

E1 BL22
(P3)

1975

MÉTHODOLOGIE COMPARÉE DES SCIENCES

COLLOQUE DE DIJON

19-20 avril 1974

EXTRAIT DE LA REVUE DES QUESTIONS SCIENTIFIQUES

Les problèmes conceptuels
et méthodologiques
en Ecologie biocénotique

PAR

Patrick BLANDIN

SOCIÉTÉ SCIENTIFIQUE DE BRUXELLES
Rue de Bruxelles, 61 B-5000 NAMUR (BELGIQUE)

ENSEMBLE DU COLLOQUE
REVUE DES QUESTIONS SCIENTIFIQUES

JUILLET 1975

Introduction	337-340
J. PARROT — Méthodes actuelles de recherche en physiologie et en psychophysiologie appliquée au travail	341-352
P. BLANDIN — Les problèmes conceptuels et méthodologiques en écologie biocénotique	353-373
M. DELSOL — L'embryologie, science des monstres....	374-382

OCTOBRE 1975

G. LEMASNE — La méthode expérimentale en éthologie.	455-470
H. MONTAGNER et J. CH. HENRY — Vers une Biologie du Comportement de l'Enfant.....	481-529

JANVIER 1976

CH. TILQUIN — L'étude du transfert dans la relation parents-enfants	19-73
H. TINTANT — Essai sur les méthodes de la paléontologie	74-84
Y. ROUGET-CAMPANA — Évolution des méthodes de diagnostics parasitaires grâce aux progrès de l'immunologie	85-93

AVRIL 1976

P. FEUILLÉE — Le Problème de l'actualisme en Biologie	
Professeur POIRIER — Conclusions	
M ^{me} J. PARAIN-VIDAL — Postface	

Les problèmes conceptuels et méthodologiques en Ecologie biocénotique

PAR

Patrick BLANDIN ⁽¹⁾

Le monde vivant est organisé en niveaux structuraux qui s'échelonnent depuis la cellule jusqu'à la Biosphère tout entière, en passant par l'organisme pluricellulaire, la communauté de reproduction et la biocénose.

Une biocénose est l'ensemble des êtres vivants dans un même milieu : ils y constituent ce que l'on appelle encore une communauté biologique. L'étude des biocénoses représente une branche individualisée de l'Écologie moderne, la Synécologie ou Écologie biocénotique. Les recherches entreprises dans ce domaine ont pour but la compréhension de l'organisation et du fonctionnement des communautés biologiques, dont on espère pouvoir ainsi fournir des modèles.

Une étude synécologique débute par l'analyse floristique et faunistique de la biocénose dont on connaît ainsi la composition en espèces. Cette analyse est associée à des dénombrements permettant de déterminer les quantités d'individus de chaque espèce présents dans la biocénose. Les données obtenues doivent être complétées par une étude des répartitions horizontales et verticales

⁽¹⁾ Maître-Assistant d'Écologie à l'Université de Paris VI. Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

des espèces. Ces travaux peuvent au total fournir une vision assez précise de l'organisation de la biocénose, qui a cependant le défaut d'être statique ; en effet la biocénose change au cours du temps selon des modalités cycliques (nycthémère, année) ; il faut donc décrire soigneusement ces variations régulières si l'on veut comprendre correctement le fonctionnement de la biocénose.

Par fonctionnement on entend l'ensemble des rapports existant entre les individus d'une même espèce (ils sont relatifs, directement ou indirectement, à la reproduction) et de ceux qui existent entre individus d'espèces différentes, conditionnant notamment la circulation de la matière et de l'énergie au sein de la biocénose. Entrées essentiellement grâce à l'activité des végétaux chlorophylliens, matière et énergie circulent au travers d'un réseau de relations interspécifiques de type trophique, mettant en jeu par exemple des rapports de consommation et de compétition.

L'étude fonctionnelle d'une biocénose vise fondamentalement à décrire avec précision son réseau trophique et à quantifier les transferts de matière et d'énergie qui s'y produisent. L'approche descriptive du réseau trophique exige très généralement la connaissance du comportement des espèces, et constitue donc un terrain de rencontre entre l'Éthologie et l'Écologie.

De telles directions de recherche — décrire des organisations, analyser des fonctionnements — ne sont pas propres à la Synécologie : cette discipline tente tout simplement de réaliser, à propos des biocénoses, ce que par exemple l'Anatomie et la Physiologie font depuis longtemps sur les organismes individuels. Ces derniers, cependant, constituent des entités spatio-temporelles dont les limites sont aisément reconnaissables. Une biocénose, au contraire, n'est séparée de ses voisines que par des lisières, qui sont plus souvent des zones transitionnelles mal définies que des « écotones » bien tranchés.

La Synécologie se heurte donc d'emblée à une difficulté fondamentale : ce qu'elle doit étudier ne s'offre pas à elle comme une donnée « objective » au sens où l'animal en est une pour le physio-

logiste. On ne met pas une biocénose en cage ; on peut à la rigueur circuler dedans, mais à certains moments il peut être bien difficile de savoir si l'on s'y trouve encore ou si l'on en est déjà sorti.

A supposer que ces problèmes soient résolus, il reste à savoir comment étudier concrètement l'organisation et le fonctionnement de la biocénose dont on s'est fixé des « limites acceptables » : de quelles méthodes disposera-t-on, quelle image nous fourniront-elles de la biocénose, arrivera-t-on grâce à elles à une compréhension correcte du système ?

Ce sont ces divers problèmes que je voudrais évoquer, en m'appuyant sur l'exemple de l'étude synécologique des savanes de Lamto, en Côte d'Ivoire, entreprise depuis plus de 12 ans sous la direction de M. le Professeur Lamotte [9]. Ces recherches prolongent les premières études faites par M. Lamotte dans les Monts Nimba, à propos desquelles il a énoncé quelques-uns des principes fondamentaux de la Synécologie [8]. Le travail accompli à Lamto, auquel ont participé plusieurs dizaines de chercheurs, donne une bonne idée de ce que peut être l'étude écologique d'un milieu complexe. Il m'arrivera de faire également allusion à un autre travail, fait près de Paris, dans la forêt de Montmorency ; il s'agit d'une étude beaucoup plus modeste, mais qui peut apporter quelques enseignements utiles [3]. Ce faisant, je me limiterai à des exemples concernant des milieux terrestres, mais il est certain qu'un hydrobiologiste pourrait faire un exposé analogue car, si les méthodes peuvent différer selon les milieux étudiés, les problèmes fondamentaux restent les mêmes.

I. LE CONCEPT DE BIOCÉNOSE : THÉORIE ET RÉALITÉ

Le concept de biocénose révèle tout son intérêt dans le cadre d'un discours biologique structuraliste. Il convient donc tout d'abord de préciser ce que l'on peut entendre par structure en Biologie. Piaget définit une structure par les trois caractéristiques suivantes : la totalité, les transformations, et l'autorégulation [11].

En donnant à ces termes des acceptions très larges, Piaget montre dans son petit livre sur le structuralisme qu'ils peuvent permettre de définir aussi bien des structures mathématiques que biologiques. En vérité cette définition n'a d'intérêt en Biologie que si on la précise quelque peu [2]. Une structure biologique pourrait en effet être définie comme « un arrangement d'éléments fonctionnels jouant chacun son rôle en coordination avec les autres, grâce aux régulations assurées plus spécialement par certains d'entre eux, de sorte que par ce réglage interne l'intégrité de l'ensemble est maintenue et la possibilité de remplir sa fonction dans un système d'ordre supérieur (...) assurée » [1].

Une telle définition s'applique très convenablement aussi bien à la cellule qu'à l'organisme pluricellulaire ou encore à une société d'insectes, par exemple. On pourrait toutefois lui reprocher de ne guère insister sur le problème de la limitation spatio-temporelle de la structure et de donner surtout du poids à sa définition fonctionnelle. En fait le fonctionnement de la structure a pour résultat le maintien de l'intégrité de l'ensemble, donc la conservation de son caractère de totalité, pour reprendre un des termes de Piaget. Cette idée de conservation du tout implique bien entendu que sa permanence puisse être constatée au moins pendant une certaine durée ; en conséquence, la structure doit être *re-connaissable*, donc identifiable dans l'espace et dans le temps : on doit pouvoir la définir, la déterminer, donc être en mesure de décrire ce que j'appellerai sa physionomie.

Le problème est alors de savoir si ce que l'on appelle biocénose répond à ces différentes conditions. Les écologistes considèrent que constituent une biocénose les organismes vivant dans un même milieu, celui-ci étant caractérisé par une certaine conjonction de facteurs physico-chimiques. En quoi donc ces organismes forment-ils un tout dont on puisse décrire la physionomie et analyser le fonctionnement ?

Prenons l'exemple des savanes de Lamto ; dominées par les silhouettes élancées des Palmiers Rôniers, elles forment un paysage

végétal qui s'oppose à celui des galeries forestières qui les sillonnent : le contraste souligne l'évidente unité de ces savanes. D'année en année elles montrent un même aspect d'ensemble, à condition bien sûr de revenir aux mêmes saisons : il y a permanence effective d'une physionomie globale.

Cependant, il ne faut pas se contenter d'une observation superficielle. Le botaniste distingue à Lamto plusieurs faciès savaniens en fonction de l'importance variable des arbres et des arbustes. Une savane dite « à *Loudetia simplex* », nom de la graminée qui la caractérise, constitue une vaste étendue herbeuse, monotone, où les palmiers et les arbustes sont rares ; ce milieu ne ressemble guère à une savane à faciès arbustif dense où l'on peut trouver plus de 500 arbustes à l'hectare. Une question surgit alors : s'agit-il de deux aspects d'une même biocénose ou de biocénoses différentes ? Une même interrogation vient à l'esprit lorsque l'on apprend par exemple qu'au pied des palmiers mâles vit un peuplement d'insectes différent de celui qui vit au pied des palmiers femelles [4]. Faudra-t-il admettre que ces peuplements distincts forment des biocénoses séparées ?

Ces quelques remarques illustrent l'un des problèmes que j'évoquais en introduction. L'écologiste, faute de biocénoses dont les limites s'imposeraient d'elles-mêmes à l'observation, doit décider de ce qui sera son objet d'étude, avec tout ce que cela comporte d'arbitraire. On voit le risque encouru. Un physiologiste peut théoriquement espérer faire le tour de l'organisme qu'il étudie, et analyser l'ensemble de son fonctionnement ; ce n'est qu'une question de moyens ; l'écologiste, lui, arrivera sans doute à comprendre ce qui se passe dans le milieu, ou plutôt dans le morceau de milieu qu'il analyse, mais sans avoir la certitude de pouvoir généraliser les résultats obtenus, ne sachant si le système a été envisagé dans son entier.

Dans bien des cas donc, l'écologiste se trouve dans l'impossibilité d'assigner des limites correctes à la biocénose. Dans ces conditions il préfère s'assurer de la stabilité du système dans le

temps et se contente de travailler dans une zone dont il dira qu'elle est écologiquement homogène. Tout le problème consiste alors à s'entendre sur ce que veut dire « écologiquement homogène ». À priori, cela signifie que l'étude d'un point quelconque de l'aire de travail doit conduire aux mêmes résultats que celle de tout autre point. Il est bien évident que cela ne sera pas le cas si les deux endroits étudiés ont des surfaces trop différentes : l'analyse d'1 m² ne fournit pas la même vision du milieu que celle de 25 m² ou d'un hectare.

Cela soulève de nouvelles difficultés. Dans la pratique, en effet, il n'y a pas un écologiste étudiant tous les composants du système existant sur une surface donnée, mais des spécialistes des divers groupes animaux et végétaux qui travaillent chacun sur des portions de terrain dont les surfaces sont adaptées au mieux aux groupes qu'ils étudient. C'est ainsi que les Microarthropodes du sol sont échantillonnés à l'aide de prélèvements d'une surface de base de quelques 2 millièmes de m², alors que les lézards sont récoltés sur des carrés de 30 m de côté, tandis que la strate arbustive ne peut être étudiée valablement que sur des parcelles d'un quart d'hectare.

Finalement, les divers spécialistes obtiennent leurs résultats sous des formes très disparates ; la réalisation d'une synthèse des données ne va donc pas sans quelques difficultés. Pourtant ces travaux n'ont véritablement d'intérêt que si l'on arrive à reconstituer une image fonctionnelle du milieu, en décrivant ce qui se passe par exemple sur un hectare dont on dira qu'il est représentatif de l'ensemble de la superficie considérée au départ comme « écologiquement homogène ».

Cette reconstitution de ce que l'on pourrait appeler l'unité représentative de la biocénose n'a de valeur que statistique. Elle utilise en effet les données moyennes fournies par les études des divers spécialistes ; elle n'est donc valable que dans la mesure où les moyennes sont connues avec une sécurité suffisante, ce qui implique que les mesures faites sur le terrain le soient de façon à obtenir des résultats exploitables statistiquement.

Il convient de tirer quelques conclusions importantes de l'ensemble de ces remarques. Le concept de biocénose, dans une optique structuraliste, présente un intérêt indéniable : il trouve naturellement sa place dans le cadre d'un discours de Biologie Générale où l'on traiterait des différents systèmes biologiques en insistant sur leur intégration en niveaux structuraux de plus en plus complexes. Pour employer un concept introduit par Jacob dans « la logique du vivant », la biocénose serait un *intégron* au même titre que la cellule ou l'organisme pluricellulaire par exemple [7].

Cependant les réalités recouvertes par le concept de biocénose sont dans la grande majorité des cas difficiles à appréhender. Comme l'écrit Von Bertalanffy dans son introduction à la « Théorie générale des systèmes » : « Un système écologique (...) est assez « réel », comme nous pouvons désagréablement le constater par exemple, quand le système écologique est perturbé par la pollution (...). Néanmoins, il ne s'agit pas d'objets soumis à la perception ou l'observation directe ; ce sont des constructions intellectuelles » [12].

Les études concrètes, menées sur le terrain, ne sauraient donc fournir la description exhaustive d'une biocénose ; elles conduisent seulement à l'élaboration d'une image statistique, reconstruite à partir de « faits moyens » déduits des données brutes.

Le problème est alors de savoir si cette image ne comporte pas une distorsion inacceptable de la réalité. Celle-ci n'étant pas connue, il faut donc se demander si les écologistes ont les moyens de se rendre compte a priori du caractère plus ou moins déformant des méthodes qu'ils emploient. Au cas où ils ne pourraient y remédier, il faudrait du moins s'assurer que les faits sont toujours déformés de la même façon, pour que les résultats obtenus soient comparables entre eux. Ce sont ces problèmes qui vont être envisagés maintenant.

II. LES PROBLÈMES DE L'ÉCHANTILLONNAGE QUANTITATIF

A. *Considérations générales*

Pour obtenir une image de la biocénose il faut tout d'abord faire l'inventaire spécifique de la flore et de la faune, et mesurer les densités des espèces rencontrées. Si l'aire étudiée était idéalement homogène, l'analyse d'une seule portion de cette aire pourrait en fournir une image exacte ; ce n'est bien sûr jamais le cas et l'on doit donc étudier un nombre n de surfaces ou volumes-échantillons dont on tirera des données moyennes considérées comme représentatives de la réalité. Tout groupe de n surfaces ou volumes ainsi étudiés sera désigné dans la suite du texte par l'expression « n -échantillon ».

L'analyse d'un n -échantillon consistera par exemple à dénombrer les espèces présentes dans n surfaces de 1 m^2 réparties au hasard dans la zone d'étude ; pour chaque espèce on peut ainsi déterminer un nombre moyen d'individus au mètre carré. Pour suivre les variations de densité de ces espèces en fonction du déroulement du cycle annuel, on refait à intervalles réguliers des séries de dénombrements, en considérant que chaque n -échantillon donne une image instantanée de la biocénose. Les différences significatives entre n -échantillons successifs traduisent des variations effectives de la biocénose au cours du temps, à condition bien entendu que la méthode employée pour réaliser les dénombrements soit fidèle.

Le travail consistant à dénombrer les individus de chaque espèce sur la surface ou dans le volume choisis, cela peut dans certains cas être fait sur place, par exemple pour les végétaux ; le plus souvent, cependant, il faut faire un prélèvement, les organismes à dénombrer étant récoltés et rapportés au laboratoire pour détermination et comptage. Les surfaces ou volumes étudiées étant adaptés aux espèces que l'on veut dénombrer, il est le plus souvent nécessaire de prévoir des échantillonnages séparés, faits

par des spécialistes différents qui établissent leurs programmes de travail en fonction de leurs préoccupations propres.

Un n -échantillon apporte d'autant plus d'informations que n est plus grand : on cherche donc à étudier un nombre de surfaces ou volumes-échantillons aussi élevé que possible ; pour une même surface totale explorée, par exemple, il vaut donc mieux faire beaucoup de petits prélèvements que peu de grands. Cependant, plus le nombre de prélèvements à faire est grand, plus la réalisation du n -échantillon est longue, ce qui risque de lui faire perdre son caractère d'instantanéité ; finalement le choix du nombre de prélèvements à exécuter est soumis à des critères parfois contradictoires, d'où la nécessité d'un compromis. Dans le cas par exemple où la récolte doit être faite sur place, manuellement, il faut tenir compte :

- du nombre d'exécutants disponibles,
- du temps moyen d'exécution d'un relevé, temps qui dépend de la surface choisie,
- de la durée pendant laquelle on admet que la biocénose ne change pas,
- du nombre minimum de relevés à faire pour que la précision sur les moyennes ne soit pas inférieure à une valeur choisie a priori.

On voit que dans ces conditions il n'est guère possible d'avoir un programme d'échantillonnage qui satisfasse idéalement aux exigences des statisticiens : il faut se contenter d'un compromis qui est la solution paraissant la moins mauvaise possible, les problèmes matériels étant en général bien plus déterminants que les exigences théoriques. A vrai dire, cela n'est pas le plus grave : il est encore plus important de savoir si les méthodes que l'on emploie sont suffisamment précises et surtout si elles sont fidèles. Il ne servirait à rien en effet de faire un grand nombre de prélèvements si de toute façon ils s'avéraient imprécis et surtout si leur précision variait de l'un à l'autre.

B. Précision et fidélité des méthodes de récolte

Lorsqu'il s'agit de dénombrer des arbustes sur le terrain, il n'est pas difficile d'obtenir une précision satisfaisante ; celle-ci ne dépend en effet que du soin apporté à la délimitation des surfaces de comptage. Le problème est bien différent lorsqu'il faut par exemple dénombrer les petits animaux vivant dans la strate herbacée ou dans le sol.

Nous allons voir toutes les difficultés qui peuvent être rencontrées sur l'exemple des arthropodes de la surface du sol et de la strate herbacée. Les méthodes utilisées dans ce cas ont fait l'objet d'études précises [6, 10]. A Lamto Y. et D. Gillon ont comparé l'efficacité de diverses techniques de prélèvement, à savoir des relevés sous cages de 1 m² ou 10 m² de surface, et des relevés de 25 m² dits « à ciel ouvert ». Dans tous les cas les procédés employés limitent au maximum les éventuelles fuites latérales, des parois avec colmatage au niveau du sol entourant la surface à explorer. Dans les relevés sous cages un toit empêche l'envol des individus ailés, tandis que dans les relevés à ciel ouvert les fuites de ce genre sont simplement surveillées par des hommes munis de filets.

Les questions auxquelles il faut répondre sont les suivantes :

- la récolte des animaux se trouvant dans le carré une fois celui-ci délimité peut-elle être totale ?
- tous les groupes d'animaux sont-ils récoltés avec la même efficacité, ou n'y a-t-il pas un risque de récolte différentielle ?
- si de tels relevés sont répétés plusieurs fois dans la journée, n'y a-t-il pas un risque de fatigue, de perte d'efficacité des récolteurs ?
- si plusieurs équipes de récolteurs sont employées, ont-elles toutes la même efficacité ?

Il est en fait très difficile de savoir si les récoltes à vue sont totalement efficaces, dès qu'elles concernent des animaux de

petite taille. A Lamto les récolteurs doivent, sur la surface étudiée, arracher progressivement les herbes et prendre tous les animaux qu'ils y trouvent, ainsi que ceux qui restent sur le sol. De petits individus peuvent donc toujours passer inaperçus, d'autant que beaucoup d'espèces ont plus ou moins la couleur des herbes ou du sol. Ce risque reste important malgré le soin apporté aux récoltes, aussi préfère-t-on s'intéresser à l'efficacité relative des méthodes plutôt qu'à leur efficacité absolue, difficile sinon impossible à apprécier. Il a été montré par exemple que les Criquets sont mieux récoltés par des relevés de 25 m² que de 10 m², et par ceux-ci que par des relevés de 1 m², tandis que c'est l'inverse pour les Arachnides [6]. D'une manière générale la comparaison par tests statistiques des trois types de relevés montre que pour chaque groupe d'animaux l'un de ces types donne de meilleurs résultats que les deux autres et que par conséquent il faudrait un programme d'échantillonnage strictement adapté à chacun ; cela n'est pas toujours possible et là encore il faut souvent se contenter d'un compromis, mais en sachant bien que l'emploi d'une seule méthode de récolte conduit à des mesures de densités dont la précision varie d'un groupe d'espèces à l'autre.

Je n'entrerai pas davantage dans le détail de ces problèmes, mais j'insisterai sur un autre point également important. Pour une surface de récolte donnée la précision, je viens de le dire, varie d'un groupe à l'autre : elle est en général d'autant moins bonne qu'il s'agit de groupes constitués d'individus plus petits. Ceci est également vrai pour une espèce dont les jeunes et les adultes vivent dans le même milieu : les premiers sont moins bien récoltés que les seconds, en tout cas en-dessous d'une certaine taille ; il s'ensuit évidemment des distortions fâcheuses dans les données démographiques, les densités des différentes classes d'âge pouvant être mesurées avec des précisions différentes.

Reste le problème de la fidélité des récoltes ; il revêt deux aspects : deux équipes de récolteurs ont-elles la même efficacité ?

Une même équipe voit-elle son efficacité varier dans le temps, sous l'effet de la fatigue par exemple ?

Le premier problème n'est pas toujours facile à résoudre. On peut espérer former des équipes de valeurs comparables ; de toute manière, à l'analyse des résultats, il faut voir si les différences entre récoltes des diverses équipes peuvent être imputées au seul hasard de l'échantillonnage, ou si certaines sont significatives, auquel cas il conviendrait d'éliminer les résultats des plus mauvaises équipes [3].

L'effet de fatigue a été mis en évidence par Y. et D. Gillon [6], en considérant les résultats obtenus par des séries de relevés en strate herbacée en fonction de leur ordre d'exécution dans la journée. La fatigue se traduit premièrement par la diminution progressive du nombre total d'animaux capturés et deuxièmement par l'augmentation du poids individuel moyen de ces animaux : les récolteurs ramassent donc de moins en moins d'individus, les plus petits étant les premiers négligés. Lorsque des séries de relevés importantes sont réalisées, il convient donc d'analyser les résultats en recherchant l'influence d'un éventuel effet de fatigue dont il faudrait tenir compte dans les interprétations ultérieures.

Précision et fidélité dans les récoltes manuelles paraissent donc bien difficiles à obtenir. On peut alors se demander si d'autres méthodes n'apporteraient pas davantage de sécurité. Il faut dire que dans bien des cas on ne voit pas d'autre moyen d'effectuer des dénombrements ; de plus certaines techniques de récolte « automatique », comme les piégeages, sont souvent très sélectives et de toute façon ne fournissent pas de mesures absolues. Dans quelques cas cependant, des méthodes « automatiques » sont utilisables, par exemple pour récupérer les animaux vivant dans le sol ou encore dans des litières de feuilles mortes. Le principe en est simple : un certain volume de terre ou de litière est prélevé en bloc et soumis au laboratoire à un procédé permettant d'en faire sortir les animaux qui s'y trouvent. Ce procédé consiste

par exemple à chauffer la terre ou les feuilles mortes : l'élévation de température et le dessèchement provoquent la fuite des animaux qu'il est alors aisé de récupérer. La technique peut être automatisée dans des appareils appelés extracteurs où les animaux qui s'enfuient tombent directement dans des flacons d'alcool où il ne restera plus qu'à les compter.

Une étude comparée de la récolte manuelle et de l'extraction automatique a été faite par Christophe en vue de l'analyse du peuplement d'araignées d'une litière [3]. Il apparaît que l'extraction automatique est à coup sûr plus efficace que la récolte manuelle faite sur le terrain en fouillant la litière feuille par feuille. Cette meilleure efficacité se constate surtout dans le cas des individus jeunes, qui passent inaperçus du fait de leur très petite taille. L'utilisation d'extracteurs conduit donc en principe, dans le cas présent, à une meilleure estimation des densités des animaux échantillonnés, mais en principe seulement. La méthode comporte en effet des risques importants. L'opération durant plusieurs jours, temps nécessaire au dessèchement total de la litière, des individus peuvent mourir avant de l'avoir quittée, d'où une sous-estimation des densités. Inversement le réchauffement prolongé peut accélérer certains processus biologiques comme par exemple le développement d'œufs ; s'il y a des pontes dans la litière prélevée, il peut donc y avoir des éclosions conduisant cette fois à une surestimation des densités. La méthode d'extraction automatique présente donc deux causes d'erreur jouant en sens inverse, sans que l'on puisse apprécier leur incidence globale ; cela lui enlève évidemment beaucoup de sa valeur et interdit en tout cas son emploi exclusif.

Tout cela nous montre que les écologistes doivent bien souvent se résigner à utiliser des méthodes ayant de nombreux défauts, qui varient de l'une à l'autre ainsi qu'en fonction des organismes étudiés. L'image de la biocénose qui est reconstruite à partir de résultats obtenus dans ces conditions est évidemment très déformée par rapport à la réalité, mais nous n'avons guère les moyens

d'apprécier l'importance des distorsions introduites : la discussion des résultats doit donc être extrêmement critique et leur interprétation prudente.

C. L'impact de l'étude écologique sur son objet

Il y a là un problème essentiel, qui est de savoir quelle est l'influence de l'étude entreprise sur la structure et sur le fonctionnement de la biocénose. A vrai dire, on manque à peu près totalement de données précises sur cette question, mais il convient de montrer à quel niveau elle se situe.

En premier lieu, il y a un risque de modification du milieu lorsque les récolteurs approchent de l'emplacement choisi pour l'exécution d'un relevé : leur avancée provoque en effet la fuite de nombreux animaux, fuite d'amplitude variable suivant les espèces. Il n'est donc pas certain que les animaux récoltés sur le quadrat soient exactement ceux qui s'y trouvaient avant l'arrivée des récolteurs. L'image obtenue est donc initialement faussée et ce d'une manière qu'il ne nous est pas possible de connaître avec précision.

En deuxième lieu, l'étude écologique d'une biocénose implique un grand nombre de prélèvements effectués à diverses fins. Il y a là un aspect destructeur dont il faut tenir compte. Dans quelle mesure en effet le prélèvement de centaines de milliers d'animaux, le défrichage de milliers de mètres carrés, ne risquent-ils pas de troubler gravement le fonctionnement de la biocénose ? Les écologistes ne peuvent que bien difficilement le savoir ; ils évitent seulement de trop multiplier les prélèvements, afin que ceux-ci ne représentent qu'une faible portion du milieu étudié. C'est ainsi que les arthropodes de la strate herbacée, à Lamto, ont fait l'objet de plus de 600 relevés représentant une surface de l'ordre de 3,3 hectares, soit moins des 2 millièmes de la surface de la réserve. Notons toutefois que les relevés ont été faits dans certaines parties de la réserve de préférence à d'autres, et ont donc eu là un impact

en fait plus important, mais encore faible dans l'absolu. De même les relevés — au nombre d'environ 200 — faits par Christophe en forêt de Montmorency ne représentent qu'à peu près un centième de la parcelle d'un hectare sur laquelle le travail a été fait.

On voit donc que des études déjà approfondies où les relevés se comptent par centaines ne font opérer qu'une très faible « ponction » sur le milieu. Cependant il vaut toujours mieux éviter autant que possible ces destructions locales que sont les prélèvements de flore et de faune. On comprend alors tout l'intérêt des méthodes permettant la mesure de certaines grandeurs écologiques sans prélèvements, ou qui encore permettent de tirer d'un seul échantillon les valeurs de plusieurs paramètres dont la mesure directe aurait exigé le prélèvement de plusieurs échantillons distincts. J'appellerai ces procédés les méthodes « détournées ».

III. LES MÉTHODES DÉTOURNÉES

J'ai dit précédemment que l'étude du fonctionnement d'une biocénose impliquait notamment l'analyse quantitative des transferts d'énergie au sein du réseau trophique. Considérons par exemple une espèce animale : son rôle, dans le réseau, est d'une part de consommer de la matière et de l'énergie, prélevées sur d'autres espèces, et d'autre part de produire une certaine quantité de matière par sa croissance et sa reproduction. D'une manière générale il faut donc pour chaque espèce établir ce que l'on appelle son bilan énergétique. Il est évident que l'on ne peut pas mesurer sur le terrain la consommation et la croissance pondérale de tous les individus de la population d'une espèce ; cela représenterait un travail énorme et d'ailleurs souvent techniquement impossible ; pour prendre un exemple presque caricatural, il est clair que l'on ne peut suivre la croissance pondérale d'un arbre en le pesant, racines comprises, à intervalles réguliers.

Pour éviter de tels écueils techniques, on doit donc procéder de façon indirecte. Revenons à l'arbre dont on veut suivre la

croissance pondérale ; il doit en principe exister une certaine relation entre son poids et telle ou telle de ses dimensions, comme sa hauteur ou encore comme le diamètre de son tronc. Par conséquent en pesant une fois pour toutes un certain nombre d'arbres de dimensions variées, on doit pouvoir établir graphiquement la relation existant par exemple entre leur hauteur et leur poids, et disposer ainsi d'une abaque permettant de connaître le poids d'un arbre de même espèce en ayant simplement mesuré sa hauteur. Éventuellement la relation peut être mise sous forme mathématique, si elle est simple, ce qui permet de calculer le poids directement en fonction de la mesure de hauteur ; en faisant cela à intervalles réguliers on peut donc suivre l'évolution du poids de l'arbre.

Cet exemple illustre bien le principe de ces méthodes qui se répandent de plus en plus en Synécologie, et dont un bon exemple d'application est fourni par Gillon dans sa thèse sur les criquets des savanes de Lamto [5] : voyons la démarche suivie par cet auteur pour déterminer la consommation et la production d'un des criquets abondants à Lamto, *Orthochtha brachynemis*.

Cette espèce, comme les autres, a fait l'objet d'un échantillonnage régulier, permettant de connaître les variations de sa densité au cours d'un cycle annuel : on dispose ainsi d'une série d'échantillons représentatifs de la population de l'espèce. Pour connaître le poids sec des individus récoltés on a tout d'abord établi le poids moyen des mâles adultes et celui des femelles adultes ; il a fallu ensuite trouver le moyen de déterminer le poids des jeunes ; un certain nombre d'entre eux, récoltés sur le terrain, ont été mesurés puis pesés ; il est ainsi apparu qu'il existe une relation linéaire entre la racine cubique y du poids sec (en mg) et la longueur x du fémur postérieur (en mm)

$$y = \sqrt[3]{\text{poids sec}} = 0,25 x + 0,32$$

Grâce à cette relation il est possible de connaître le poids sec de tout individu récolté par simple mesure de la longueur du fémur

postérieur ; un certain nombre d'individus ayant été récoltés sur une surface donnée, on peut ainsi déterminer la biomasse par unité de surface par totalisation des poids individuels calculés par cette méthode. L'étude de l'ensemble des échantillons récoltés au cours d'un cycle annuel permet donc de suivre l'évolution de la biomasse de l'espèce au cours d'une année. Sans cette méthode, il faudrait peser les individus au fur et à mesure des récoltes, travail fastidieux qui se trouve remplacé par de simples mesures de longueur qui peuvent être faites longtemps après le travail de terrain.

Par ailleurs des études faites en élevage ont permis de montrer qu'il existe une relation linéaire entre la quantité de matière consommée journallement par un individu et la biomasse de celui-ci :

$$C_J = 0,3973 b + 0,8942$$

consommation	biomasse
journalière	en mg
en mg	

Il existe de même une relation linéaire entre la production journalière d'un individu et sa biomasse. Ainsi, connaissant simplement la longueur x du fémur d'un individu, on en déduit son poids sec, puis sa consommation et sa production journalières. A partir de l'ensemble des échantillons récoltés on peut alors calculer la consommation et la production de croissance du peuplement d'*O. brachycnemis* par unité de surface et par an. Par des procédés analogues utilisant des données d'élevage on détermine également la production de reproduction par unité de surface et par an ; on dispose ainsi de tous les éléments permettant de faire le bilan énergétique de l'espèce et donc de préciser sa place dans le réseau trophique de la biocénose. Un tel travail est fait pour plusieurs espèces et les résultats peuvent être dans certaines conditions extrapolés aux autres espèces de criquets.

L'intérêt de telles méthodes est donc tout à fait évident : elles permettent de tirer un maximum d'information des récoltes en

évitant d'en faire plus que nécessaire. Cependant elles ne sont pas exemptes de critiques. La validité du résultat final, par exemple la production annuelle par hectare de telle espèce, dépend d'une part de la précision des corrélations établies entre certaines grandeurs (taille et poids par exemple) et d'autre part de la qualité des échantillons récoltés sur le terrain, puisque les calculs sont faits à partir de mesures effectuées sur ces échantillons ; nous avons vu plus haut que ceux-ci sont souvent obtenus avec des méthodes qui ne manquent pas de défauts.

Dans certains cas les corrélations obtenues sont excellentes, comme par exemple chez les criquets de Gillon, mais il n'en est pas toujours ainsi notamment lorsqu'il est impossible de faire les mesures avec une grande précision.

L'exemple d'*O. brachycnemis* montre en tout cas qu'une grandeur écologique est parfois calculée d'une manière extrêmement détournée grâce à des corrélations établies expérimentalement et qui ne fournissent donc jamais que des estimations ayant seulement une certaine probabilité d'être correctes. Cette probabilité est évidemment d'autant plus élevée que les corrélations ont été établies à partir d'un plus grand nombre de mesures. Là encore, les déformations subies par l'image de la biocénose finalement obtenue peuvent être très importantes sans que l'on ait toujours les moyens de le vérifier.

Conclusions

Il n'était pas question, dans le cadre du présent exposé, de donner ne serait-ce qu'une idée de toutes les méthodes utilisées par les écologistes, ni de discuter de tous les concepts écologiques importants. L'Écologie est une discipline vaste et multiforme, et les problèmes que j'ai exposés ne se posent pas nécessairement à tous les écologistes dans la pratique de leur recherche. Il fallait bien entendu faire un choix.

Les connaissances nouvelles sont comme des produits, résultats de la mise en œuvre d'un travail utilisant des méthodes définies. Le plus souvent, on a d'avance une certaine idée de ce que pourraient être ces produits ; en tout cas, il faut que leur mode d'obtention satisfasse à certaines exigences pour qu'ils soient acceptés. Au travers d'une réflexion sur des méthodes scientifiques on doit donc s'interroger, au bout du compte, sur la qualité des produits obtenus, sur la « vérité » des faits mis en évidence grâce à l'emploi de ces méthodes.

La façon dont est abordée l'étude des biocénoses m'a paru pouvoir faire tout particulièrement l'objet d'une telle réflexion. J'ai indiqué en effet que le concept de biocénose a une place importante dans le discours biologique ; pratiquement sa définition est imposée par la nécessité d'assurer la cohérence interne de ce discours : il faut alors savoir si l'étude concrète des communautés biologiques peut confirmer l'intérêt de cette définition théorique en montrant qu'elle cadre effectivement avec ce que l'on observe dans la nature.

Si les biocénoses sont des structures au sens que j'ai précisé plus haut, elles devraient avoir un caractère de totalité spatio-temporelle que l'on ne peut que rarement mettre en évidence sur le terrain. Les recherches ne visent donc pas à « faire le tour » des biocénoses, à les décrire dans leur entier, mais à en fournir une image, sous forme d'un modèle servant à montrer ce qui se passe dans un certain volume considéré comme représentatif de la biocénose totale. Cette image n'est donc pas une description, mais une construction, une reconstitution faite à partir des données obtenues sur le terrain, et fournissant une « représentation de la réalité » à laquelle on ne peut accorder de valeur que si elle est fondée statistiquement. Il faut donc travailler de façon à obtenir des données quantifiées, et non pas seulement qualitatives, même si ces dernières demeurent évidemment indispensables. Obtenir des données quantifiées, c'est mesurer ; la Synécologie rencontre donc les problèmes classiques de la précision et de la fidélité des

mesures : nous avons vu les difficultés particulières que rencontrent les écologistes, difficultés liées à la nature même des objets étudiés. Dans bien des cas, des méthodes de mesures que j'ai qualifiées de « détournées » sont employées pour calculer des données dont l'obtention directe est impossible ou trop coûteuse en temps ou en moyens. Ces méthodes sont généralement basées sur l'établissement de corrélations qui elles aussi n'ont de valeur que statistique.

Finalement on peut ressentir un certain malaise devant les résultats d'une étude biocénotique : dans quelle mesure l'image proposée de la biocénose a-t-elle encore quelque chose à voir avec ce qu'elle est supposée représenter ? Est-ce que les valeurs proposées pour certaines grandeurs écologiques, obtenues parfois après nombre de détours et d'ajustements successifs, ont également une signification concrète ?

Nous retrouvons bien entendu le problème classique de l'adéquation des connaissances au réel, qui est celui de l'objectivité des connaissances scientifiques. Les résultats ne sont-ils pas tenus pour vrais dans l'unique mesure où nous avons confiance dans les méthodes qui ont permis de les obtenir ? Dans le cas précis de l'Écologie biocénotique c'est la rigueur mise dans la planification et l'exécution des échantillonnages qui fonde cette confiance, à condition d'être associée à une critique également rigoureuse des méthodes employées concernant leur précision et leur fidélité. A supposer que dans ces domaines toutes les précautions soient prises, il n'en reste pas moins que l'étude entreprise risque toujours de modifier son propre objet au moment même où elle tente de l'analyser.

RÉFÉRENCES

- [1] BLANDIN P. (1972). Le problème de la finalité en biologie. *Revue des Questions Scientifiques*, 143 (4), 521-544.
- [2] BLANDIN P. et CHAPOUTHIER G. (1970). Sur certains problèmes posés par les concepts de structure et d'information en biologie. *Revue des Questions Scientifiques*, 141 (1), 53-72.

- [3] CHRISTOPHE T. (1974). Étude écologique du peuplement d'Araignées de la litière d'une châtaigneraie (Forêt de Montmorency, Val-d'Oise). Thèse 3^e cycle, Orsay.
- [4] DAGET J. et LECORDIER Ch. (1971). Variabilité et structure des peuplements de Carabiques (Coleoptera) au pied des Palmiers Rôniers dans une savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). *Rev. Écol. Biol. Sol.* VIII, **3**, 471-489.
- [5] GILLON Y. (1973). Étude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical. Thèse de Doctorat d'État, Paris.
- [6] GILLON Y. et GILLON D. (1967). Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale. In : Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Éd. par K. Petruszewicz, Warszawa, 519-543.
- [7] JACOB F. (1970). La logique du vivant. NRF, Gallimard, Paris.
- [8] LAMOTTE M. (1946). Un essai de Bionomie quantitative. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, 11^e série, VIII, 195-211.
- [9] LAMOTTE M. (1967). Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : présentation du milieu et programme de travail. *La Terre et la Vie*, **21**, 197-215.
- [10] LAMOTTE M., GILLON D., GILLON Y. et RICOU G. (1969). L'échantillonnage quantitatif des peuplements d'invertébrés en milieux herbacés. In : Problèmes d'Écologie ; l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres. Éd. par M. Lamotte et F. Bourlière. Masson, Paris, 7-54.
- [11] PIAGET J. (1968). Le structuralisme. Collection « Que Sais-je » ? PUF, Paris.
- [12] VON BERTALANFFY L. (1973). Théorie générale des systèmes. Dunod Paris.