

Essai d'application de quelques indices et modèles de distributions d'abondances à trois peuplements de fourmis terrioles

Henri Cagniant

Lotissement St. Sernin. Vielle Toulouse par Castanet. 31320 France.

Key words: abundance distribution models, ants populations, Banyuls sur mer, diversity.

Abstract. *Application of some diversity indexes and abundance distribution models to three ground ant populations.* Several ecological indexes and some abundance distribution models have been applied to three ground-dwelling ant populations from the area of Banyuls sur mer (eastern Pyrenees, France). Data are well fitted with Motomura's, and Preston's theoretical distributions in a climax forest and in a paraclimax grassland respectively; the sample from a cork oak scrub did not accurately follow Motomura's, Preston's or Mac Arthur's models. More or less close fittings with Mandelbrot's model have been found for the three ant communities.

Résumé. Divers indices d'intérêt écologique et quelques modèles de distributions d'abondances ont été appliqués à trois peuplements de fourmis terrioles des Albères orientales (France). On a obtenu une bonne vérification du modèle de Motomura en forêt de La Massane et de celui de Preston en pelouse à Brachypodes au Col de Sérís; le peuplement du maquis à Chênes lièges près de Banyuls ne s'accorde correctement ni à ces modèles ni à celui de Mac Arthur. On a obtenu des ajustements plus ou moins étroits des trois échantillonnages avec le modèle de Mandelbrot.

Introduction

Le but de cet essai est de rechercher à partir de relevés effectués dans trois biotopes de la région de Banyuls sur mer (Albères orientales, Pyrénées orientales, France), les enseignements que l'on peut attendre de certains indices et modèles de distribution lorsque l'on tente de les appliquer aux peuplements de fourmis. En effet, malgré les nombreuses études à caractère biocénétique auxquels ces insectes ont donné matière et si l'on excepte Inagaki & Lenoir (1974), peu d'auteurs ont publié de telles applications ou alors, sans guère s'interroger sur la validité de l'utilisation et la signification des valeurs obtenues.

Les indices et modèles cherchent à décrire la structure de la communauté. Ils évaluent le rapport nombre d'espèces/nombre d'individus; ils cherchent à voir si les abondances des espèces en présence décroissent très vite avec des effectifs très inégaux entre les formes les plus abondantes et celles plus rares

ou si, au contraire, les abondances décroissent lentement, avec des fréquences peu différentes d'un taxon à l'autre. Dans le premier cas, on admet que le milieu est spécialisé, extrême ou dégradé et le peuplement «déséquilibré» ou instable; dans le second, le peuplement est considéré comme équilibré ou harmonieux, dans un milieu proche d'un état climax.

La diversité est d'autant plus forte que la richesse en espèces est élevée; elle traduit la stabilité (dans l'espace et/ou le temps) du milieu; un milieu stable étant complexe, contient un grand nombre de niches écologiques potentielles. L'équitabilité peut être définie comme le rapport diversité observée/diversité théorique maximale; elle est d'autant plus faible que la structure de dominance est forte et que la diversité est elle-même faible.

Pour plus de détails sur les formulations et la théorie des indices et modèles utilisés ci-après, on consultera Amanieu et al. (1981), Bonnet (1964), Cancela da Fonseca (1969a, b), Daget (1976), Lam Hoai et al. (1983, 1984). A la suite de Bonnet (1964) chez les Thécamoebiens des sols, Cagniant (1973) a reconnu l'intérêt du rapport s/a (variance des pourcentages des abondances/diversité de Fisher, Corbet et Williams) pour exprimer le caractère plus ou moins extrême d'un milieu en fonction de son peuplement. Les indices de Simpson et de Simpson et Horn rendent compte de la structure des peuplements; ils sont complémentaires à celui de Fisher et al. (Angelier et al. 1983).

Les modèles de Motomura et de Preston sont devenus classiques en écologie (Daget 1976). Lair et al. (1985) suivant Frontier (1977), soulignent pour leur part l'intérêt du modèle de Mandelbrot (ou plus exactement de Zipf et Mandelbrot, Lauga, com. person.) et en particulier du paramètre Gamma pour décrire la «gestion» des communautés dulçaquicoles; en accord avec ces auteurs, la distance de Hellinger (d.H) est retenue comme mesure de proximité entre les distributions calculées d'après un modèle et celles observées dans le relevé.

Peuplements étudiés et modèles appliqués

La méthodologie suivie pour l'établissement des relevés (par carrés de 10×10 m), a été exposée par ailleurs (Sommer & Cagniant, à paraître). On a volontairement retenu ici des relevés aboutissant à des *nombreux totaux de nids* à peu près équivalents; ceci implique le biais incontournable de *surfaces prospectées* différentes, étant donné les variations de densité des nids par unité des surfaces, d'un milieu à l'autre.

La myrmécofaune des trois biotopes présentés peut être considérée comme correctement inventoriée; de multiples prélèvements ultérieurs n'ont pas révélé d'espèces supplémentaires mais au contraire une tendance à la diminution de la diversité par suite de l'accentuation de la dégradation générale de toute la région (incendies, tourisme et urbanisation excessifs...).

Par contre, une incertitude demeure à propos du décompte des colonies, du moins pour certaines espèces (Sommer & Cagniant, à paraître); des

travaux comme ceux de Traniello & Levings (1986) sur *Lasius neoniger* aux USA, montrent que des distributions spatiales peuvent devenir très complexes.

Chênaie climacique

Relevé dans la forêt climacique de Chênes sessiles-Chênes pubescents passant à la Hêtraie de La Massane. Etage montagnard. Juin 1969, 1971 et 1972. Surface prospectée: $16 \times 100 \text{ m}^2$.

Altitude 530 à 620 m; exposition NE à E; pente 10-20% Formation à ligneux hauts, ligneux hauts et herbacés; % d'ombrage = 75-85; sol brun ocreux ou brun acide avec 14 à 20% d'eau; 60 à 80 pierres moyennes ou grosses par 100 m^2 .

Myrmécofaune euroméditerranéenne avec fort contingent d'holarctiques et d'euroasiatiques; nombre de nids pour chaque espèce (terricoles au sens large):

| | |
|---|----|
| <i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latr.) | 46 |
| <i>Myrmica scabrinodis</i> Nyl. | 33 |
| <i>Leptothorax</i> (Myrafont) <i>nylanderi</i> (Först.) | 22 |
| <i>Lasius niger</i> (L.) | 17 |
| <i>Lasius emarginatus</i> (Ol.) | 12 |
| <i>Lasius brunneus</i> (Latr.) | 9 |
| <i>Formica gagates</i> (Latr.) | 6 |
| <i>Formica cunicularia pyreneae</i> Bond. | 5 |
| <i>Lasius alienus</i> (Först.) | 3 |
| <i>Leptothorax</i> (Myrafont) <i>lichtensteini</i> Bond. | 2 |
| <i>Ponera coarctata</i> (Latr.) | 2 |
| <i>Leptothorax</i> (Myrafont) <i>unifasciatus</i> (Latr.) | 1 |
| <i>Stenamma westwoodi</i> Auct. | 1 |

En plus de cette myrmécocénose terricole, il convient de signaler plusieurs espèces arboricoles non prises en compte dans les calculs qui vont suivre; par ordre d'abondance:

Acrocoelia scutellaris (Ol.); *Lasius fuliginosus*, (Latr.); *Camponotus lateralis* (Ol.); *Camponotus fallax* (Nyl.); *Colobopsis truncatus* (Spin.).

Nombre de nids terriques Q = 159; richesse spécifique S = 13

Densité des nids/100 m^2 D = 9.9; % d'occupation des pierres P = 16.2

Diversité a de Fisher et al. = 3.350 d'où l'indice de sévérité du milieu s/a = 2.621.

Indice de dominance de Simpson = 0.836; équitabilité E de Simpson et Horn = 0.454.

Indice de Shannon H = 2.938 soit 79.4% de la diversité maximale (équitabilité e).

Coefficient m de Motomura = 0.720; coefficient de corrélation $r = -0.997$ dont la limite de confiance inférieure est $r_i = -0.988$; d.H. avec le modèle = 0.024.

Ajustement au modèle de Mac Arthur; d.H. = 0.123. La diversité H obtenue ici représente 92% de celle d'une communauté de 13 espèces en équilibre suivant le modèle («diversité relative» selon Lloyd & Guerladi 1964). Une communauté en équilibre d'après le modèle avec $S' = 11$ espèces aurait une diversité de 2.970; avec 10 espèces, 2.842; en retenant donc le premier plus proche du H trouvé ici, on obtient «l'équitabilité au modèle» $S'/S = 0.846$.

Ajustement au modèle de Preston; d.H. = 0.070; écart-type exprimé en log de base 2 = 2.143 (valeur de l'écart-type pour une distribution canonique ayant même nombre d'espèces = 2.60); constante de milieu $m' = 0.218$.

Ajustement au modèle de Mandelbrot; d.H. = 0.148; gamma = 1.436; bêta = 1.290. Diagramme régulier.

Pelouse à Brachypodes

Relevé sur la pelouse à Brachypodes rameux et Asphodèles cérasifères; crête exposée aux vents du Col du Sérès; étage euméditerranéen. Mai 1969 et 1971.

Altitude: 260 m; exposition SE; pente 0 - 20 %. Formation d'herbacés continue; lithosol pauvre en eau (6 à 14 % selon la proximité des averses); près de 200 pierres de toutes tailles par 100 m².

Mymécofaune essentiellement méditerranéenne:

| | |
|---|----|
| <i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latr.) | 43 |
| <i>Acrocoelia auberti</i> (Em.) | 24 |
| <i>Lasius myops</i> For. | 19 |
| <i>Tapinoma erraticum</i> (Latr.) | 16 |
| <i>Tetramorium semilaeve</i> André | 13 |
| <i>Orthocrema sordidula</i> (Nyl.) | 10 |
| <i>Leptothorax</i> (Myrasant) <i>racovitzai</i> Bond. | 9 |
| <i>Diplorhoptrum banyulensis</i> Bernard | 7 |
| <i>Leptothorax</i> (Myrasant) <i>niger</i> For. | 6 |
| <i>Pheidole pallidula</i> (Nyl.) | 5 |
| <i>Camponotus aethiops</i> (Latr.) | 4 |
| <i>Tetramorium caepitum</i> (L.) | 4 |
| <i>Aphaenogaster pallida dulcinea</i> Sants. | 3 |
| <i>Messor capitatus</i> (Latr.) | 2 |
| <i>Messor sanctus bouvieri</i> Bond. | 2 |
| <i>Camponotus piceus</i> (Leach) | 2 |
| <i>Camponotus cruentatus</i> (Latr.) | 1 |
| <i>Camponotus pilicornis lichtensteini</i> Bond. | 1 |
| <i>Lasius niger</i> (L.) | 1 |
| <i>Leptanilla revelieri</i> Em. | 1 |

Cette liste doit être complétée par un parasite social: *Plagiolepis xene* Stårcke dans trois sociétés de *P. pygmaea* et par un esclavagiste: *Chalepoxenus kutteri* Cagniant trouvé avec on ital. *Leptothorax niger*.

Q = 173; S = 20; D = 34.6; P. = 25.5 %.

Diversité de Fisher et al. = 5.847; s/a = 1.030.

Dominance de Simpson = 0.856; équitabilité E = 0.420.

Indice de Shannon = 3.553; e = 0.822.

Modèle de Motomura; m = 0.824; r = -0.991; ri = -0.976; d.H. = 0.089.

Ajustement au modèle de Mac Arthur; d.H. = 0.117. Diversité relative = -0.94. Un modèle à 17 espèces aurait une diversité de 3.561, d'où S'/S = 0.850.

Ajustement au modèle de Preston; d.H. = 0.046; ec = 1.840 (canonique = -2.85); m' = 0.295.

Modèle de Mandelbrot; gamma = 1.482; bêta = 1.410; d.H. = 0.091.

Diagramme presque régulier; l'espèce la plus abondante (*P. pygmaea*) pourrait être sur évaluée.

Maquis arboré

Relevé en maquis arboré de Chênes lièges et Cistes, Bruyère arborescente, Calycotome et Ajonc sur anciennes vignes à La Salette. Etage euméditerranéen.

Altitude: 160 m; exposition ENE; pente générale 30 % mais terrasses donnant une série de replats. Formation à ligneux hauts, ligneux bas et quelques herbacés; % d'ombrage: 40 - 60. Sol brun méditerranéen érodé; 8 à 15 % d'eau; 40 à 50 pierres moyennes ou grosses par 100 m².

Mymécofaune euroméditerranéenne avec nombreuses espèces méditerranéennes strictes et quelques euroasiatiques:

| | |
|--|----|
| <i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latr.) | 69 |
| <i>Pheidole pallidula</i> (Nyl.) | 19 |
| <i>Aphaenogaster senilis occidua</i> Sants. | 13 |
| <i>Lasius alienus</i> (Först.) | 11 |
| <i>Formica gerardi</i> Bond. | 10 |
| <i>Lasius niger</i> (L.) | 9 |
| <i>Diplorhoptrum banyulensis</i> Bernard | 8 |
| <i>Camponotus cruentatus</i> (Latr.) | 7 |
| <i>Camponotus pilicornis lichtensteini</i> Bond. | 6 |
| <i>Tetramorium semilaeve</i> André | 8 |
| <i>Leptothorax</i> (Myrafant) <i>lichtensteini</i> Bond. | 5 |
| <i>Orthocrema sordidula</i> (Nyl.) | 4 |
| <i>Leptothorax</i> (Temnothorax) <i>recedens</i> (Nyl.) | 4 |
| <i>Acrocoelia auberti</i> (Em.) | 3 |
| <i>Camponotus piceus</i> (Leach) | 3 |

| | |
|---|---|
| <i>Lasius brunneus</i> (Latr.) | 2 |
| <i>Camponotus aethiops</i> (Latr.) | 1 |
| <i>Leptothorax</i> (Myrafont) <i>racovitzae</i> Bond. | 1 |

Arboricoles plus ou moins fréquents selon l'état des arbres: *Acrocoelia scutellaris* (Ol.), commun; *Leptothorax* (Myrafont) *angustulus* (Nyl.) et *L. (M.) rabaudi* Bond.; *Colobopsis truncatus* (Spin.), *Camponotus lateralis* (Ol.), *C. fallax* (Nyl.).

$$Q = 180; S = 18; D = 25.6; P. = 24 \%$$

Diversité α de Fisher et al. = 4.979; $s/a = 1.722$.

Dominance de Simpson = 0.854; équitabilité $E = 0.308$.

Indice de Shannon = 3.270; $e = 0.784$.

Modèle de Motomura; $m = 0.834$; $r = -0.949$; $r_i = -0.864$; d.H. = 0.251.

Ajustement au modèle de Mac Arthur; d.H. = 0.220. Diversité relative = 0.898. Un modèle ayant 14 espèces aurait une diversité de 3.296, d'où $S'/S = 0.778$.

Ajustement au modèle de Preston; d.H. = 0.188; $ec = 1.624$ (canonique = 2.79); $m' = 0.379$.

Modèle de Mandelbrot; $\gamma = 1.861$; $\beta = 0.706$; d.H. = 0.200.

Diagramme irrégulier.

Remarques et conclusions

Tous les indices concordent pour classer les relevés par ordre de diversité croissante dans le sens forêt-maquis-pelouse; autrement dit, pour la myrmécofaune terricole, la diversité maximale se rencontre dans la formation la plus ouverte. Prodon et al. (1984) comparant des relevés floristiques dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées orientales aboutissent au même constat: la richesse spécifique à l'unité de surface croît avec l'ouverture de la formation.

La diversité α de Fisher et al. n'est pas indépendante de la taille du prélèvement (c'est pourquoi nous avons recherché des échantillonnages en nombre de nids à peu près équivalents). Les indices dérivés de la théorie de l'information apparaissent ici peu sensibles aux espèces rares. Dans la pelouse, par exemple, la non-découverte de *L. revelieri* (fourmi souterraine migratrice dont la mise à jour est aléatoire) aurait restreint la richesse spécifique de 5 %; la diversité de Shannon en aurait été affectée de -0.8 % tandis que celle de Fisher aurait diminué de 6.6 % et l'équitabilité de Simpson-Horn augmenté de 4.1 %. L'indice de dominance de Simpson présente l'inconvénient d'être assez inerte; entre la pelouse et le maquis, il ne varie que de 7 %; mais c'est aussi le plus insensible aux espèces rares (-0.01 % dans l'exemple ci-dessus).

Le rapport s/a décrit la forêt de La Massane comme le milieu le plus «extrême» pour les fourmis terricoles. La diversité y est faible mais l'équitabilité

élevée, avec un petit nombre d'espèces dominantes et sans doute bien adaptées au milieu. La dominance de Simpson est proche de 0.85 et E voisin de 0.5; l'équitabilité e atteint presque 80 %, approchant celle du modèle de Mac Arthur à 92 %. La constante m est la plus basse des 3 exemples, en relation avec une certaine régularité des effectifs.

La distribution des abondances, toujours dans cette forêt de La Massane, s'adapte très bien au modèle de Motomura, avec un seuil inférieur du coefficient de régression entre le log. du nombre de nids et le rang des espèces proche de 0.99; la distance de Hellinger entre les fréquences observées et celles prévues par le calcul est la plus basse des trois exemples. On admet généralement que ce modèle caractérise les communautés présentant peu d'espèces, soit de type pionnier, soit voisines de l'équilibre, où la compétition est vive mais simple, dans un environnement de caractère «contraignant» (Inagaki 1967, Inagaki & Lenoir 1974 Lair, 1983). Le second cas serait vérifié ici, avec une compétition s'exerçant par exemple au niveau des emplacements de nidification; on sait en effet le rôle important que jouent les pierres en tant qu'abris potentiels, dans la richesse des myrmécocénoses (Sommer & Cagniant, à paraître).

Selon Frontier (1977), un diagramme rang-fréquence de Mandelbrot régulier (comme celui de la Fig. 1a) traduirait un système évolué (stade 3); or La Massane est considérée comme une formation climacique (Baudière 1974). Le paramètre gamma est proche de sa valeur optimum 1, indiquant une «bonne gestion» des ressources entre les espèces. Bêta est assez élevé (optimum 0); il faudrait y voir une relative équifréquence des formes les plus communes (Angelier et al. 1985), comme c'est ici le cas.

On se trouverait ainsi en présence d'un peuplement de type «forêt profonde» (Blondel 1986), où la fécondité est faible et la croissance lente; l'abondance des *Leptothorax*, d'*A. subterranea* et *Myrmica*, l'absence des espèces les plus grosses comme des plus minuscules sembleraient le confirmer.

Les indices évaluent la pelouse à Brachypodes rameux du Sérès comme un milieu favorable (indice de sévérité faible) supportant une faune équilibrée; les petites espèces sont abondamment représentées, les grosses (*Camponotus*, *Messor*) restant rares. la diversité et l'équitabilité au modèle de Mac Arthur sont ici les plus fortes des trois relevés. C'est avec le modèle log-normal de Preston que la d.H. est la plus basse. Celui-ci trouverait sa vérification dans les communautés d'êtres vivants en compétition diffuse, où les abondances sont moyennes, avec peu d'espèces rares ou très dominantes et présentant des modes de vie comparables sous la dépendance des mêmes facteurs écologiques (Daget et al. 1972). Ces assertions peuvent être retrouvées avec la myrmécofaune du Sérès, composée de fourmis de lieux découverts, peu exigeantes en humidité (*A. auberti*, *L. myops*, *T. erraticum*, *T. semilaeve*, divers *Messor*) ou supportant bien l'ensoleillement (*P. pygmaea*, divers *Camponotus*).

Le diagramme de Mandelbrot (Fig. 1b) indiquerait un état proche de la maturité, ce qui viendrait en contradiction avec l'opinion classique qui consi-

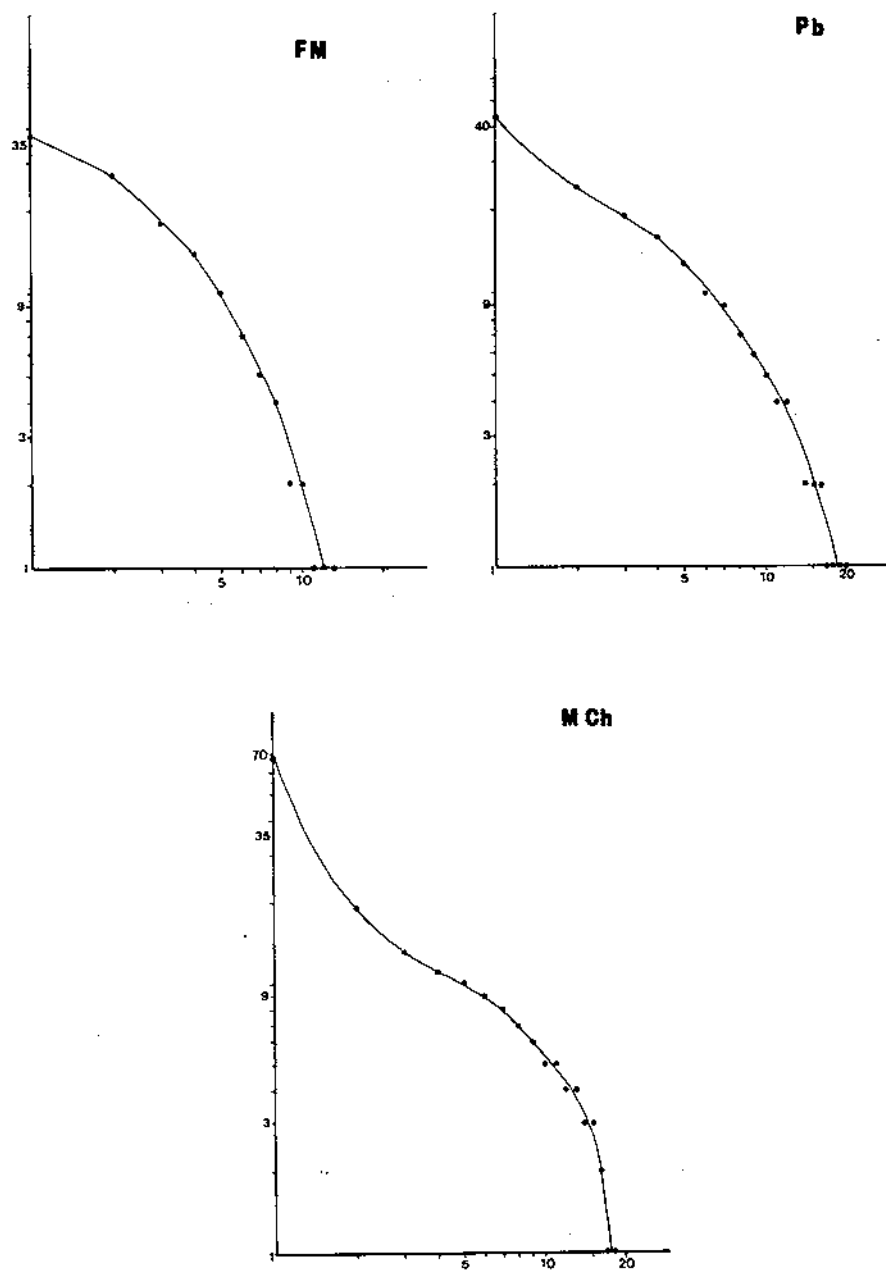


Figure 1. Diagramme rang-fréquence de Mandelbrot pour trois peuplements de fourmis: a) Forêt de la Massane. b) Pelouse à Brachypodes du Sérís. c) Maquis à Chêne-liège de La Salette.

dère les pelouses méditerranéennes à Brachypodes comme un stade initial de la succession (Amandier 1973). il semble qu'il en aille tout autrement pour ces formations de crêtes ventées où la forêt ne peut s'installer, bien que l'influence d'un pâturage très ancien ne soit pas à négliger; elles correspondent sans doute à un état stable, «paraclimacique». la présence de parasites (*P. xene*) et de *Chalepoxenus* donc l'existence de relations interspécifiques complexes, sont un argument supplémentaire en faveur du caractère évolué de la communauté.

Le peuplement du maquis de Chênes lièges de La Salette ne s'adapte vraiment à aucun modèle; toutes les d.H. sont voisines ou supérieures à 0.2. La sévérité du milieu n'est pas excessive, la diversité assez élevée mais la communauté est déséquilibrée (m'élévée). Ces qualificatifs expriment bien le caractère hétérogène et sans doute instable de la myrmécofaune, comme il en est de la flore. On rencontre là un mélange de fourmis de lieux découverts et de subforêtiers comme *A. senilis occidua*, *F. gerardi*, *C. pilicornis lichtensteini*... Le diagramme (Fig. 1c) correspond à un state 1 de Frontier (gamma élevé, bêta faible), avec comme espèces principales des formes envahissantes, à haute fécondité: *P. pallidula*, *P. pygmaea*, certains *Lasius*... On trouve en abondance aussi bien des formes de grande taille que des petites.

Au vu des exemples ci-dessus, les peuplements de fourmis terricoles semblent donc se hiérarchiser d'une manière assez conforme aux modèles et indices utilisés en écologie quantitative. Peut-on en conclure à la possibilité d'utiliser ceux-ci pour décrire les myrmécocénoses? Cela appelle plusieurs remarques.

Les formes arboricoles, parfois abondantes, n'ont pu être prises en considération, dans l'ignorance où nous sommes de les recenser convenablement (Cagniant 1973). On peut éviter le problème en les considérant comme participant à une communauté différente, bien que la ségrégation soit loin d'être totale; beaucoup de fourmis nichant à terre grimpent sur les arbres. Il est évident que la diversité aurait été considérablement augmentée à La Massane si l'on avait inclu les arboricoles. Les parasites et esclavagistes n'ont pas été pris en compte, ces fourmis ne constituant pas de «nid» par elles-mêmes; cette position est discutable car elles participent cependant à la biocénose.

La «condition d'homogénéité» des taxons (Daget 1976), impliquant un mode de vie similaire et des interrelations simples (par ex. peu de prédation), paraît en première approximation réalisée avec les myrmécocénoses terricoles, du moins dans nos régions; il en aurait été tout différemment en milieu tropical (Lévieux 1983).

En considérant des sociétés d'insectes, on introduit un artéfact important: les unités statistiques considérées ne sont plus des individus mais des «nids» (supposés correctement dénombrés); ceci implique non seulement des écarts de taille des espèces mais aussi des différences dans l'importance numérique des populations. Celles ci peuvent varier pour la même espèce selon l'âge de la colonie: deux nids de *Plagiolepis* peuvent abriter un nombre de fourmis très

différent (Passera 1969); ce sont en outre les espèces les plus grosses qui réalisent les sociétés les plus peuplées (la biomasse d'une colonie de *C. cruentatus* représente des centaines de fois celle d'un *Leptothorax*). Une juste expression de la diversité nécessiterait l'expression des données en biomasses (Pielou 1966, Daget 1976). Inagaki & Lenoir (1974) ont présenté des arguments minimisant la portée de ces critiques.

Dans une répartition supposée équitable, cette disproportion favoriserait donc davantage la multiplication des petites espèces à petites sociétés tandis que les grosses à colonies peuplées deviendraient encore plus rares. En d'autres termes, le peuplement tendrait plus facilement vers une distribution de type exponentiel; il n'est donc pas surprenant de retrouver un modèle de Motomura avec un peuplement de fourmis à peu près équilibré, comme cela semble le cas au Sérís ou à La Massane.

La validité du modèle de Preston (bien vérifié au Sérís et à La Massane) peut aussi soulever des objections: il semble que toutes les communautés tendent vers ce type de répartition (distribution au hasard autour de la moyenne) pourvu qu'elles soient assez vastes (Amanieu et al. 1981). Avec trois paramètres, ce modèle s'ajuste d'autant plus facilement, que les espèces sont peu nombreuses (comme dans le cas du relevé de La Massane).

Le modèle arithmétique de Mac Arthur ne s'est jamais révélé le meilleur pour les exemples présentés (d.H. nulle part inférieure à 0.1); cela ne doit pas surprendre quand on sait que les bases théoriques en sont très strictes; il correspondrait surtout aux «guildes» stables et homogènes, avec peu d'espèces. Les peuplements de La Massane et du Sérís où l'équitabilité est élevée en fourmissent cependant une assez bonne approche.

Une fourmilière constitue une parfaite «unité fonctionnelle», individualisée par son action et sa stratégie au sein de l'écosystème. Les fourmis vérifient peut être (c'est une hypothèse que nous présentons) d'autant mieux les modèles structuraux que leurs peuplements, composés de colonies permanentes dans le temps, sont mieux hiérarchisés et plus stables que ceux des êtres isolés; ils tendent en effet à s'organiser non seulement au niveaux du partage des ressources mais aussi du partage de l'espace par le jeu des comportements inter et intra spécifiques: territorialité, compétition pour les emplacements favorables à la nidification (Levings & Traniello 1981).

En conclusion, et avec les restrictions émises plus haut, il semble que certains indices et modèles de distributions d'abondances pourraient retenir l'attention des myrmécologues cherchant à décrire les structures des peuplements de fourmis. L'indice de sévérité du milieu et l'équitabilité tirée de l'indice de Shannon paraissent intéressants. Selon les milieux, on s'est approché d'une distribution de type Motomura ou de Preston. Les ajustements au modèle de Mandelbrot n'ont jamais été très fins tout en restant assez proches; les valeurs de d.H. (ne dépassant pas 0.2) sont du même ordre, voire plus faibles par rapport au modèle théorique que celles obtenues pour d'autres groupements ani-

maux; les diagrammes paraissent traduire assez correctement l'état des milieux étudiés. De nouvelles études seront nécessaires pour vérifier ce premier essai d'application basé sur seulement trois relevés.

Remerciements

Ils vont à mes collègues L. Bonnet et J. Lauga pour leur aide dans la mise au point du programme «Relev» de calcul des indices et modèles présentés ici. Il peut être utilisé sur demande.

Bibliographie

- Amandier, L. 1973. Bases phyto-écologiques pour l'aménagement du paysage du Massif des Albères (P. O.). D.D.A.P.O., éditions de Catalogne. Perpignan.
- Amanieu, M., González, P.I. & Guelorget, O. 1981. Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. Application à des communautés animales en écologie benthique. *Acta Oecologica. OEcol. Gener.* 2:265-286.
- Angelier, E., Angelier, M.L. & Lauga, J. 1985. Recherches sur l'écologie des Hydriacariens (H.A.) dans les eaux courantes. *Annls Limnol.* 21:25-64.
- Baudière A. 1974. Contribution à l'étude structurale des forêts des Pyrénées orientales: Hêtraies et Chênaies acidiphiles. *Colloques phytosociologiques III. Les forêts acidiphiles.* 44 pp.
- Blondel, J. 1986. Biogéographie évolutive. Masson. Paris.
- Bonnet L. 1964. Le peuplement thécamoebien des sols. *Revue Ecol. Biol. Sol.* 1:123-408.
- Cagniant H. 1973. Les peuplements de fourmis des forêts algériennes: écologie, biocénétique, essai biologique. Thèse Etat. Université Paul Sabatier. Toulouse.
- Cancela da Fonseca, J.P. 1969a. L'outil statistique en biologie du sol. V. Indices de diversité spécifique. *Revue Ecol. Biol. Sol* 6:1-30.
- Cancela da Fonseca, J.P. 1969b. L'outil statistique en biologie du sol. VI. Théorie de l'information et diversité spécifique. *Revue Ecol. Biol. Sol* 6:533-555.
- Daget J. 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson. Paris.
- Daget, J., Lecordier C. & Levêque C. 1972. Notion de nomocénose: ses applications en écologie *Bull. Soc. Ecol.* 3:448-462.
- Frontier S. 1977. Réflexion pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.* 8:445-464.
- Inagaki, H. 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie quantitative. *Vie Milieu, ser. B*, 18:153-166.
- Inagaki, H. & Lenoir, A. 1974. Une étude d'écologie évolutive: Application de la loi de Motomura aux fourmis. *Bull. Ecol.* 5:207-219.
- Lair, N. 1983. Abundance distribution models. Application to zooplakton communities. I. Organization of the Lake Pavin community. *Annls Sta. Biol. Besse en Chandesse* 17:23-43.
- Lair N., Amanieu M., Lam Hoai, T. Lasserre, G. 1985. Application des modèles de distribution d'abondance aux communautés zooplanctoniques. II. Structure du peuplement d'un lac subantarctique. *Vie Milieu* 35:69-78.
- Lam Hoai, T., Amanieu, M. & Lassere, G. 1983. Une procédure intégrée pour l'étude des distributions d'abondance en écologie. *Annls Sta. Biol. Besse en Chandesse* 17:1-22.

- Lam Hoai T., Amanieu, M. & Lassere, G. 1984. Note sur l'ajustement du modèle de Mandelbrot par la méthode des moindres carrés non linéaires. *Acta OEcologica. Oecol. Gener.* 5:159-167.
- Lévieux J. 1983. The soil fauna of tropical savannas. IV. The ants. *Tropical Savannas*. F. Bourlière Elsevier Scientific. Amsterdam. pp. 525-540.
- Levings, S.C. & Traniello, J.F.A. 1981. Territoriality, nest dispersion and community structure in ants. *Psyche* 88:265-319.
- Lloyd M. & Ghelardi, R.J. 1964. A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. Anim. Ecol.* 33:217-226.
- Passera L. 1969. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* (Latr.) et ses deux parasites sociaux *Plagiolepis grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis xene* Stårcke (H.F.). *Annls Sci. nat. Zool.* 11:327-342.
- Pielou E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13:131-144.
- Prodon R., Fons R. & Peter A.M. 1984. L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les micromammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées Orientales: Premiers résultats. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 39:129-158.
- Sommer F. & Cagniant H. (à paraître). Les peuplements de fourmis des Albères orientales (Pyrénées Orientales, France). *Vie Milieu*.
- Traniello, J.F.A. & Levings S.C. 1986. Intra and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia (Berlin)* 69:413-419.

Manuscrit reçu le janvier 1987.