 pour *C. polymontensis*. (Remarquons que cette différence entre les deux types n'est pas assez importante, à notre avis, pour justifier leur élévation au rang d'espèces distinctes.)

L'examen d'autres types montre, par contre, qu'ils sont étonnamment ressemblants : ainsi, *C. communis* et *C. crista-galli* ont des divergences Λ_3^2 est. presque égales (1,0 et 1,3) et, en plus, leurs x correspondants sont — 0,77; — 0,66 et — 4,96 pour *C. communis*, — 0,07; + 0,34 et — 4,66 pour *C. crista-galli*.

Accorder le rang d'espèces distinctes à des types si ressemblants semble dérisoire, aussi longtemps que des arguments d'ordre purement stratigraphique ne viennent pas justifier une telle attitude. Quant à nous, l'examen de populations actuelles homogènes nous confirme dans l'idée que l'écart qui existe entre *C. communis* et *C. crista-galli* est bien plus faible que celui que l'on peut trouver entre les sujets d'une même population.

Cette même remarque vaut pour la plupart des espèces dont le Λ_3^2 est. est inférieur à $\chi^2 = 7,815$, c'est-à-dire pour tous les types inclus dans les 95 % proches des moyennes de la population de A. PASTIELS (voir tableau V).

4. Lorsque l'on n'envisage que deux indices, D_2/D_m et D_4/D_m , les espèces qui correspondent à un même Λ_2^2 se trouvent sur une même ellipse d'égale probabilité entourant les moyennes de la population de référence. Par exemple, des types d'espèces dont le Λ_2^2 serait égal à 5,991 se trouveraient tous sur l'ellipse d'égale probabilité qui inclut 95 % de la communauté (voir planches X et XI dans le travail de A. PASTIELS). Le type de *C. obtusa* est proche de cette ellipse.

De même, pour trois indices, on peut dire que les types qui ont des divergences Λ_3^2 égales entre elles, se trouvent sur un ellipsoïde d'égale probabilité qui entoure le point moyen de la communauté. Un type d'espèce dont la divergence serait égale à 7,815 se trouverait sur l'ellipsoïde d'égale probabilité qui inclut 95 % des sujets de la communauté.

5. Les erreurs d'échantillonnage sur L_3^2 et par conséquent sur l'estimation de Λ_3^2 ne dépassent pas, en général, l'unité parce que l'effectif de l'échantillon de *Carbonicola* était suffisamment grand ($n = 194$). Nous n'avons pu évaluer ces erreurs qu'approximativement. Des tables indiquant les probabilités de L^2 pour différentes valeurs de p (nombre de variables), n (l'effectif) et Λ^2 , permettraient seules de déterminer exactement les intervalles de confiance.

Les erreurs de mesure dues à l'imperfection des pièces et à l'estimation de la place de l'umbo peuvent s'estimer grosso modo à 3 % de chaque indice. Cela n'affecte pas les paramètres statistiques de la communauté, mais empêche de situer de façon certaine tel ou tel spécimen isolé et influe sur le calcul de son Λ^2 . Il faut donc formuler avec prudence les conclusions relatives aux types d'espèces qui sont en bordure de la communauté.

Dans le cas le plus défavorable, où l'erreur maximum aurait été faite sur chaque indice, l'erreur de mesure sur Λ_3^2 atteint à peine deux unités. Nous tenons compte de cette imprécision dans nos conclusions. (Il est donc bien entendu que les 4 décimales de chaque Λ_3^2 , nécessaires si l'on veut poursuivre les calculs, n'impliquent pas une précision au 1/10.000 !)

CONCLUSION.

La divergence Λ_3^2 , relative à trois indices, entre un type d'espèce de la zone à *Communis* et les moyennes de la communauté de *Carbonicola* récoltés par A. PASTIELS, mesure l'éloignement entre un point D, image du type envisagé, et le point M, centre de la communauté; Λ_3^2 dépend de la longueur du segment rectiligne DM. Mais il dépend aussi de la direction de ce segment : dans le sens de la corrélation, le point D peut s'éloigner davantage de M que dans une autre direction sans voir son Λ_3^2 augmenter. Pour Λ_3^2 constant, D décrit un ellipsoïde de centre M, qui contient un pourcentage donné de la communauté, c'est ce que nous appelons le taux d'éloignement du point D.

14 types d'espèces de la zone à *Communis* ont un taux d'éloignement inférieur à 95 %. Ce sont *C. communis* DAVIES et TRUEMAN, Holotype; *C. subconstricta* (J. DE SOWERBY), Lectotype; *C. embletoni* (BROWN); *C. crista-galli* WRIGHT, Holotype; *C. pyramidata* (BROWN); *C. os-lancis* WRIGHT, Paratype; *C. pectorata* WRIGHT, Holotype; *C. rhomboïdalis* HIND, Lectotype; *C. obliquissima* TRUEMAN et WEIR, Holotype; *C. pseudorobusta* TRUEMAN; *C. antiqua* (BROWN); *C. polymontensis* (BROWN), Topotype; *C. acuta* (J. DE SOWERBY), Lectotype; *C. obtusa* HIND, Lectotype⁽¹⁵⁾. A notre avis, ces espèces ne peuvent être considérées comme distinctes que dans trois cas hypothétiques :

1° Si des mensurations de nouveaux caractères venaient corriger le Λ_3^2 et amenaient un taux d'éloignement supérieur à 95 %.

2° Si l'on découvrait des caractères qualitatifs indiscutablement distincts chez une espèce.

3° Si l'on trouvait une communauté isolée ayant comme mode l'holotype de l'espèce envisagée et une variabilité plus faible que celle de la communauté de A. PASTIELS.

3 types d'espèces ont un taux d'éloignement compris entre 95 % et 99 %. Ce sont *C. rhindii* (BROWN), Topotype; *C. martini* TRUEMAN et WEIR, Holotype; *C. browni* TRUEMAN et WEIR, Holotype; ces types se trouvent en bordure de la

⁽¹⁵⁾ Ces sujets, qui ne sont pas tous des holotypes, ont été choisis par A. PASTIELS comme étant les plus représentatifs.

communauté de A. PASTIELS et peuvent provisoirement être considérés comme espèces distinctes. On peut éventuellement y ajouter *C. obtusa* que les erreurs sur Λ_3^2 peuvent rejeter dans cette catégorie.

C. centralis (J. DE SOWERBY), Holotype, avec un taux d'éloignement compris entre 99% et 99,9% et *C. robusta* (J. DE SOWERBY), Holotype, avec un taux d'éloignement supérieur à 99,9% sont franchement extérieurs à la communauté de A. PASTIELS.

Ces conclusions ne font que préciser celles par lesquelles A. PASTIELS termine son Mémoire. L'avantage d'une divergence calculée telle que Λ_3^2 est qu'elle intègre les résultats partiels obtenus par les graphiques portant des ellipses d'égale probabilité relatives à deux indices. Remarquons qu'un spécimen peut être intérieur aux ellipses d'égale probabilité relatives respectivement aux indices D_2/D_m et D_4/D_m , D_4/D_m et D_6/D_m , D_2/D_m et D_6/D_m , et cependant avoir un taux d'éloignement relatif aux trois indices simultanément supérieur à 95%. Naturellement, Λ^2 est d'autant plus précis qu'il se rapporte à plus de variables.

En terminant, je remercie vivement MM. TWIESSERMANN, DE HEINZELIN et PASTIELS, qui ont eu l'amabilité de relire mon manuscrit et qui m'ont fait profiter de remarques précieuses.

BIBLIOGRAPHIE.

- DEFRISE-GUSSENHOVEN, E., 1955, *Mesure de divergence Λ^2 entre un sujet déterminé et les moyennes d'une population multivariée normale. Sa distribution d'échantillonnage.* (A paraître dans les publications de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.)
- JOHANSEN, E., 1903, *Erblichkeit in Populationen und in Reine Linien.* (Fischer, Jena, 68 p.)
- PASTIELS, A., 1953, *Étude biométrique des Anthracosiidæ du Westphalien A de la Belgique. Les Carbonicola du toit de la couche « Huit Paumes ».* (Assoc. Étude Paléont. Stratigr. Houillères, Bruxelles, publ. n° 16, 56 p., 20 pl.)
- PRUVOST, P., 1930 *La faune continentale du terrain houiller de la Belgique.* (Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., Bruxelles, n° 44, pp. 103-282, 13 fig., 14 pl.)
- RAO, C. R., 1952, *Advanced Statistical Methods in Biometric Research.* (John Wiley, New York, 1 vol., 389 p.)
- SIMPSON, G., 1944, *Tempo and mode in evolution.* (Columbia Univ. Press, New York, 237 p.)
- TRUEMAN, A. E. and WEIR, J., 1946-1948, *A Monograph of British carboniferous non-marine Lamellibranchia.* (Palaeontographical Soc., London, part I, pp. 1-XXXII, 1-18, pl. I-IV [1946]; part II, pp. 19-44, pl. V-VII [1947]; part III, pp. 45-47, pl. VIII-XII [1947]; part IV, pp. 75-100, pl. XIII-XIV [1948].)
- TWIESSELMANN, F., 1954, *Propos sur l'anthropologie.* (Volume jubilaire V. VAN STRAELEN, 1925-1954, t. II, pp. 1065-1098, Bruxelles.)