

**Zeitschrift:** Archives des sciences physiques et naturelles  
**Herausgeber:** Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève  
**Band:** 29 (1947)

**Artikel:** Analyses et synthèses biocénotiques  
**Autor:** Gisin, Hermann  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-742254>

#### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 28.12.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# ANALYSES ET SYNTHÈSES BIOCÉNOTIQUES

PAR

**Hermann GISIN**

(Muséum d'Histoire naturelle de Genève)

(Avec 2 fig.)

---

C'est une observation spontanée, vieille comme l'humanité, qui est à la base de la biocénotique: les êtres organisés, considérés du point de vue de leur distribution dans la nature, nous paraissent groupés suivant des lois définies. Certaines espèces, comme liées par une solidarité plus étroite, vivent régulièrement en commun, forment un groupement semblable toutes les fois que les mêmes conditions d'existence paraissent réalisées.

La recherche des lois qui régissent ces phénomènes est du domaine de la physiologie et de l'écologie. Ces sciences nous ont fourni d'innombrables éclaircissements du plus haut intérêt. Et surtout, elles nous ont montré l'inextricable complexité du sujet. L'intrication des facteurs écologiques crée des états d'équilibre qui « ne sont pas complètement et réellement analysables en termes physico-chimiques » (Prenant, 1934). Les faits se trouvent nécessairement de plus en plus morcelés par la méthode écologique, et l'ensemble, les groupements naturels lui échappent.

C'est pourquoi la description comparative de la distribution réelle des organismes à la surface du globe demeure actuelle. C'est le domaine de la biogéographie, et, si on envisage la dispersion à une échelle plus petite, celui de la biocénotique.

## I. L'ANALYSE BIOCÉNOTIQUE.

J'illustrerai d'abord le procédé de l'analyse biocénotique par l'exemple de la faunule de Collemboles lapons dont Agrell (1941) a fait l'étude écologique. Je choisis ce matériel parce que son auteur y avait aussi distingué des groupements. Mais les *Collembolengemeinschaften* d'Agrell reposent sur une conception très différente de la mienne.

J'ai déjà préconisé, en pratique (1943) et en théorie (1946 b), la méthode des groupements basés sur les seuls organismes. Mais Agrell estime: « Aus rein praktischen Gründen lässt sich dieses Einteilungsprinzip schlecht anwenden » (p. 62), et, par suite, il choisit comme point de départ les dix types de stations suivants:

- N (*Nadelstreu*): litière d'aiguilles mortes de pins, étage sylvatique.
- HM (*Heidebirkenwald, Moos*): mousse (surtout *Polytrichum*) dans les bois de bouleaux à vacciniées, etc., étage subalpin.
- HL (*Heidebirkenwald, Laub*): feuilles mortes des mêmes bois.
- WM (*Wiesenbirkenwald, Moos*): mousse (surtout *Mnium*) de stations humides dans les bois mésophiles de bouleaux, étage subalpin.
- WL (*Wiesenbirkenwald, Laub*): feuilles mortes des mêmes bois.
- AW (*Alpine Wiesen*): prairies alpines.
- AH (*Alpine Heiden*): peuplement de sous-arbrisseaux alpins.
- AB (*Alpine Blockböden*): lichen et mousse des pierrailles de l'étage alpin supérieur.
- MW (*Moos am Wasser*): mousse près de l'eau, tous les étages.
- MS (*Moos: Sphagnum, etc.*): mousse de tourbières acides.

En 1945, Agrell précise sa « méthode objective de caractérisation des communautés animales et végétales », qui consiste dans des calculs où les puissances et les racines carrées abondent pour aboutir à des index de caractéristique des espèces et des groupements.

Pour résumer les listes et les diagrammes de l'auteur suédois sous une forme qui se rapproche le plus de la présentation que je donnerai moi-même à ce matériel, je les ai recombinés dans le tableau I. Les chiffres signifient les abondances moyennes (individus par 400 cm<sup>3</sup> de mousse, etc. ; une croix (+) veut dire : moins de un individu). Il faut noter que, pour des raisons d'études phénologiques, de nombreux échantillons proviennent, dans la plupart des stations-types, de localités étroitement confinées, ce qui aura influé sur l'homogénéité des groupements. L'arrangement des espèces et des groupements est celui du diagramme récapitulatif d'Agrell (diag. 1 de 1941 = diag. 2 de 1945). Les espèces sont classées en fonction de leur tolérance écologique croissante, ce qui ressort clairement du tableau. En outre, ce tableau révèle la présence d'espèces vicariantes, notion ignorée par Agrell (*Anurophorus laricis* et *Folsomia microchaeta*, *Beckerella inermis* et *Vertagopus westerlundi*, etc.).

Agrell rapproche les groupements suivant leur « pourcentage d'affinité ». Le résultat est peu satisfaisant :

D'abord on s'explique mal pourquoi certaines espèces accuseraient des préférences pour des stations qui n'auraient qu'une affinité précisément très éloignée (par exemple *Tetraclantha wahlgreni*, *Folsomia microchaeta*). Puis il s'en faut de beaucoup que ces groupements soient équivalents ; deux d'entre eux sont très particuliers (N, AB), d'autres se confondent. Enfin la caractéristique des groupements s'arrête essentiellement à des constatations statistiques ; Agrell consacre les chapitres suivants aux espèces considérées isolément.

Le principe du groupement des relevés qui tient compte de la seule composition faunistique est reconnu, par les auteurs nordiques eux-mêmes (Brundin 1934, Agrell 1941), comme théoriquement supérieur. Il vaut la peine d'en rechercher la valeur pratique.

TABLEAU I.  
Conception d'Agrell.

Espèces	Stations										
	N	AH	HM	HL	WL	AW	MS	WM	MW	AB	
30a <i>Folsomia 4-oculata 2-punctata</i> . . . . .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
6 <i>Beckerella inermis</i> . . .	17	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
40 <i>Vertagopus cinerea</i> . . .	4	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
9 <i>Xenylla brevicauda</i> . . .	19	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
41 <i>Vertagopus westerlundi</i> . .	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	31
10 <i>Xenylla maritima</i> . . .	1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
31 <i>Folsomia microchaeta</i> . .	.	4	.	.	.	.	.	.	.	.	120
27 <i>Anurophorus laricis</i> . . .	148	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
39 <i>Pseudisotoma sensibilis</i> . .	.	1	.	+	.	.	.	.	.	.	37
49 <i>Entomobrya marginata</i> . .	11	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.
32 <i>Folsomia brevicauda</i> . .	.	+	.	.	.	2	52	.	.	.	.
35 <i>Folsomia fimetarioides</i> . .	.	.	+	9	4	.	.	.	.	.	.
29 <i>Tetraclantha wahlgreni</i> . .	.	26	8	.	.	.	2	.	.	.	21
60 <i>Sminthurides signatus</i> . .	.	+	.	.	+	+	.	6	2	.	.
16 <i>Pseudachorutes dubius</i> . .	.	.	.	+	2	.	.	+	1	.	.
56 <i>Sphaeridio pumilio</i> . . .	.	+	+	.	.	1	2	5	2	.	.
21 <i>Achorutes muscorum</i> . .	.	+	+	+	1	+	+	1	+	.	.
3a <i>Hypogastrura armata cuspidata</i> . . . . .	.	16	+	.	+	+	4	.	1	3	.
55 <i>Megalothorax minimus</i> . .	.	+	+	1	1	+	2	12	.	.	.
62 <i>Arrhopalites pygmaeus</i> . .	.	+	+	+	+	+	+	11	+	.	.
34 <i>Folsomia fimetaria</i> . . .	+	.	+	1	2	+	.	+	.	.	.
59 <i>Sminthurides schötti</i> . . .	.	+	+	.	.	2	2	6	3	.	.
33 <i>Folsomia diplophthalma</i> .	1	41	1	3	3	13	.	.	+	.	.
22 <i>Onychiurus absoloni</i> . . .	4	+	6	34	2	+	+	.	.	.	.
28 <i>Pseudanurophorus binocularis</i> . . . . .	.	1	2	.	+	1	+	.	.	.	.
54 <i>Tomocerus vulgaris</i> . . .	+	+	1	5	1	3	.	+	.	.	.
50 <i>Entomobrya nivalis</i> . . .	1	+	1	1	1	1	1	+	+	.	+
11 <i>Willemia anophthalma</i> . .	+	5	4	11	.	2	.	1	.	.	.
25 <i>Tullbergia krausbaueri</i> . .	+	7	6	6	7	+	+	+	+	+	.
45 <i>Isotoma olivacea</i> . . . .	.	13	+	7	+	73	14	100	65	+	.
12 <i>Friesea mirabilis</i> . . . .	35	17	9	1	1	11	11	5	+	.	.
18 <i>Micranurida pygmaea</i> . .	+	1	+	+	+	+	1	1	.	+	.
19 <i>Anurida granaria</i> . . . .	+	1	1	2	4	+	1	1	+	+	.
42 <i>Isotoma minor</i> . . . .	5	14	25	68	42	6	25	39	+	.	.
52 <i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> .	+	2	5	12	29	23	+	7	+	+	.
45a <i>Isotoma olivacea violacea</i> .	2	2	6	15	6	4	2	5	+	.	.
44 <i>Isotoma viridis</i> . . . .	.	5	3	3	9	12	2	10	3	.	.
23 <i>Onychiurus armatus</i> . . .	2	16	5	33	28	29	4	2	+	+	.
30 <i>Folsomia quadrioculata</i> . .	3	180	26	81	66	46	25	22	1	+	.
43 <i>Isotoma notabilis</i> . . . .	+	20	25	10	12	22	35	39	4	+	.

Il s'agit d'établir la place que tient un relevé parmi les autres. Cette diagnose ne saurait s'exprimer que par: 1<sup>o</sup> la présence de certaines espèces à l'exclusion d'autres, 2<sup>o</sup> la prédominance de certaines espèces s'opposant à la carence de certaines autres. Car il tombe sous le sens que deux espèces qui cohabitent souvent en nombreux individus ne peuvent servir à une caractéristique différentielle des faunules dont elles font partie. Cela nous amène à la notion fondamentale d'espèces vicariantes, c'est-à-dire d'espèces qui ne cohabitent jamais, qui se remplacent mutuellement, ou — pour employer les termes de Brundin (1934) — dont l'affinité cénotique est nulle. D'autres espèces cohabitent quelquefois, mais jamais en nombre simultanément, leur vicariance est relative, leur affinité cénotique faible. Enfin, l'affinité cénotique est accusée entre les espèces qui forment souvent des populations mixtes.

L'affinité cénotique des espèces peut être décelée par une simple mise en regard des relevés. Il va de soi que cette analyse exige un matériel statistique suffisant.

Une fois les espèces vicariantes décelées, on procède à un groupement des relevés en rapprochant ceux qui concordent, en première ligne, par la présence d'une même espèce à vicariance pratiquement absolue, en seconde ligne, par la prédominance d'une même espèce à vicariance relative.

Cependant ce procédé peut amener des ambiguïtés. Supposons un couple d'espèces vicariantes, *a* et *b*, et un second couple d'espèces, *c*, *d*, également vicariantes entre elles, mais ayant, toutes les deux, une certaine affinité cénotique avec chacune des deux espèces du premier couple. Ces deux viciances peuvent être appelées incoordonnées. Graphiquement nous aurions alors:



Ou, si l'on établit, arbitrairement, la coupure principale sur les espèces *c*, *d*, on obtient une représentation équivalente:



Pour éviter cette alternative, il faudrait employer une représentation à deux dimensions:

	<i>a</i>	<i>b</i>	
<i>c</i>			
<i>d</i>			

Avec trois couples incoordonnés, il faudrait trois dimensions, etc., représentations incompatibles avec le besoin d'arrangement linéaire que tout exposé parlé ou écrit exige fatalement. Cette critique s'applique donc à toute méthode descriptive; elle ne fait que traduire la limitation inhérente à nos moyens d'expression habituels, qui s'ajoute à l'imperfection de nos sens et de notre technique. Le choix entre plusieurs représentations théoriquement équivalentes devient une pure affaire d'opportunité.

Voyons combien il y a de ces possibilités de représentation dans notre cas particulier. Je m'en suis strictement tenu aux listes qu'Agrell a publié lui-même *in extenso* (*Primärmaterial*, pp. 191-224, en négligeant les échantillons prélevés aux fins de recherches phénologiques). Pour me faciliter le travail, j'ai dressé successivement plusieurs tableaux comparatifs et j'ai groupé aussi la liste des espèces en réunissant, parmi les vicariantes, celles qui sont liées par leur affinité cénotique.

Le tableau II est le produit de cette analyse. Pour l'abréger, j'ai laissé de côté les espèces dont le matériel statistique était insuffisant, et je n'ai gardé, de plusieurs relevés semblables, que quelques-uns, notamment de deux couches prélevées au même endroit, que la couche superficielle, généralement plus riche en organismes. Les relevés caractérisés par les mêmes espèces vicariantes ont été arrangés par stations-types.

Les chiffres indiquent le nombre d'individus par 400 cm<sup>3</sup> de mousse, de terreau, etc. Les numéros à côté des noms spécifiques correspondent à ceux du *Primärmaterial* (voir aussi Agrell, pp. 19-20). La nomenclature est celle d'Agrell. En fin de la liste, j'ai placé les onze espèces euédaphiques (espèces à ocelles et à pigment nuls ou très réduits). Elles ne présentent

TABLEAU II.

Numéro du relevé	Station	M	M	M	N	N	N	N	N	N	HM	S64	AB	S26	AB	S29	AB	K21	AB	129	AB	133	AB	130	AB	131	AB	132	AB	134	
9	<i>Xenylla brevicauda</i>	4	4	9	4	4	4	4	3	3	3	3	20	27	33	32	18	18	17	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
10	" <i>maritima</i>	0	0	41	50																										
27	<i>Anurophorus laricis</i>																														
6	<i>Beckerella inermis</i>																														
30a	<i>Folsomia 4-oculata</i> var. <i>2-punctata</i>																														
31	<i>Folsomia microchaeta</i>																														
41	<i>Vertagopus westenholzi</i>																														
39	<i>Pseudosolomia sensibilis</i>																														
29	<i>Tetracanthella wahlbergi</i>																														
45	<i>Isotoma olivacea</i>																														
32	<i>Folsomia brevicauda</i>																														
56	<i>Sphaeridium pumilio</i>																														
59	<i>Sminthurides schöttli</i>																														
60	" <i>signatus</i>																														
3a	<i>Hypogastrura armata</i> var. <i>cuspidata</i>																														
12	<i>Friesea mirabilis</i>																														
30	<i>Folsomia 4-oculata</i>																														
33	" <i>dislophothalma</i>																														
43	<i>Isotoma notabilis</i>																														
44	" <i>viridis</i>																														
45a	" <i>olivacea</i> var. <i>violacea</i>																														
50	<i>Entomobrya nivalis</i>																														
52	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>																														
23	<i>Onychiurus armatus</i>																														
42	<i>Isoloma minor</i>																														
11	<i>Willemia anophthalma</i>																														
18	<i>Micranurida pygmaea</i>																														
19	<i>Anurida granaria</i>																														
22	<i>Onychiurus absoloni</i>																														
25	<i>Tullbergia krausbaueri</i>																														
28	<i>Pseudanurophorus binoculatus</i>																														
34	<i>Folsomia fimetaria</i>																														
35	" <i>fimetarioides</i>																														
55	<i>Megalothorax minimus</i>																														

Euedaphon

5

Numéro du relevé	Station	Altitude (: 100 m)	Contenu en eau, %	AB	S20	AB	228	AB	191	AB	K29	AB	135	AB	226	AB	194	AB	139	AB	193	AB	200	AB	93	AB	132	AB	196	AB	234	AB	S16
9	<i>Xenylla brevicauda</i>																																
10	" <i>maritima</i>																																
27	<i>Anurophorus taricus</i>																																
6	<i>Beckerella inermis</i>																																
30a	<i>Folsomia 4-oculata</i> var. <i>2-punctata</i>																																
31	<i>Folsomia microchaeta</i>																																
41	<i>Vertagopus westeni</i>																																
39	<i>Pseudosoloma sensibilis</i>																																
29	<i>Tetracanthella wahlgreni</i>																																
45	<i>Isoloma olivacea</i>																																
32	<i>Folsomia brevicauda</i>																																
56	<i>Sphaeridium pumilio</i>																																
59	<i>Sminthurides schöthi</i>																																
60	" <i>signatus</i>																																
3a	<i>Hypogastrura armata</i> var. <i>cuspidata</i>																																
12	<i>Friesea mirabilis</i>																																
30	<i>Folsomia 4-oculata</i>																																
33	" <i>diplopophthalma</i>																																
43	<i>Isotoma notabilis</i>																																
44	" <i>viridis</i>																																
45a	" <i>olivacea</i> var. <i>violacea</i>																																
50	<i>Eniobryxa nivalis</i>																																
52	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>																																
23	<i>Onychiurus armatus</i>																																
42	<i>Isotoma minor</i>																																
11	<i>Willemia anophthalma</i>																																
18	<i>Micranurida pygmaea</i>																																
19	<i>Anurida granaria</i>																																
22	<i>Onychiurus absoloni</i>																																
25	<i>Tullbergia krausbaueri</i>																																
28	<i>Pseudanurophorus binocularis</i>																																
34	" <i>filmetarioides</i>																																
35	" <i>femorata</i>																																
55	<i>Megalothorax minimus</i>																																

TABLEAU II (*suite*).

Numéro du relevé	Station	Altitude (: 100 m)	Contenu en eau, %	Euedaphon											
				AH S56	AH S57	AH S58	AH S59	AH S60	AH S61	AH S62	AH S63	AH S64	AH S65	AH S66	AH S67
9	<i>Xenylla brevicauda</i>	10	10	10	10	9	12	7	8	9	10	8	7	7	4
10	" <i>maritima</i>	28	43	42	44	53	33	51	55	67	41	58	30	40	51
27	<i>Anurophorus taricus</i>														
6	<i>Beckerella inermis</i>														
30a	<i>Folsomia 4-oculata</i> var. <i>2-punctata</i>														
31	<i>Folsomia microchaeta</i>														
41	<i>Vertagopus westeni</i>														
39	<i>Pseudosotoma sensibilis</i>														
29	<i>Tetracanthella wahlgreni</i>														
45	<i>Isotoma olivacea</i>														
32	<i>Folsomia brevicauda</i>														
56	<i>Sphaeridium pumilio</i>														
59	<i>Sminthurides schötti</i>														
60	" <i>signatus</i>														
3a	<i>Hypogastrura armata</i> var. <i>cuspidata</i>														
12	<i>Friesia mirabilis</i>														
30	<i>Folsomia 4-oculata</i>														
33	" <i>dinolophthalma</i>														
43	<i>Isotoma notabilis</i>														
44	" <i>viridis</i>														
45a	" <i>olivacea</i> var. <i>violacea</i>														
50	<i>Entomobrya nivalis</i>														
52	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>														
23	<i>Onychiurus armatus</i>														
42	<i>Isoloma minor</i>														
11	<i>Willemia anophthalma</i>														
18	<i>Micranurida pygmaea</i>														
19	<i>Anurida granaria</i>														
22	<i>Onychiurus absoloni</i>														
25	<i>Tullbergia krausbaueri</i>														
28	<i>Pseudanurophorus binoculatus</i>														
34	<i>Folsomia fimetaria</i>														
35	" <i>fimetarioides</i>														
55	<i>Megalothorax minimus</i>														

TABLEAU II (*suite*).



TABLEAU II (*suite*).

Numéro du relevé	Station	Altitude ( : 100 m)	Contenu en eau, %	MW
9	<i>Xenylla brevicauda</i>	...	...	49
10	" <i>maritima</i>	...	...	MW 187
27	<i>Anurophorus laricis</i>	...	...	66
6	<i>Beckerella inermis</i>	...	...	MW 331
30a	<i>Folsomia 4-oculata</i> var. <sup>2</sup> <i>punctata</i>	...	...	MW 15
31	<i>Folsomia microchaeta</i>	...	...	MW 217b
41	<i>Vertagomus westerlundii</i>	...	...	MW 31
39	<i>Pseudosotoma sensibilis</i>	...	...	MW 146
29	<i>Tetracanthella wahlgreni</i>	...	...	70
45	<i>Isotoma olivacea</i>	...	...	MW 86
32	<i>Folsomia brevicauda</i>	...	...	MW 46
56	<i>Sphaeridium pumilum</i>	...	...	MW 96
59	<i>Sminthurides schijtii</i>	...	...	MW K3
60	" <i>signatus</i>	...	4	
3a	<i>Hypogastrura armata</i> var. <i>cuspidata</i>	...	...	
12	<i>Friesea mirabilis</i>	...	...	
30	<i>Folsomia 4-oculata</i>	...	...	
33	" <i>diplophtalmia</i>	...	...	
43	<i>Isotoma notabilis</i>	...	...	
44	" <i>viridis</i>	...	...	
45a	<i>Olivacea</i> var. <i>violacea</i>	...	...	
50	<i>Entomobrya nivalis</i>	...	...	
52	<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>	...	...	
23	<i>Onychiurus armatus</i>	...	...	
42	<i>Isoloma minor</i>	...	...	
11	<i>Willenia anophthalma</i>	...	...	
18	<i>Micranurida pygmaea</i>	...	...	
19	<i>Anurida granaria</i>	...	...	
22	<i>Onychiurus absoloni</i>	...	...	
25	<i>Tullbergia krausbaueri</i>	...	...	
28	<i>Pseudanurophorus binoculatus</i>	...	...	
34	<i>Folsomia fimetaria</i>	...	...	
35	" <i>filum</i>	...	...	
55	<i>Megalothorax minimus</i>	...	7	
<i>Euedaphon</i>				
1	<i>Onychiurus armatus</i>	1	2	2
1	<i>Isoloma minor</i>	1	5	64
1	<i>Willenia anophthalma</i>	1	7	
1	<i>Micranurida pygmaea</i>	1	42	
1	<i>Anurida granaria</i>	1	1	
2	<i>Onychiurus absoloni</i>	2	2	
1	<i>Tullbergia krausbaueri</i>	1	1	
1	<i>Pseudanurophorus binoculatus</i>	1	1	
1	<i>Folsomia fimetaria</i>	1	1	
1	" <i>filum</i>	1	1	
1	<i>Megalothorax minimus</i>	1	2	

entre elles aucune vicariance nette (*Folsomia fimetariooides* *Pseudanurophorus binoculatus* ?, statistique probablement insuffisante). Comparées aux espèces hémiédaphiques, elles semblent accuser une tolérance très vaste et à peu près identique pour toutes les espèces. Cette grande tolérance se retrouve chez les neuf espèces hémiédaphiques relativement ubiquistes, inscrites au milieu de la liste. Les quatorze espèces hémiédaphiques qui figurent en tête marquent une vicariance nette (pour quelques espèces peu représentées ici, je tiens compte de mon expérience personnelle en Suisse).

Les discontinuités dans les séries de chiffres qui représentent la dispersion relative de chaque espèce dérivent de plusieurs causes. Pour des raisons historiques, la répartition d'une espèce peut être réellement discontinue. D'autre part, les prélèvements ont été effectués à différentes saisons. Si la plupart des Collemboles ne présentent pas de générations nettement saisonnières, ils peuvent quand même disparaître momentanément. Et certaines espèces sont connues pour leur apparition précoce ou tardive. Ainsi les *Sminthurides* (y compris *Sphaeridia*) disparaissent en été (juillet, début août, au moins en Laponie), quand *Folsomia brevicauda* commence à se développer. Cela crée des vicariances saisonnières, dont je n'ai pas tenu compte dans le tableau. Par contre, la vicariance *Fols. brevicauda/Sm'ides signatus* ne peut pas être uniquement de cette nature, comme le prouve la vicariance coordonnée avec les espèces euédaphiques, qui ne cohabitent avec *signatus* qu'exceptionnellement. Une autre cause des discontinuités tient certainement à des imperfections techniques, car le prélèvement des échantillons n'est pas sans arbitraire : 400 cm<sup>3</sup> de mousse, de lichen, de feuilles mortes ou de terreau peuvent renfermer, dans un cas, un fragment de faunule seulement, dans un autre, deux faunules relativement isolées dans le milieu naturel.

Finalement les discontinuités peuvent être l'expression d'ambiguïtés en rapport, comme nous l'avons vu, avec la représentation linéaire de vicariances incoordonnées. Il y en a un seul cas net dans le tableau: la dispersion des espèces euédaphiques et hémiédaphiques quasi-ubiquistes ne concor-

TABLEAU III.  
*Synthèse.*

Espèces	Groupements				
	1	2a	2b	3a	3b
* 9 <i>Xenylla brevicauda</i> . . . . .	3	.	.	.	.
* 10 " <i>maritima</i> . . . . .	3	.	+	.	.
* 27 <i>Anurophorus laricis</i> . . . . .	3	.	.	.	.
* 6 <i>Hypogastrura inermis</i> . . . . .	3	.	.	.	.
30a <i>Folsomia agrelli</i> . . . . .	.	3	+	.	.
31 " <i>microchaeta</i> . . . . .	.	4	3	+	.
* 41 <i>Isotoma westerlundi</i> . . . . .	+	3	2	.	.
* 39 " <i>sensibilis</i> . . . . .	+	4	3	+	.
* 29 <i>Tetraclantha wahlgreni</i> . . . . .	+	+	4	+	.
45 <i>Isotoma olivacea</i> . . . . .	.	+	+	3	4
32 <i>Folsomia brevicauda</i> . . . . .	.	.	+	3	.
56 <i>Sminthurides pumilis</i> . . . . .	.	.	+	2	2
59 " <i>schötti</i> . . . . .	.	.	.	2	2
60 " <i>signatus</i> . . . . .	.	.	.	.	3
3a <i>Hypogastrura scotica</i> . . . . .	.	+	3	2	1
12 <i>Friesea mirabilis</i> . . . . .	2	.	4	3	1
30 <i>Folsomia 4-oculata</i> . . . . .	3	.	4	4	2
33 " <i>diplophthalma</i> . . . . .	3	.	3	2	1
43 <i>Isotoma notabilis</i> . . . . .	3	+	3	3	2
44 " <i>viridis</i> . . . . .	+	.	2	2	2
45a " <i>violacea</i> . . . . .	3	.	3	2	+
50 <i>Entomobrya nivalis</i> . . . . .	2	+	2	+	.
52 <i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> . . . . .	2	+	2	2	1
: 32 <i>Onychiurus armatus</i> . . . . .	3	.	3	3	+
: 42 <i>Isotoma minor</i> . . . . .	3	.	3	3	+
: 11 <i>Willemia anophthalma</i> . . . . .	2	.	2	2	.
: 18 <i>Micranurida pygmaea</i> . . . . .	+	+	1	1	.
: 19 <i>Anurida granaria</i> . . . . .	+	.	1	1	+
: 22 <i>Onychiurus absoloni</i> . . . . .	2	.	2	1	.
: 25 <i>Tullbergia krausbaueri</i> . . . . .	+	.	3	1	+
: 28 <i>Pseudanurophorus binoculatus</i> . . . . .	.	.	1	1	+
: 34 <i>Folsomia fimetaria</i> . . . . .	.	.	1	1	.
: 35 " <i>fimetarioides</i> . . . . .	.	.	1	1	.
: 55 <i>Neelus minimus</i> . . . . .	+	.	1	2	.

\* Espèces hémédaphiques xérophiles.

: Espèces euédaphiques.

Les chiffres 1 à 5 représentent des index combinés d'abondance-fréquence (+ présence accidentelle).

La liste des espèces est la même que dans le tableau II, mais la nomenclature est celle que j'utilise moi-même.

dent pas avec celle de *Folsomia microchaeta*, *Isotoma westerlundii*, et de *I. sensibilis*.

A part ces réserves, nous pouvons donc affirmer que l'analyse ici exposée est essentiellement objective. C'est là une première grande différence avec la présentation d'Agrell; ses mathématiques, en apparence objectives, n'en sont pas moins fondées sur une base subjective qui est l'adoption à priori de stations-types.

## II. LA SYNTHÈSE BIOCÉNOTIQUE.

Dans le tableau II, la vicariance coordonnée des espèces à tolérance restreinte (trois premières bandes horizontales) saute à l'œil: on distingue d'emblée trois groupements, dont le deuxième et le troisième embrassent chacun deux facies.

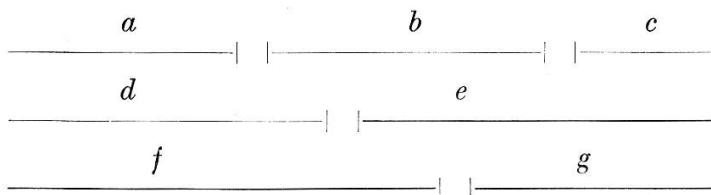
Le tableau III condense synthétiquement le tableau II. Il est le parallèle du tableau I exprimant la conception d'Agrell. En se rappelant la critique que j'avais formulée à propos de celui-ci (p. 44), on constatera un progrès net en ce qui concerne l'affinité progressive et l'équivalence des groupements. Cependant, il semble que ces groupements représentent, eux aussi, des unités purement statistiques. Mais ce n'est pas le cas.

La notion de vicariance, qui domine toute l'analyse, a une signification écologique patente. Ce n'est certainement pas une répulsion instinctive qui empêche certains Collemboles de cohabiter; c'est leur sujexion à des facteurs extérieurs qui, eux, trient les habitants virtuels d'une station, favorisant les uns, limitant ou excluant d'autres. Des influences biotiques, sous forme de concurrence, etc., interviennent cependant, mais, tant qu'elles ne modifient pas le milieu lui-même, elles ne font qu'accentuer le triage primitif: les espèces favorisées supplantent celles que la station met en infériorité.

La vicariance statistique entre espèces traduit donc leur vicariance écologique, c'est-à-dire leurs exigences non ou peu superposables à l'égard du milieu. La définition des groupements basés sur les espèces vicariantes est donc d'emblée écologique.

La condition stationnelle qui sépare deux espèces vicariantes correspond à une certaine intensité dans l'influence biologique

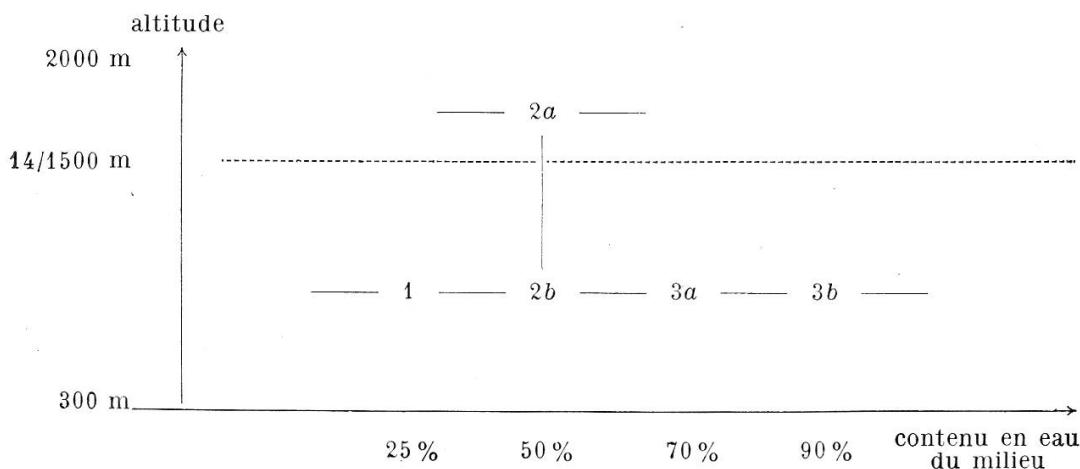
d'un facteur du milieu (ou d'un complexe de facteurs, comme il faudra toujours sous-entendre). Une série d'espèces vicariantes peut servir à établir une échelle de la valeur biologique de ce facteur, par exemple:



échelle du facteur: \_\_\_\_\_

Dans ce cas, les espèces vicariantes sont coordonnées (*a* est coordonné à *d*, *c* à *e*, etc.), ce qui signifie, en termes écologiques, qu'elles subissent toutes l'influence d'un même facteur dominant. La présence de couples incoordonnés d'espèces vicariantes, par contre, dévoile l'action indépendante d'autant de facteurs différents. L'explication écologique du dilemme causé par le groupement linéaire des relevés amène donc à une méthode permettant précisément de démêler l'intrication des facteurs extérieurs: chaque alternative entre plusieurs représentations arrange les espèces suivant un autre facteur considéré comme dominant. Reste encore à les préciser écologiquement.

Comme les groupements de Collemboles lapons admettent deux représentations linéaires, on peut les disposer graphiquement en fonction de deux facteurs dominants; en voici le schéma:



Groupements à:

- 1: *Anurophorus laricis* et *Xenylla*.  
 2a: *Folsomia agrelli*  
 2b: *Tetraclantha wahlgreni* } et *Isotoma sensibilis* et *westerlundi*.  
 3a: *Folsomia brevicauda* } et *Isotoma olivacea*, *Sminthurides*  
 3b: *Sminthurides signatus* } *pumilis* et *schötti*.

En ce qui concerne les groupements 3 a et 3 b, nous savons déjà qu'ils ne se présentent complets qu'à l'aspect automnal, respectivement à l'aspect printanier.

La signification et l'unité écologique des groupements ressortent encore des « spectres des formes biologiques »:

	1	2a	2b	3a	3b
Hémiédaphon xérophile .	4	2	3	+	—
» mésophile .	7	2	10	10	11
Euédaphon . . . . .	4	+	11	11	+

Définitions:

1. *Hémiédaphon* = espèces à pigment bien développé;
  - a) les *xérophiles* portent plusieurs poils capités aux tibiotarses;
  - b) les *mésophiles* n'en portent qu'un, ou, le plus souvent, tous les poils sont pointus.
2. *Euédaphon* = espèces à pigment et ocelles nuls ou très réduits.

Les habitats de ces trois formes biologiques s'étagent dans le sol, l'euédaphon étant une faunule de profondeur. C'est ce qui explique son absence dans les groupements 2 a et 3 b; dans les pierrailles de l'étage alpin le plus élevé (2 a) « eine Humusschicht kommt nicht zustande » (Agrell, p. 41); la terre des mousses humides (3 b) est trempée d'eau. De plus, du point de vue de l'euédaphon, la disjonction entre les groupements 2 et 3 n'a pas de sens. Il serait plus logique de considérer cette forme comme un seul groupement distinct, à réaction propre, marquant un développement optimum pour un degré moyen d'humidité (50-70% d'eau). J'ai donné ailleurs (1943) d'autres exemples de réactions particulières des formes biologiques (prairie du Plateau suisse où l'hémiédaphon dépend de la fumure tandis que l'euédaphon est fonction de l'état hygrométrique).

En dehors de ces considérations écologiques, qu'on devra encore approfondir par des recherches sur place, il n'est guère douteux que ces groupements soient aussi l'expression de particularités chorologiques (géographiques) et génétiques, mais ce sujet est trop peu connu chez les Collemboles. La signification génétique (successions) des groupements euédaphiques du Parc national suisse vient d'être mise en évidence (Gisin 1947).

De ce qui précède, il résulte que l'individualité des groupements doit être déterminée à tous les points de vue actuellement connus en biologie. Voici un aperçu de ces points de vue — ou si l'on veut, sphères d'observation — illustrés par quelques critères biocénotiques qui en relèvent :

1. Morphologie : abondance, constance, fidélité des composants d'un groupement.
2. Physiologie : dynamisme interne, vitalité, utilisation de l'espace, corrélations, garniture.
3. Génétique : périodicité, successions actuelles.
4. Ecologie : influence des facteurs physiques et biotiques, facteur au minimum, spectre de formes biologiques.
5. Chorologie : répartition, spectre d'éléments chorologiques.

Cette division correspond en partie aux « points de vue matériels » de Tschulok (1910). Cet auteur, et avec lui beaucoup d'autres, ajoute sur ce même plan la classification et la phylogénie. Mais ces deux branches sortent du domaine de la pure observation ; ce sont manières d'embrasser, d'« expliquer » les phénomènes, des méthodes applicables du point de vue de chaque critère séparément.

Que se passe-t-il, par exemple, en fait de classification, dont le processus ne devra pas rester entièrement intuitif ? La biologie ne peut que rarement établir ces classes — et les groupements en sont — sur des différences absolues ; elle doit alors s'en tenir aux discontinuités relatives qui, elles, se manifestent dans toutes les sphères d'observation : modifications

accélérées dans les structures, les corrélations, le dynamisme, les rapports écologiques et chorologiques. D'où théoriquement une infinité de systèmes possibles. A cette multiplicité, s'oppose la classification naturelle, par son principe de synthèse. Elle fait coïncider les coupures entre ses catégories avec un maximum de discontinuités, elle établit ses limites statistiquement à la lumière de tous les critères. *A priori* tous les critères se valent. « Nichtsdestoweniger ist die floristisch-statistische Methode in diagnostischer Hinsicht unsere vorzüglichste Methode, die wir beizubehalten allen Grund haben » (Däniker 1939, p. 525). Par leur visibilité directe, les critères morphologiques sont en biocénotique, comme en taxonomie, le moyen le plus pratique pour diagnostiquer nos catégories naturelles. Ainsi les groupements naturels, d'abord statistiquement définis, servent de point de départ « pour rechercher les facteurs de peuplement » (Picard 1933, p. 76); ensuite, ces recherches peuvent apporter d'intéressantes retouches aux définitions primitives.

En conclusion, les groupements biologiques, loin de constituer des entités autonomes, sont des constructions intellectuelles, des représentations synthétiques concernant le peuplement des milieux biologiques. Ils peuvent se fonder sur les manifestations de la vie elle-même; ils le doivent même puisqu'il est « impossible de connaître le biotope mieux que fragmentairement » (Prenant 1934).

### III. GROUPEMENTS FRAGMENTAIRES ET GROUPEMENTS BIOTIQUES.

Les conclusions ci-dessus soulèvent aussitôt une grave question concernant la valeur des groupements de Collemboles cités en modèle. La vraie synthèse n'exige-t-elle pas la prise en considération de la totalité des organismes vivant en commun ?

Certes, en dernière synthèse tout au moins. Seulement, qu'on ne se méprenne pas sur l'étendue de l'entreprise. Il n'est pas prouvé qu'elle soit à la taille de l'homme, car l'homme est lui-même impliqué dans les groupements, il est à la fois juge

et partie ! Et pourra-t-on jamais empêcher les spécialistes de ne s'intéresser qu'à « leur » groupe ? Les groupements « complets » ne feraient que les distraire, en les plongeant dans une complexité quasi inextricable. Fragmentaire et faux sont deux, au moins dans le domaine des constructions intellectuelles.

En face de la tâche écrasante, il est naturel qu'on ait cherché des moyens d'accélérer la synthèse. Pensant au rôle primordial des plantes autotrophes, on a proposé de prendre les groupements végétaux pour base commune (Palmgren). L'étude biocénotique des animaux se réduirait à la détermination de leur appartenance aux divers groupements de base. La méthode mérite examen.

#### IV. GROUPEMENTS VÉGÉTAUX ET GROUPEMENTS ANIMAUX.

Voici d'abord quelques opinions récentes sur les rapports qui existent entre les groupements des deux règnes. Elles émanent toutes de zoologues qui se sont voués à des études spéciales sur des animaux ne vivant pas en connexion directe avec certaines plantes (l'existence de corrélations matérielles n'est pas en cause).

Agrell (1941, p. 21): « Der eurytophe Charakter der meisten Collembolenarten macht schon von vornherein eine durchweg unterschiedliche Verteilung der Collembolen in verschiedenen Pflanzengemeinschaften wenig wahrscheinlich. » Kühnelt (1943, p. 592): « ... ergibt sich also, dass 1. eine regelmässige Beziehung zwischen der Tiergesellschaft und Pflanzengesellschaft gut definierter Biocénoses besteht. » Franz (1943, p. 483): « Vergleicht man die Tier- und Pflanzengesellschaften des Untersuchungsbietes hinsichtlich ihrer Verbreitung miteinander, so ergibt sich, dass sie nicht in allen Fällen die gleichen Areale einnehmen. » Gisin (1943, p. 216): « Den wichtigsten Pflanzencoénosen unserer Gegend entsprechen dazugehörige Collembolen-Coénosen. » Forsslund (1944, p. 280): « In bezug auf die Artenzusammensetzung zeigt also die Fauna keine wesentlichen Unterschiede für die hier

behandelten Versuchsorte, Waldtypen oder Humustypen. In quantitativer Hinsicht liegen jedoch Verschiedenheiten bezüglich des Auftretens von sowohl einzelnen Arten als grösseren Gruppen vor. » Hammer (1944, p. 71): « It does not seem as if there is any connection between the plant communities and the animal life. »

Le problème est donc encore entier.

Personne ne peut sérieusement contester les nombreuses interactions qui s'exercent entre le milieu, la végétation et la faune, et qui causent le parallélisme global entre les comportements écologiques des êtres. La discussion porte uniquement sur la simultanéité de leurs réactions, le parallélisme de détail, la concordance intime entre les associations végétales et les groupements animaux. Pour démontrer, rigoureusement, la mesure de cette superposition, le chemin est tracé : il faut délimiter, indépendamment, les groupements en cause, et vérifier ensuite s'ils cadrent, c'est-à-dire si les limites entre espèces vicariantes coïncident.

Il serait trop tôt, je crois, de tirer des conclusions définitives des rares études qui ont été exécutées dans cette intention, en étroite collaboration entre botanistes et zoologistes. De plus, ces recherches ne sont généralement pas à l'abri des reproches suivants: méthode imprécise et technique déficiente du côté zoologique ou botanique; matériel statistique insuffisant; considération de faunules très fragmentaires; idées préconçues, etc. Je me contenterai de conclusions provisoires.

Le tableau II permet de constater que, pour les milieux à conditions extrêmes (N, MW, très sec et très humide), la superposition — station botanique/groupement de Collemboles — est approximativement réalisée. Pour d'autres stations (AB, HM, AH, etc.) elle ne l'est nullement. Mais toutes ces stations d'Agrell répondent-elles bien à des vicariances botaniques ?

A titre de démonstration du problème, j'exposerai une analyse biocénotique encore inédite, due à la collaboration avec le Dr W. Lüdi, directeur du « Geobotanisches Forschungsinstitut Rübel » à Zurich. En juillet et août 1946, il a eu l'abilité de m'envoyer des échantillons de terre prélevés par lui-même dans les associations végétales bien définies qu'il étudie

TABLEAU IV.

	N°																					
	1	8	21	22	12	3	4	5	14	13	10	9	19	2	20	11	18	17	7	6	15	16
<i>Hypogastrura armata</i> . . . . .								1	2	1	3	3	2	2	1	1	3	4	1	1	1	4
<i>Folsomia quadrioculata</i> . . . . .								1	4	5	3	5	1	5	4	1	3	2	2	1	4	4
<i>Isotoma sensibilis</i> . . . . .								1	5	4	5	1	2	3	1	2	3	4	3	1	4	4
<i>Isotoma notabilis</i> . . . . .								3	3	2	3	4	5	2	3	2	4	2	3	3	4	4
<i>Entomobrya lanuginosa</i> . . . . .								3	1	1	1	1	1	1	2	4	2	3	3	4	3	2
<i>Lepidocyrtus violaceus</i> . . . . .								1	1	1	3	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i> . . . . .								1	1	2	1	2	1	2	2	3	1	1	1	1	1	2
<i>Hypogastrura monticola</i> . . . . .								2	3	3	5	2	5	1	4	4	1	3	1	1	1	2
<i>Sminthurides pumilis</i> . . . . .								3	1	1	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	3
<i>Odontella lamellifera</i> . . . . .																						
<i>Tullbergia affinis</i> . . . . .														1	5							
<i>Tullbergia quadrispina</i> . . . . .																1	1	2	4	4	1	1
<i>Arrhopalites pygmaeus</i> . . . . .																	1	1	2	2	3	4
<i>Onychiurus fimetarius</i> . . . . .																						
<i>Onychiurus affinis</i> . . . . .																						
<i>Micranurida handschini</i> . . . . .																						
<i>Onychiurus armatus</i> . . . . .																						
<i>Tullbergia krausbaueri</i> . . . . .																						
<i>Isotomella minor</i> . . . . .																						
<i>Neelus minimus</i> . . . . .																						
Association végétale . . . . .																						
	N	N	N	S	S	S	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	C	C	C	C	C	D

N: *Nardetum*; S: *Seslerietum*; F: *Festucetum*; C: *Caricetum ferrugineae*; E: *Empetretum*; D: *Dryadetum*.  
Les chiffres correspondent à cinq classes d'abondance.

depuis plusieurs années à la Schynige Platte (Oberland bernois, env. 2000 m d'alt.). Dans le tableau IV, seuls les Collemboles sont retenus. J'ai fixé les cas de vicariance en me basant sur la totalité des récoltes faites par moi-même en Suisse.

Les limites entre les espèces animales vicariantes — et par conséquent entre les groupements de Collemboles — coïncident assez bien avec les associations végétales. Les exceptions surprennent moins si l'on pense que ces limites ne sont pas immuables et que les animaux, plus mobiles que les plantes, pourraient, par leurs déplacements, prévenir l'évolution du tapis végétal. Ainsi la station 9, du *Caricetum ferrugineae* selon le botaniste, renferme un groupement de Collemboles euédaphiques typique pour le *Festucetum*, association qui succéderait à la première (Lüdi 1921). D'autre part, l'hémédaphon de la station 11 du *Seslerietum*, indique, par la prédominance de *Odontella lamellifera*, un sol humique du type *Empetretum-Dryadetum*.

Le parallélisme frappant que nous venons de constater parle en faveur de la méthode biocénotique partant des groupements de végétaux autotrophes. Ce procédé nous apprend même à reconnaître un sens aux groupements animaux qui ne comptent point d'espèces vicariantes: l'euédaphon du *Dryadetum* et du *Nardetum* est trivialisé, ce qui semble bien être en corrélation avec les données physiques et botaniques.

Les concordances, cependant, ne sont pas parfaites. Le nombre d'associations végétales, même bien définies et généralement reconnues, excède celui des groupements de Collemboles; surtout, dans l'exemple, en ce qui concerne les espèces hémédaphiques, qui répondent à la seule alternative: sol minéral — sol humique. Ainsi le spécialiste risque de se désintéresser des associations végétales, d'autant plus que cet excédent est généralement encore plus accusé (cf. Hammer 1944, Gisin 1947); et il l'est spécialement du fait qu'il n'y a pas trace de fidélité générale entre les associations végétales et les groupements animaux du genre cité: tous les Collemboles « caractéristiques » de la Schynige Platte ont été signalés dans d'autres régions et à d'autres étages, dans des associations végétales totalement différentes. Ils sont bien partout sous la dépen-

dance d'un certain degré hygrométrique ou de tout autre facteur régissant leur écologie individuelle. La fidélité est strictement locale; le rapport beaucoup plus général et plus constant, c'est la vicariance. Ce n'est pas à dire que celle-ci ne puisse subir aussi une variation régionale. On s'imagine que, sous un autre climat général ou sur un autre sous-sol, un complexe de facteur puisse se dissocier en rendant indépendants des facteurs agissant ailleurs de concert (par exemple chaleur, lumière, évaporation et humidité; humus et concentration ionique); cela pourrait entraîner une dissociation d'un cortège d'espèces écologiquement voisines et nécessiter une révision de nos idées sur leurs exigences, qui vont peut-être vers l'un ou l'autre, de préférence, parmi ces facteurs isolés. De plus, il faut se souvenir que certains facteurs sont remplaçables par d'autres (sécheresse par calaire, etc.), et, finalement, qu'il existe des races écologiques.

La synthèse rapide qui s'appuie sur les seules associations végétales, si elle n'est pas appliquée avec beaucoup de discernement et de connaissances spéciales, conduit facilement à des généralisations hâtives. En ce sens, l'énoncé que *Onychiurus armatus* appartiendrait « zu den charakteristischen Bewohnern von Waldböden » (Kühnelt 1943, p. 588) est une erreur (cf. Tabl. II et IV!). D'après Backlund (1945), *Isotoma olivacea* var. *grisescens* serait « eurytopic » (p. 196); son diagramme de la page 185 révèle qu'il s'agit d'une espèce vicariante par rapport à *Hypogastrura viatica* et *Lepidocyrtus cyaneus*, toutes deux présentant une tolérance écologique limitée. Il serait facile de multiplier les exemples.

A titre d'orientation rapide, il peut être utile de choisir des associations bien définies de phanérogames comme base commune de recherches biocénotiques. On n'obtient, toutefois, qu'une synthèse approximative, et on perd en cours de route des données analytiques précieuses, dont la vraie synthèse doit tenir compte. « N'est-il pas certain que l'analyse doit commencer par l'étude des conditions de répartition des espèces ? » (Rabaud 1924, cité par Grassé 1929).

## V. BIOCÉNOTIQUE ET SOCIOLOGIE.

On a dit: « Tout est association dans cet espace illimité d'énergie différenciée qui constitue l'Univers » (Lameere 1915), pour exprimer que la science ne peut connaître entièrement un objet quelconque sans le considérer dans ses rapports avec l'ensemble où il est placé. De là, en faisant de cette conception un système, à prétendre que toutes les sciences se résumeraient à la sociologie, il n'y a qu'un pas.

Nombre de biologistes se sont déjà élevés contre cette généralisation de sens de « sociologie ». Restreint autrefois à la sociologie humaine, ce terme devrait maintenant désigner tout rassemblement de plusieurs organismes. En botanique, cette extension de sens ne semble pas avoir beaucoup d'inconvénients et le terme est commode. Il en est autrement en zoologie, où les phénomènes d'interactions se compliquent par l'apparition de liens d'ordre psychique. Les expériences récentes prouvent la nécessité de distinguer entre deux sortes de groupements animaux: les sociaux et les asociaux. Personne ne confondrait une société de Fourmis avec un groupement de Fourmis. Les membres d'une fourmilière restent rassemblés parce qu'ils s'attirent les uns les autres; au contraire, les Fourmis de plusieurs fourmilières réunies dans un même habitat, une prairie par exemple, subissent, séparément puisqu'elles se repoussent entre elles, l'attraction unilatérale d'influences extérieures. « Hier liegt der tiefe prinzipielle Unterschied zwischen tierischen und pflanzlichen Lebensgemeinschaften » (Braun-Blanquet 1928, p. 3; cf. Rabaud 1929, Piccard 1933, Schmid 1942, Grassé 1946, GISIN 1946). Il paraît alors inadmissible de confondre, sous le nom de sociologie, les recherches portant sur ces deux genres de phénomènes bien distincts. Ils exigent une technique différente d'investigation; aussi les zoologues se partagent-ils les deux objets d'étude. Certains animaux seulement vivent en sociétés; tous les organismes se rassemblent en groupements. Le critère essentiel du phénomène social est donc la réciprocité de l'attraction entre les organismes,

c'est-à-dire la mutualité de leurs comportements tendant, d'une façon active de part et d'autre, à la vie en commun.

Pour désigner, scientifiquement, la notion de groupement asocial, la quasi-totalité des zoologues modernes, ainsi que les traités importants, ont adopté le terme de Möbius (1877): la biocénose. Exemples: un hôte et ses parasites, les animaux du sol, les insectes d'une forêt ou l'ensemble des organismes vivant dans une prairie, un lac, etc.

Les botanistes ont le plus souvent négligé ce terme; quelques-uns (Gams 1918, Schmid 1922) l'ont employé, mais au sens plus

Schéma d'une société:

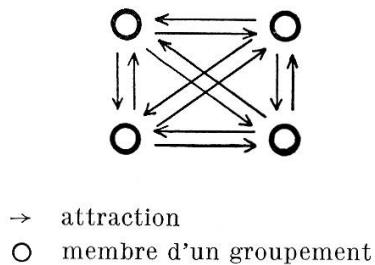
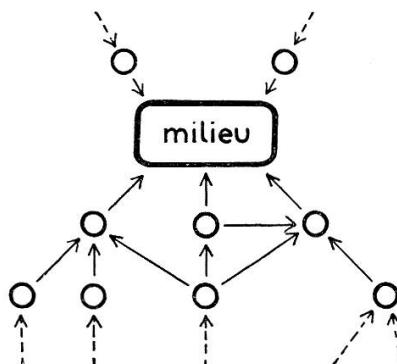


Schéma d'une biocénose:



restreint d'un groupement qui dépend du seul milieu physique. Selon eux, les biocénoses des zoologues ne mériteraient pas ce nom, parce qu'elles dépendent des végétaux, au moins en ce qui concerne les animaux terrestres. De même, la strate herbacée d'une forêt, animaux y compris, dépend de la strate arborescente, et ne représenterait qu'une portion d'une biocénose. Mais « die Tiere der Austernbank (le prototype d'une biocénose !) entnehmen einen sehr grossen Teil ihrer Nahrung dem Plankton, sind also in weitgehendem Masse auf die Organismen einer anderen Biocénose angewiesen » (Dahl 1921, p. 58). Ce ne sont donc pas les zoologues qui ont détourné le terme de Möbius de son sens originel !

Nos connaissances actuelles ne permettent d'ailleurs pas d'apprécier objectivement l'importance des facteurs biotiques. La suppression des forêts dans divers pays n'a-t-elle pas entraîné une profonde transformation de toute la végétation

régionale ? Le pays ouvert joue un rôle capital comme source de nourriture pour nombre d'animaux qui se tiennent habituellement en forêt. Et les oiseaux qui chassent sur mer et nichent sur terre ! Les océans eux-mêmes ne sont pas des biotopes confinés. A coup sûr, les interactions entre organismes, soit directes, soit matérialisées par l'intermédiaire des corps chimiques (eau, atmosphère, etc.), ne s'arrêtent pas aux limites des biocénoses, si étendues qu'on les conçoivent.

## VI. UNITÉS SYNTHÉTIQUES DE BIOCÉNOSES.

Un groupement « indépendant », à première vue, des facteurs biotiques constitue ce que la majorité des botanistes conviennent d'appeler une « association ». Il y aurait cependant une différence de définition: l'association a pour base la statistique, tandis que la dépendance est un critère dynamique. C'est donc le point de vue qui change, l'objet, lui, reste le même; tout au plus, les auteurs diffèrent-ils sur l'étendue qu'il faut accorder aux associations, dans les divers cas concrets. Ainsi on discute sur le nombre d'associations à distinguer parmi les hêtraies d'Europe. Mais partout en fait de classification, il y a des « diviseurs » et des « réunisseurs ». C'est là une affaire de jugement dont la portée augmente avec la multiplicité des points de vue sur lesquels il se fonde.

Des conceptions basées sur un seul critère restreint peuvent avoir une valeur indéniable, surtout dans des études spéciales. Ainsi on ne voudrait pas se priver de la notion des espèces et des groupements écologiquement équivalents (« formes biologiques » et « formations »). L'utilité des notions de « mutation », de « lignée pure », de « chaîne nourricière », etc., est aussi évidente. Mais poussée trop loin, la multiplication des termes pour désigner des notions fort semblables ne mène qu'à la confusion. On est revenu de la majorité des termes qui gravitaient autour de l'espèce, pour reconnaître finalement une seule unité fondamentale: l'espèce. Obtenue par intégration de tous les critères, c'est elle qui satisfait le mieux notre esprit, par son apparence de « réalité » et de « naturel » (cf. Huxley 1942). Cette expé-

rience peut servir de gouverne à toutes les sciences qui s'occupent à grouper des faits d'une façon à la fois logique et commode.

En biocénotique, la question de l'unité fondamentale a été une préoccupation constante des « phytosociologues ». Mais chacun des principaux protagonistes a sa propre théorie et la défend avec une ardeur si persuasive qu'on est incité à tenir compte de toutes. Notre science n'est pas mûre pour l'ultime synthèse; mais si l'on veut s'en rapprocher, « il faut faire un effort pour harmoniser toutes ces tentatives de catégorisation, et choisir le mieux possible entre les termes proposés qui ne sont pas rigoureusement synonymes » (Guénot 1936, p. 27/28). C'est ce que j'ai essayé de faire.

D'abord il faut séparer la « foule » (*Ansammlung*). « La concentration d'Insectes au bord des eaux à la suite d'une inondation détermine une foule » (Jeannel 1942, p. 67). C'est l'absence complète d'attraction, le manque de toute harmonie avec l'ambiance qui la caractérisent; elle est par conséquent fortuite et temporaire. (Exemple d'une étude sur une foule : Paulian 1943).

Les vraies biocénoses, par contre, sont des groupements d'organismes rassemblés par l'attraction non réciproque qu'exercent les facteurs physiques et biotiques du milieu. Elles présentent une certaine harmonie avec leur milieu et un équilibre instable commandé par des corrélations complexes telles que la concurrence, la prédation, le parasitisme, le commensalisme, etc.

Si, à la base d'un groupement considéré, l'attraction émane d'un ou de plusieurs organismes, nous sommes en présence d'un de ces systèmes élémentaires de dépendance directe que les auteurs allemands appellent si bien « Konnex ». N'aurions-nous pas avantage à adopter ce terme (connexe) ? Exemples: chaînes nourricières, un prédateur et ses victimes, un hôte et ses parasites, symbioses facultatives, etc. (cf. Elton 1927, Lindberg 1944, Régnier 1925, Woltereck 1928).

En outre, les biocénoses peuvent affecter les trois modes suivants, énumérés dans l'ordre de dimension croissante du milieu vers lequel elles convergent:

- 1<sup>o</sup> Une synusie occupe l'espace d'un habitat limité. L'habitat terrestre, par exemple, se subdivise en épigé (« l'air libre ») et hypogé (le domaine souterrain). La faune hypogée comprend les cavernicoles, les endogés (vers de terre, la plupart des Collemboles; *Edaphon* selon Francé), et les terricoles (les « microcavernicoles » vivant dans des terriers: Fourmis, *Gryllotalpa*). Une synusie se compose d'une variété restreinte de formes biologiques, quelquefois d'une seule. Exemples: strate herbacée, arbustive, arborescente; groupements de Collemboles euédaphiques, etc. (Etudes: Lippma in *Symposium*, Brundin, Gisin.)
- 2<sup>o</sup> Une association est une biocénose qui englobe les organismes d'une localité topographique, d'un biotope; exemple: une hêtraie.
- 3<sup>o</sup> Les complexes réunissent plusieurs associations. Biome (Carpenter in *Symposium*), complexe climatique et ceinture de végétation (Schmid) offrent l'exemple typique de notions établies sur des bases théoriques différentes, mais qui, pratiquement, se superposent et par conséquent se confondent, bien qu'elles ne coïncident pas toujours exactement. Concept synthétique par excellence, pourvu d'un équilibre presque stable, le complexe apparaîtra peut-être comme unité biocénotique la plus « naturelle », et rejoindrait la biogéographie <sup>1</sup>.

Le système de ces modes de biocénoses rappelle une classification hiérarchique. Il n'est cependant pas conçu sur le modèle taxonomique: ordre-famille-genre-espèce. Car il paraît exister des synusies qui entrent dans la composition de plusieurs associations ou même de plusieurs complexes.

Les auteurs modernes considèrent le plus souvent ces modes comme indépendants les uns des autres, et choisissent celui qui est le plus approprié à l'objet de leur étude. Le problème de la hiérarchie se pose ainsi au sein de chacune de ces unités

<sup>1</sup> THORPE (1945), considérant les processus qui amorcent la spécification, propose une semblable subdivision du milieu: « It would seem best therefore to regard geographical and topographical and ecological isolation as three different scales of spatial isolation. »

synthétiques, comme il se présente, indépendamment, pour les espèces, les organes, les tissus, les cellules. Mais gardons-nous d'étendre ce parallèle à des domaines où les notions ne sont plus comparables. Or, génétiquement, les associations, par exemple, représentent des stades; il en est de jeunes, de transitaires et de mûres. Leur comparaison avec des états larvaires et adultes (chenilles, chrysalides, papillons) conviendrait mieux, encore qu'imparfaitement puisque leur évolution peut même rétrograder. Un ordre d'associations correspondrait, par exemple, à un ordre « Chenilles ». A cause de cette différence intrinsèque, un système d'associations ne peut jamais être « naturel » au sens de la taxonomie.

Il apparaît ici qu'une catégorisation plus naturelle devra se fonder sur des termes génétiquement équivalents, comme en offrent les complexes. Cette solution semble actuellement le mieux réalisée dans les systèmes américains avec leurs éléments compréhensifs (biome, formation) et leur terminologie différentielle (groupement climatique = *association*, groupement sérial = *associes*). Leur application universelle se heurte peut-être à la complexité de la végétation dans certaines régions, notamment en Europe centrale. Mais à côté, les systèmes artificiels, fondés sur des critères statiques et écologiques par exemple, garderont toujours une grande valeur didactique et pratique. En fait, le système de BRAUN-BLANQUET est actuellement le plus clair et le plus pratique que nous possédions de la végétation complexe en Europe. Il suffit de se rappeler que ce n'est pas le dernier mot des classifications biocénotiques.

Du reste, la classification n'est pas la seule méthode. Gams (1927), Gleason (in *Symposium*) et Meusel (1940) préconisent une méthode individualisante qui échappe mieux au formalisme systématique. Affaire de tempérament ! Chacun est unilatéral et fragmentaire, ce qui n'est préjudiciable que si on l'oublie.

Le système exposé dans les chapitres V et VI a été soumis à M. Herbert Franz (staatl. Forschungsanstalt Admont, Autriche), l'un des plus actifs chercheurs en biocénotique animale. Il m'a aimablement autorisé d'annoncer son adhésion à l'essentiel de ma terminologie; il s'est même déclaré prêt à changer la sienne: « Ich bin

nun aber bereit ihre Termini Biocönnotik und Tiergemeinschaft anzunehmen (à la place de « Soziologie » et « Tiergesellschaft »; lettre du 19 octobre 1946). L'accord porte encore sur les termes « Konnex », « Synusie », « Assoziation » et « Komplex ».

### LITTÉRATURE CITÉE

- AGRELL, I. 1941. Zur Oekologie der Collembolen. Untersuchungen in schwedisch Lappland. *Opusc. Ent.*, suppl. 3 (236 pp.).
- 1945. An objective method for characterization of animal and plant communities. *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.*, 15 (9), 15 pp.
- BACKLUND, H. O. 1945. Wrack Fauna of Sweden and Finland. *Opusc. Ent.*, suppl. 5 (236 pp.).
- BRAUN-BLANQUET, J. 1928. Pflanzensoziologie. *Biol. Studienbücher*, 7, Berlin. (Version française voir: REYNAUD-BEAUVERIE, M.-A. Le milieus et la vie en commun des plantes. *Encycl. biol.*, 14 (237 pp.).
- BRUNDIN, L. 1934. *Die Coleopteren des Torneträskgebietes*. Thèse, Lund.
- CUNÉNOT, L. 1936. L'espèce. *Encycl. sci.* (Biol. gén.), Paris.
- DAHL, F. 1921. *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie*. Jena (413 pp.).
- DÄNIKER, A. U. 1939. Die Pflanzengesellschaft, ihre Struktur und ihr Standort. *Ber. schweiz. bot. Ges.*, 49: 52-540.
- ELTON, C. 1927. *Animal Ecology*. London (207 pp.).
- FORSSLUND, K.-H. 1944. Studien über die Tierwelt des nordschwedischen Waldbodens. *Meddel. stat. Skogsförsöksanst.*, 34: 1-264 (suédois; rés. allem.: 265-280).
- FRANZ, H. 1943. Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. Ein Beitrag zur tiergeographischen und -soziologischen Erforschung der Alpen. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. math.-natw. Kl.*, 107: 1-552.
- GAMS, H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. *V. jahrschr. naturf. Ges. Zürich*, 63: 157-356.
- 1927. Von den Follatères zur Dent de Morcles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis. *Beitr. geobot. Landesaufn.*, 15 (760 pp.).
- GISIN, H. 1943. Oekologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. *Rev. suisse Zool.*, 50: 131-224.
- 1946 a. L'objet de la biocénnotique du point de vue de la zoologie. *C. R. Soc. phys., Hist. nat. Genève*, 63: 29-31.
- 1946 b. Les groupements animaux dans leurs rapports avec le milieu. *Ibid.*, 63: 45-46.
- 1947. Sur les Insectes Aptérygotes du Parc national suisse. Espèces et groupements euédaphiques. *Rés. rech. sci. Parc nat. suisse*. (N. F.) 2 (17): 71-87.
- GRASSÉ, P.-P. 1929. Etude écologique et biogéographique sur les orthoptères français. *Bull. biol. France-Belg.*, 63: 489-539.

- GRASSÉ. 1946. Sociétés animales et effet de groupe. *Exper.*, 2: 77-82.
- HAMMER, M. 1944. Studies on the Oribatids and Collemboles of Greenland. *Meddel. Grönland*, 141 (3), 210 pp.
- HUXLEY, J. S. 1942. *Evolution. The modern synthesis.* London.
- JEANNEL, R. 1942. *La genèse des faunes terrestres*, Paris (513 pp.).
- KÜHNELT, W. 1943. Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzen- gesellschaften. *Biologia gen.*, 17: 566-593.
- LAMEERE, A. 1915. Les sociétés animales. *Bull. Mus. hist. nat. Paris* (3).
- LINDBERG, H. 1944. Ökologisch-geographische Untersuchungen zur Insektenfauna der Felsentümpel an den Küsten Finnlands. *Acta zool. fenn.*, 41 (178 pp.).
- LÜDI, W. 1921. Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Sukzession. *Beitr. geobot. Landesaufn.*, 9 (350 pp.).
- MEUSEL, H. 1940. Die Grasheiden Mitteleuropas. Versuch einer vergleichend pflanzengeographischen Gliederung. *Bot. Archiv.*, 41: 357-519.
- 1943. Über die Grundlagen der Vegetationsgliederung. *Forsch. u. Fortschr.*, 19: 34-36.
- PALMGREN, P. 1928. Zur Synthese pflanzen- und tierökologischer Untersuchungen. *Acta zool. fenn.*, 6.
- PAULIAN, R. 1943. Formation et fluctuations quotidiennes d'une faunule ripicole. *Bull. Soc. ent. France*, 48: 169-172.
- PICARD, F. 1933. *Les phénomènes sociaux chez les animaux.* Coll. Colin, 158.
- PRENANT, M. 1934. Adaptation, Ecologie et Biocoenotique. *Actual. sci. industr.*, 103 (59 pp.).
- RABAUT, E. 1924. La biogéographie vue par un biologiste. *C. R. Soc. biogéogr.*, 1.
- 1929. Phénomène social et sociétés animales. *Bull. biol. France-Belg.*, 63: 377-398.
- RÉGNIER, R. 1925. Du rôle des Insectes dans la désorganisation d'un arbre. La faune entomologique des peupliers. *Act. Mus. Rouen* (2), 2 (127 pp.).
- SCHMID, E. 1922. Biocoenologie und Soziologie. *Naturw. Wochenschr.* (N. F.) 21.
- 1942. Über einige Grundbegriffe der Biocoenologie. *Ber. geobot. Forschungsinst. Rübel*, 1941:12-26.
- Symposium by several authors on Plant and Animal Communities. *Amer. midl. Nat.*, 21: 1-255.
- THORPE, W. H. 1945. The evolutionary significance of habitat selection. *J. anim. Ecol.*, 14: 67-70.
- TSCHULOK, S. 1910. *Das System der Biologie in Forschung und Lehre.* Jena (409 pp.).
- WOLTERECK, R. 1928. Über die Spezifität des Lebensraumes, der Nahrung und der Körperperformen bei pelagischen Cladoceren und über « ökologische Gestalt-Systeme ». *Biol. Centralbl.*, 48.

