

RECHERCHES ECOLOGIQUES
DANS LA SAVANE DE LAMTO (COTE D'IVOIRE) :
COMPARAISON DE PLUSIEURS INDICES DE DIVERSITE
DANS L'ETUDE D'UN PEUPEMENT DE MANTES

par Y. GILLON et J. PERNES

*Laboratoires d'Entomologie Agricole et de Génétique,
ORSTOM, Adiopodoumé **

Une des principales caractéristiques d'un peuplement pluri-spécifique est le nombre d'espèces qu'il renferme. Elle n'est pas, à elle seule, suffisante pour comparer deux communautés ; les écologistes recherchent donc des indices qui puissent rendre compte aussi fidèlement que possible des interactions des espèces entre elles et avec leur milieu.

Ceux-ci ont été construits pour décrire des structures de communautés complexes et de ce fait leur interprétation est parfois ambiguë. Désignés tous par le terme générique *d'indices de diversité* ils expriment cependant des caractéristiques différentes et nous attendons de leur utilisation simultanée quelque éclaircissement sur leur similitude éventuelle ou leur complémentarité. Comme ils sont souvent construits à partir de distributions théoriques il faut en chercher *à posteriori* la signification biologique source d'hypothèses à éprouver.

L'étude quantitative du peuplement entomologique d'une savane de Côte d'Ivoire nous a conduit à analyser, dans leur ensemble, les principaux groupes d'insectes vivant au sein de la strate herbacée (Gillon Y. et D., 1967 b). Celui des Mantes, dont les espèces ont été inventoriées par ailleurs (Gillon Y. et Roy R., 1968), fournira l'échantillon biologique à partir duquel nous entendons comparer et apprécier différents indices de diversité. Ce sont des insectes d'assez grande taille qui sont bien capturés par la méthode des carrés de ramassage tels qu'ils sont analysés par Gillon Y. et D. (1967 a). Ce sont exclusivement des prédateurs

* Boîte Postale 20, Abidjan, Côte d'Ivoire.

d'Arthropodes. L'étude est ici limitée aux adultes, les jeunes de quelques espèces très voisines étant indistinguables.

INDICES UTILISÉS

Il a été souvent remarqué que le nombre d'espèces (S) augmentait avec le logarithme du nombre d'individus (N) d'un échantillon.

La formule $d = \frac{S - 1}{\log N}$ a été proposée pour exprimer l'augmentation de la richesse spécifique avec celle de l'effectif (Whittaker, 1965).

R.A. Fisher (1943) a extrait d'une analyse théorique de la fréquence des espèces représentées par un nombre donné d'individus, un indice α « indépendant de la taille de l'échantillon et proportionnel au nombre d'espèces du groupe considéré », mais dépendant bien entendu de la technique de récolte. α est solution de l'équation :

$$S = \alpha \operatorname{Log} \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

où S et N ont la même signification que précédemment.

Une caractéristique essentielle de la distribution des individus parmi les espèces est son entropie (ou quantité d'information). Celle-ci mesure la plus ou moins grande uniformité de la répartition, la valeur maximum étant atteinte quand toutes les espèces ont le même effectif.

Si nous appelons N_i l'effectif de l'espèce i et S le nombre d'espèces, l'entropie de l'échantillon est :

$$H = \frac{1}{N} (\log N! - \sum_{i=1}^S \log N_i !)$$

$$\text{où } N = \sum_{i=1}^S N_i$$

L'indice le plus souvent utilisé depuis Mac Arthur (1955) est :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$

où $p_i = \frac{N_i}{N}$ est l'estimation de la proportion théorique de chaque espèce. H' est à la fois une approximation de H et l'estimation

de l'entropie d'une distribution théorique d'où serait extrait l'échantillon (Pielou, 1965).

L'information contenue dans l'échantillon peut être comparée à celle de la distribution correspondant à l'entropie maximum (répartition uniforme), ce qu'exprime le rapport d'équipartition (evenness) $E = H/H_{\max}$ dans lequel :

$$H_{\max} = \frac{1}{N} (\log N! - (S-r) \log \frac{N}{S} - r \log [\frac{N}{S}] + 1!),$$

où $[\frac{N}{S}]$ est la partie entière de $\frac{N}{S}$ et r le reste ($= N - S [\frac{N}{S}]$)

(Pielou, 1965).

Lloyd & Ghelardi (1964) proposent comme distribution de référence celle qu'utilise Mac Arthur (1957), partition au hasard complète, sans recouvrement, d'un théorique espace de niche.

Le rapport d'équitabilité $e = \frac{S'}{S}$ exprime cette comparaison à l'aide de S' , le nombre d'espèces qui donnerait la même entropie pour un échantillon de même effectif où les fréquences des espèces sont celles du modèle proposé.

DONNÉES ET CALCUL DES INDICES

Les captures effectuées au long des années 1962 à 1966 groupées par sexe et selon un critère de maturité après le passage des feux de brousse ; SB désigne les milieux ayant brûlé depuis moins de 12 mois ; SNB ceux ayant brûlé depuis plus d'un an mais moins de trois ans. Ils sont étudiés séparément. Les relevés de l'année 1966, trop peu nombreux pour justifier une analyse isolée, sont incorporés dans les totaux SB, SNB, mâles et femelles.

La distinction des sexes est essentielle car leur comportement est très différent. Les mâles sont tous susceptibles de voler alors que la majorité des espèces ont des femelles aptères ou brachyp-
tères.

Une réaction différentielle est donc possible vis-à-vis des prédateurs et du feu. Le pourcentage de mâles est, dans l'ensemble, de 27 % en SB et 34 % en SNB. Les mâles et les femelles constituent des échantillons différents de la communauté.

Bien que les représentants adultes de la majorité des espèces se retrouvent en général tout au long de l'année, le regroupement annuel de tous les relevés introduit certainement une hétérogénéité. Celle-ci interdit de considérer les diversités étudiées comme représentatives de la communauté à chaque instant. C'est l'ensemble du peuplement d'une année qui est décrit dans le tableau I (1).

(1) Remarques : Dans les calculs, tous les log. sont de base 10. On calcule α et e à partir des tableaux de Fisher (1943) et Lloyd & Ghelardi (1964) respectivement.

TABLEAU I

Caractéristiques des échantillons et indices de diversité (voir texte pour la définition des notations).

			N	A	S	S'	d	r	α	H'	H	$E = \frac{E}{H \cdot H_m}$	$e = \frac{e}{S' / S}$
1962	SNB 4.575 m ²	♀	266	5,81	16	11,78	6,186	8,866	3,740	0,922	0,877	0,763	0,74
		♂	128	2,80	13	8,95	5,695	8,780	3,617	0,811	0,750	0,725	0,69
	SB 4.100 m ²	♀	148	3,61	15	15,36	6,451	9,447	4,170	1,030	0,957	0,874	1,02
		♂	54	1,32	10	12,37	5,195	8,949	3,595	0,941	0,828	0,942	1,24
1963	SNB 5.350 m ²	♀	168	3,86	19	13,27	8,089	10,889	5,507	0,970	0,900	0,758	0,70
		♂	84	1,93	12	11,27	5,716	9,096	3,831	0,904	0,817	0,836	0,94
	SB 3.625 m ²	♀	84	2,32	15	15,15	7,275	10,655	5,314	1,025	0,915	0,870	1,01
		♂	36	0,99	10	10,98	5,783	9,961	4,587	0,893	0,750	0,895	1,10
1964	SNB 2.100 m ²	♀	104	4,95	12	7,17	5,454	8,676	3,506	0,723	0,656	0,662	0,60
		♂	59	2,81	10	8,14	5,082	8,752	3,455	0,773	0,682	0,769	0,81
	SB 5.325 m ²	♀	201	3,77	16	11,82	6,513	9,336	4,086	0,923	0,868	0,764	0,74
		♂	67	1,26	10	11,10	4,929	8,488	3,256	0,898	0,804	0,896	1,11
1965	SNB 1.800 m ²	♀	94	5,22	11	9,02	5,068	8,363	3,231	0,814	0,745	0,781	0,82
		♂	54	3,00	12	11,68	6,350	10,104	4,783	0,918	0,798	0,852	0,97
	SB ₁ 2.275 m ²	♀	88	3,87	15	13,27	7,200	10,545	5,196	0,970	0,871	0,825	0,88
		♂	28	1,23	8	8,92	4,837	9,330	2,673	0,810	0,668	0,897	1,12
	SB ₂ 1.350 m ²	♀	51	3,78	11	11,87	5,856	9,660	4,311	0,925	0,803	0,888	1,08
		♂	19	1,41	6	6,92	3,910	8,991	3,020	0,709	0,567	0,913	1,12
Ensemble	SNB 13.125 m ²	♀	646	4,92	23	12,35	7,829	10,142	4,656	0,941	0,913	0,690	0,54
		♂	337	2,57	18	11,10	6,736	9,297	4,063	0,897	0,859	0,713	0,62
		ad.	983	7,49	25	12,17	8,020	10,192	4,669	0,935	0,915	0,671	0,49
	SB 17.725 m ²	♀	615	3,46	21	15,04	7,171	9,502	4,207	1,022	0,994	0,773	0,72
		♂	223	1,26	14	13,73	5,536	8,304	3,315	0,984	0,919	0,843	0,98
		ad.	838	4,73	22	15,05	7,184	9,407	4,139	1,022	0,999	0,761	0,68
Total des captures *	♀	1282	4,03	26	14,76	8,044	10,135	4,618	1,014	0,996	0,716	0,57	
	♂	575	1,81	20	13,44	6,885	9,240	4,025	0,975	0,947	0,749	0,67	
	ad.	1857	5,83	27	14,59	7,954	9,942	4,478	1,009	0,995	0,704	0,54	

* Au total des captures en SB et SNB on a ajouté les insectes provenant de milieux non brûlés depuis plus de trois ans et les récoltes de 1966.

α n'a la signification définie paragraphe 1 que si la distribution des nombres des espèces ayant N individus est correctement décrite par les séries logarithmiques. Ces dernières sont les limites des distribution binomiales négatives lorsque le paramètre k est nul. Les tests donnés par Fisher (1943) ne permettent pas de rejeter cette hypothèse (Tabl. II).

Ce tableau ne contient que des regroupements dont l'effectif est assez élevé pour donner une certaine sécurité aux conclusions.

TABLEAU II

Ecart types de $\Delta = ik$ qui testent l'hypothèse de $k = 0$ (cf. tab. 10 de Fisher, 1943).

	SNB			SB			ensemble		
	♀	♂	ad.	♀	♂	ad.	♀	♂	ad.
k	0,110	0,419	0,071	0,040	— 0,010	— 0,091	0,082	0,128	0,069
$\Delta = ik$	3,941	7,191	3,021	1,550	— 0,245	— 4,467	4,609	4,327	4,611
$\sqrt{v_i} = s(\Delta)$	5,980	4,145	6,513	6,194	4,924	6,991	7,494	5,810	8,181

COMPARAISON DES INDICES

Corrélations entre les indices. — La première démarche consiste à regrouper les différents indices suivant leur plus ou moins grande corrélation. Les coefficients de corrélation sont calculés à partir des 18 premières classes d'échantillons donnés dans le tableau I. Les seuils de signification correspondant aux 17 degrés de liberté sont 0,46 au niveau 5% et 0,58 au niveau 1 %.

De l'ensemble des corrélations, on extrait le groupe α , d, H, qui manifeste une grande homogénéité :

	d	H
α	0,91	0,67
d		0,79

En outre H et H', dont la corrélation est de 0,95 peuvent être considérés comme équivalents. En conséquence l'analyse portera uniquement sur H qui est la meilleure mesure de l'information des échantillons.

E et e sont également en très forte corrélation (0,99) l'indice E sera donc seul retenu. Il présente l'avantage d'être borné supérieurement par 1 alors que S' peut occasionnellement être

supérieur à S lorsque des distributions se trouvent être plus uniformes que celle du modèle de MacArthur (cf. Tableau I).

L'étude de E doit être indépendante de celle de α , d et H avec lesquels il ne présente aucune corrélation.

	α	d	H
E	-0,12	-0,25	+0,04

Etude du premier groupe d'indices α , d et H. — La signification des indices α , d et H peut être recherchée par comparaison avec les données brutes de l'échantillon : S et N.

Ils reflètent la richesse spécifique comme l'indiquent les coefficients de corrélation ci-dessous :

	α	d	H
S	0,70	0,90	0,81

Une qualité importante de ces indices, s'ils doivent permettre une bonne mesure de la richesse spécifique, est l'indépendance vis-à-vis de l'effectif, ce qui est testé par les corrélations suivantes :

	α	d	H
N	0,21	0,91	0,67

L'indépendance de α vis-à-vis de N montre qu'il exprime une caractéristique de la communauté et non seulement d'un échantillon particulier ; ce qui est conforme au modèle de Fisher.

Les différences d'effectifs observées entre milieux brûlés et non brûlés de la savane, aussi bien qu'entre sexes ne se traduisent pas par des variations très sensibles de α . Les intervalles de confiance de α se recoupent pour ces regroupements d'échantillons (Tableau III).

TABLEAU III

Variances et écarts types de α .

	α	V (α)	s (α)
adultes SB	4,139	0,152	0,390
adultes SNB	4,669	0,169	0,411
ensembles des femelles	4,618	0,109	0,329
ensembles des mâles	4,025	0,174	0,417

La corrélation entre H et N résulte de la formulation même de H, étape de calcul pour E.

La forte corrélation entre d et N est plus troublante et mérite d'être élucidée.

L'expression de définition $d = \frac{S - 1}{\log N}$ (1) conduit à analyser plus en détail la relation entre S et log N. Celle-ci est très forte, un modèle de régression linéaire semble acceptable. Le coefficient de corrélation est $\rho = 0,88$ et l'équation de régression de S en fonction de log N est : $S = 9,4 \log N - 5,5$ (2).

Si l'on remplace S de l'expression (1) par sa prédiction (2), on obtient :

$$d = 9,4 - \frac{6,5}{\log N}$$

L'augmentation de d avec N est ainsi clairement explicitée.

Le coefficient de régression de S en log N exprime le taux d'accroissement du nombre d'espèces en fonction du logarithme du nombre de captures. C'est une caractéristique du peuplement de Mantas qui peut s'exprimer sous la forme de l'indice :

$$r = \frac{S + 5,5}{\log N}$$

Analysons les relations de cet indice, que nous substituons à d, avec α , S et N.

	α	S	N
r	+ 0,90	+ 0,45	- 0,00

r est donc très semblable à α dont il a l'intéressante caractéristique d'indépendance vis-à-vis de N, et en corrélation avec S. Il peut être également considéré comme une expression de la richesse spécifique du peuplement.

Etude de l'indice d'équipartition E. — La corrélation négative entre E et S ($- 0,48$) montre que lorsque le milieu est riche en espèces, la distribution des individus tend à s'éloigner de l'équipartition. E pourrait alors refléter le degré de compétition au sein du peuplement, ou sa maturité.

On peut chercher une confirmation de cette hypothèse dans la confrontation de cet indice avec A, densité du peuplement mesurée par le rapport de l'effectif à la surface des relevés (nombre d'adultes par 100 m²). Le coefficient de corrélation entre A et E est $- 0,71$.

L'augmentation de la compétition avec l'abondance des individus pourrait expliquer la décroissance de E en fonction de A. Les espèces rares qui se maintiennent difficilement dans le milieu seront d'autant plus écrasées que la compétition est plus forte.

La comparaison des valeurs de E dans les milieux de savane brûlée et non brûlée montrerait que, pour les Mantes, la compétition est moins forte en milieu brûlé que non brûlé.

	SB	SNB
E	0,76	0,67
A	4,73	7,49

Le test de Wilcoxon (Siegel, 1956) met en évidence une différence hautement significative entre les mâles et les femelles récoltés chaque année, ce qui apparaît beaucoup moins nettement sur les valeurs globales des E (Tableau I).

Le résultat concorde avec l'abondance relative des mâles et des femelles. On peut imaginer que ceci reflète encore des situations de compétitions différentes. Notons que les oiseaux de proie capturent beaucoup plus de Mantes mâles que de femelles alors que celles-ci sont environ deux fois plus abondantes dans le milieu (Gillon & Roy, 1968).

Conclusions. — Cette étude du peuplement des Mantes adultes de la strate herbacée de la savane de Lamto en Côte d'Ivoire fait apparaître diverses caractéristiques des indices de diversité les plus communément employés.

L'indice α , solution de l'équation $S = \alpha \log \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right)$ où S est le nombre d'espèces et N le nombre d'individus, est insensible à la taille de l'échantillon et ne semble pas perturbé par les facteurs qui modifient la répartition des individus parmi les espèces. C'est une bonne expression de la richesse spécifique.

L'indice $d = \frac{S - 1}{\log N}$ n'a pas de valeur générale sous cette forme, le coefficient de régression r de S en fonction de $\log N$ est à calculer pour chaque peuplement ; sa détermination exige un échantillonnage fragmenté, ce qui limite l'étendue de son application. Sa parenté de signification avec le α de Fisher peut le rendre utile lorsque celui-ci est inapplicable.

L'indice $H = \frac{1}{N} (\log N! - \sum_{i=1}^S \log N_i!)$ doit être rapporté

à une distribution de référence, il n'est intéressant que sous la forme $E = H/H_{\max}$ ou $e = S'/S$. Pour le peuplement étudié e et E sont proportionnels. Ils expriment la répartition des individus parmi les espèces et sont sensibles aux facteurs écologiques responsables de certaines relations interspécifiques.

Les deux indices α et E semblent les plus complémentaires pour décrire un peuplement plurispécifique.

SUMMARY

The biological diversity of praying Mantids has been analysed to illustrate some classical indices between stability and diversity on the one hand and the numbers of individuals and species on the other.

A good description of the Mantid communities can be reached by using only two parameters : the « α », of Fischer for specific richness and the « E » of Margalef for interspecific relations.

BIBLIOGRAPHIE

- FISHER, R.A. (1943). — A theoretical distribution for the apparent abundance of different species. *J. Anim. Ecol.*, 12 : 54-57.
- GILLON, Y. & GILLON, D. (1967 a). — Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale. *Secondary Productivity of Terrestrial Ecosystems* (II) : 519-543. Petruszewicz ed. Varsovie.
- GILLON, Y. & GILLON, D. (1967 b). — Cycle annuel des effectifs et des biomasses d'Arthropodes de la strate herbacée. *La Terre et la Vie*, 1967 : 262-277.
- GILLON, Y. & ROY, R. (1968). — Les Mantes de Lamto et des savanes de Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, (A) : 1038-1151.
- LOYD, M. & GHELARDI, R.J. (1964). — A table for calculating the « equitability » component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33 : 217-225.
- MACARTHUR, R.H. (1955). — Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36 : 533-536.
- MACARTHUR, R.H. (1957). — On the relative abundance of bird species. *Proc. nat. Acad. Sci., Wash.*, 43 : 293-295.
- PIELOU, E.C. (1967). — The use of information theory in the study of the diversity of biological populations. *Proceedings of the fifth Berkeley Symposium on mathematical statistics and probability* (IV) : 163-177.
- SIEGEL, S. (1956). — *Nonparametric statistics for the behavioral Sciences*. London, Mc. Graw-Hill.
- WHITAKER, R.H. (1965). — Dominance and diversity in land plant communities. *Sciences*, 147 : 250-259.