

UNE ÉTUDE D'ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE : APPLICATION DE LA LOI DE MOTOMURA AUX FOURMIS

par H. INAGAKI

Laboratoire de Génétique Evolutive et de Biométrie, C.N.R.S., 91190 Gif-sur-Yvette.

et A. LENOIR

Laboratoire de Psychophysiologie, Université de Tours, Parc de Grandmont, 37200 Tours.

RÉSUMÉ

La loi de Motomura de progression géométrique relative à la distribution de la densité de population dans un milieu a été appliquée à deux communautés de *Formica* de la Forêt Noire et à cinq communautés hétérogénéiques de Fourmis de Touraine. La densité de population x_i , mesurée par le nombre de nids, s'est traduite en fonction du rang i de l'espèce déterminée par ordre de x_i (Fig. 2 et 3). La valeur de la raison m de la progression géométrique ou coefficient de Motomura paraît moins élevée dans les communautés synécologiquement homogènes que dans celles qui sont synécologiquement

hétérogènes. Comme la limite inférieure de sécurité ($P = 0,01$) de la valeur absolue du coefficient de corrélation entre i et $\log x_i$ dépasse le seuil 0,95 ou 0,98, excepté dans la communauté de *Formica* en 1969, la loi se vérifie assez bien ou bien dans les deux catégories de communautés. Ces données étant comparables aux meilleurs résultats obtenus pour des communautés marines et d'eau douce, la loi de Motomura peut bénéficier d'une validité générale dans le domaine d'une écologie d'esprit darwiniste.

ZUSAMMENFASSUNG

Motomuras Gesetz der geometrischen Progression der Verteilung der Populationsdichte in einem Milieu wurde auf zwei *Formica*-Gemeinschaften im Schwarzwald und auf fünf heterogenerische Ameisengemeinschaften in der Touraine (Frankreich) angewandt. Die Populationsdichte x_i wurde anhand der Nesteranzahl gemessen und als Funktion der Artenreihe i dargestellt, die ihrem x_i gemäss eingeordnet wurden (Fig. 2 und 3). Der wert des Verhältnisses m der geometrischen Progression, oder Motomuras Koeffizient, erscheint weniger hoch in der synökologisch homogenen Gemeinschaft, als in der synökologisch heterogenen Gemeinschaft. Da die

unter Sicherheitsgrenze ($P = 0,01$) des absoluten Wertes des Korrelationskoeffizienten zwischen i und $\log x_i$ die Schwelle 0,95 bzw. 0,98 überschreitet (ausgenommen die Gemeinschaft von *Formica* im Jahre 1969), wird das Gesetz ziemlich gut bzw. gut für beide Gemeinschaften bewiesen. Da diese Ergebnisse vergleichbar mit den besten bereits erhaltenen Resultaten über Tier- und Pflanzengemeinschaften des Meer- und Süßwassers sind, kann Motomuras Gesetz im Bereich einer darwinistisch gefärbten Ökologie eine allgemeine Bedeutung haben.

SUMMARY

Motomura's law about the geometrical progression of distribution of population density was applied to two Formica communities in the Black Forest and five heterogeneric ant communities in Touraine (France). The population density x_i was reckoned by the tale of nests and laid down as function of the species rank i which was settled according to the x_i value (Fig. 2 and 3). The ration m of geometrical progression, or Motomura's coefficient, seems to be less in the synecologically homogeneous community than in the synecologically hetero-

geneous one. For both kinds of communities, unless for that of Formica in the year 1969, the law is shown to be fit fairly well or well, since the lower confidence limit of the correlation coefficient between i and $\log x_i$ in its absolute value rises beyond the threshold 0.95 or 98. As these data are matched to the best results hitherto given for animal and plant communities of sea and fresh water, so Motomura's law is deemed to hold good through-out the field of Darwinian-minded ecology.

1. INTRODUCTION

La loi de MOTOMURA (1932 à 1947) traduit les densités relatives de population des espèces pourvues d'un mode de vie comparable et installées dans un milieu équilibré. Les densités se distribuent selon une progression géométrique et correspondent à autant de degrés de dominance. Cette loi pourrait constituer l'un des piliers de l'écologie évolutive, en raison de sa bonne application à certaines communautés animales ou végétales et de son fondement théorique sur le Transformisme darwinien. Elle fut appliquée avec succès à quelques populations océaniques (INAGAKI, 1967) ou d'eau douce (DAGET et LÉVÊQUE, 1969). En ce qui concerne le milieu terrestre, on peut signaler la tentative de CANCELA DA FONCECA (1969) dans le cas des Acariens Oribates et, chez les Fourmis, celles de HAYASIDA (1959 à 1964), de HAYASIDA et MAEDA (1960) et de BARONI-URBANI (1968 a et b, 1969). Ces auteurs ne vérifièrent cependant pas la validité de l'équation de MOTOMURA.

On peut se demander si le milieu non-aquatique est suffisamment homogène pour obéir à une loi aussi simple que celle de la distribution en progression géométrique. Il est également possible que le modèle conçu par MOTOMURA (1947, traduit par INAGAKI,

1967) ne s'adapte qu'aux animaux (ou végétaux) bien attachés au sol; la faune de la surface terrestre est en général très tributaire des facteurs temporaires comme les conditions météorologiques. Cette faune ne trouverait son équilibre que dans un laps de temps très limité.

La difficulté du recensement précis des animaux dans un milieu terrestre pose aussi le problème de l'application de la loi de progression géométrique. La communauté planctonique peut être recensée avec une précision suffisante par une prise d'eau de volume défini et de couche de profondeur déterminée. Pour les populations benthiques marines ou d'eau douce, il suffit d'utiliser une méthode régulière de dragage ou d'autres techniques de prélèvement qui sont praticables dans beaucoup de cas. Par contre, il est très difficile de codifier, dans une communauté terrestre, la technique de prélèvements, sauf chez les Végétaux Trachéophytes. Chez ceux-ci cependant, le temps nécessaire, pour un équilibre des populations est le plus souvent très long, alors que les perturbations naturelles ou artificielles comme le changement du climat, l'incendie ou la pollution de l'air rompent facilement l'équilibre établi. De ce point de vue, la loi de progression géométrique n'aurait pas beaucoup de chance de s'appliquer aux Végétaux Trachéophytes, comme en témoignent les résultats obtenus

par WHITTAKER (1965) sur les communautés de plantes terrestres.

Parmi les groupes d'animaux terrestres susceptibles de parvenir plus ou moins rapidement à un équilibre synécologique, les Insectes sociaux terricoles sont probablement les mieux adaptés au modèle de Motomura : leur nid occupe un emplacement fixe et le recensement en est facile. Nous avons essayé, de ce point de vue, d'appliquer la loi de progression géométrique aux Fourmis de la Forêt Noire recensées par KLIMETZEK (1972) et à celles de Touraine étudiées par LENOIR (1971).

2. LOI DE MOTOMURA DE PROGRESSION GÉOMÉTRIQUE ET MÉTHODE DE MESURE DE LA DENSITÉ DE POPULATION

Nous ne détaillerons pas ici la théorie de Motomura qui fut largement commentée par INAGAKI (1967). Nous présentons simplement l'essentiel de la loi de progression géométrique.

Supposons que, dans un milieu, coexistent s espèces dont le rang i de dominance est mesuré par la densité de population x_i , la densité de l'espèce la plus dominante étant x_1 . Si le milieu est en équilibre, la relation entre x_i et x_1 se traduira par la formule :

$$x_i = m^{(i-1)} X_1 \quad (1)$$

m étant la raison de la progression géométrique et s'appelant, dans la loi de Motomura, *coefficient de milieu ou de Motomura*.

Si l'on prend le logarithme des deux membres de la formule (1), celle-ci devient :

$$\log x_i = (i - 1) \log m + \log x_1 \quad (1')$$

la formule (1') signifie que, si l'on porte i en abscisse arithmétique et x_i en ordonnée logarithmique, la relation entre les deux variables sera figurée par une droite, $\log m$ et $\log x_1$ étant considérées comme constantes.

L'application de cette formule à un milieu considéré nécessite de traduire la densité de population x_i .

Deux méthodes ont été proposées jusqu'à maintenant de façon tout à fait empirique : 1° le nombre d'individus, et 2° la biomasse. Avant de justifier une troisième méthode destinée aux populations de Fourmis, il est opportun d'analyser la signification écophysiological des deux premières.

La théorie de Motomura repose sur un modèle de concurrence interspécifique dans un milieu en équilibre. Le degré de dominance d'une espèce dans ce milieu est déterminé par sa réussite dans la lutte pour la vie et se reflète sur la densité de population. Autrement dit, la notion de densité de population conforme à la loi de Motomura doit être définie par le degré de dominance.

Le modèle de Motomura est conçu pour les animaux ou les végétaux dont le mode de vie est comparable entre eux. On peut considérer en première approximation que le degré de dominance d'une espèce est proportionnel à sa consommation énergétique globale. Cette consommation correspond à la part spécifique de la source énergétique disponible dans le milieu, part que l'espèce obtient à la suite de sa lutte contre les autres espèces.

La consommation énergétique de plusieurs espèces peut être comparée par leur activité catabolique ou respiratoire. Une telle activité F de l'ensemble de n individus d'une espèce s'exprime par la formule :

$$F = \sum_{j=1}^n p_j q_j \quad (2)$$

p_j et q_j étant respectivement l'intensité catabolique (par unité de biomasse) et la biomasse du j ème individu.

En ce qui concerne la relation entre p_j et q_j , deux cas peuvent être envisagés dans une communauté d'animaux ou de végétaux :

1° Dans une communauté d'espèces sessiles, p_j ne varie pas beaucoup selon q_j , car les individus consomment peu d'oxygène. La diminution relative de la surface respiratoire, par rapport au volume, qui résulte de l'augmentation de q_j , modifierait assez

peu son intensité catabolique (par unité de q_j). Dans cette condition, la formule (2) peut être remplacée, en première approximation, par :

$$F = \bar{p} \sum_{j=1}^n q_j \quad (3)$$

p étant la moyenne de l'intensité catabolique de n individus. Selon cette formule, F est proportionnelle à la masse totale des n individus et, en conséquence, à la densité de population x_i en terme de la loi de Motomura. Si la constante de cette proportionnalité est *grosso modo* identique pour toutes les espèces de la communauté, x_i peut être estimé par la biomasse totale de l'espèce considérée.

2° Dans une communauté d'espèces vagiles, la consommation d'oxygène est importante, si bien que le rapport de la surface respiratoire et du volume ou de la masse influe sur la valeur de p_j . En général, plus q_j est grand, plus p_j diminue. Dans beaucoup de cas, le produit $p_j q_j$ augmente relativement peu lorsque q_j grandit; mais

$$F = \sum_{j=1}^n p_j q_j$$

augmentera sûrement quand s'élève le nombre d'individus n .

La densité de population d'une espèce serait donc mieux mesurée par n que par la biomasse totale.

Le raisonnement qui vient d'être présenté se déroule en approximation. La sessilité ou la vagilité des espèces que nous avons discutée ne peut, souvent, être tranchée. Beaucoup de Gastéropodes, par exemple, sont considérés, soit comme sessiles, soit comme vagiles au point de vue de la loi de Motomura, en raison de la lenteur de leur déplacement. Les résultats obtenus par DAGET et LÉVÊQUE (1969) expliquent la possibilité de traduire de deux façons la densité de population des Gastéropodes dans le Lac Tchad. Par contre, le cas des Microplanctons ou des Algues analysés par INAGAKI (1967) peut être tranché sans ambiguïté : la densité des Microplanctons, vagiles,

est mesurée par le nombre d'individus et celle des Algues, sessiles, par leur biomasse.

Les Fourmis sont des animaux vagiles. Il vaudra donc mieux traduire la densité de population par le nombre d'individus que la biomasse, si le milieu est occupé par des espèces de taille comparable. Or, ce nombre d'individus subit le plus souvent une variation considérable au cours des années même si le milieu ne change guère, tandis que le nombre de nids se montre beaucoup plus stable (1).

La traduction par ce nombre de nids de la densité de population peut être justifiée de façon suivante :

Considérons d'abord le cas de différentes colonies d'une même espèce. Dans un milieu équilibré, la majorité des colonies en présence atteignent le maximum de leur développement, qui est conditionné par le plafonnement de la fécondité de la reine, s'il s'agit de colonies monogynes qui sont le plus souvent monocaliques. L'effectif d'une colonie stabilisée est certainement variable. Mais, on pourrait supposer une moyenne spécifique peu fluctuante dans un milieu suffisamment grand et homogène. Le même milieu équilibré loge généralement une minorité de colonies en voie de développement. Ayant une certaine taille, elles sont compétitives vis-à-vis des colonies âgées; elles se distinguent alors des colonies au début de fondation qui sont vite éliminées (PONTIN, 1970, LÉVIEUX, 1972). Dans ces colonies en voie de développement, l'effectif est inférieur à celui des colonies âgées. La consommation énergétique n'est pas moindre pour autant, car celles-là contiennent plus de

(1) PICKLES (1940) a étudié pendant quatre ans l'évolution du nombre de nids et de celui d'individus (adultes, larves et nymphes) dans une lande du Nord de l'Angleterre. Le nombre de nids avait presque doublé chez les trois espèces principales, *Lasius flavus* L., *Myrmica ruginodis* Nyl. et *Formica fusca* L. alors que le nombre d'individus avait fluctué bien davantage et de manière peu parallèle au nombre de nids. Ces études témoignent que, même dans un biotope occupé par des colonies matures, le nombre total d'individus peut varier radicalement d'une année à l'autre. Le phénomène était particulièrement net dans le cas de *Formica fusca* où le nombre d'individus avait beaucoup baissé en 1939 alors que le nombre de colonies avait augmenté. C'est certainement le second critère qui permet de mieux saisir la compétition des espèces. Dans une population stable, le nombre de colonies varie peu, car elles ont une mortalité faible et ne produisent pas beaucoup de sexués, fondateurs de nouvelles colonies (WILSON, 1971).

larves que celles-ci et la croissance de ces larves exigent une consommation énergétique élevée (2).

Les colonies en compétition dans le milieu équilibré (colonies âgées et celles qui sont en voie de développement) sont convenablement distancées les unes des autres (LÉVIEUX, 1972). Bien que la superficie occupée par différentes colonies en compétition soit variable, on peut établir une moyenne spécifique. Cette moyenne ne peut beaucoup fluctuer dans un milieu suffisamment grand et homogène. Dans cette condition, la colonie (monocalique) constituera une unité de la densité de population.

Il existe des espèces dont la colonie très peuplée est polycalique; une colonie se compose de plusieurs nids qui communiquent entre eux. Il n'est pas impossible que, dans l'ensemble des colonies polycaliques, le nombre de nids augmente parallèlement à la consommation énergétique.

En somme, dans les espèces à colonie monocalique, une jeune colonie moins peuplée, qui est en voie de développement, est souvent comparable, du point de vue énergétique, à une grande colonie âgée; et, dans les espèces à colonie polycalique, le nombre de nids peut être proportionnel au degré de développement de la colonie et à sa consommation énergétique. Dans les deux cas, le nombre de nids constituerait, en première approximation, une unité de la densité de population conforme à la loi de Motomura.

Ce raisonnement peut être étendu à la comparaison des nids de plusieurs espèces dont le mode de vie, la taille et l'effectif d'un nid sont semblables. La concurrence intraspécifique discutée ci-dessus se remplace sans beaucoup de modification par une concurrence interspécifique. Nous appelons la communauté de telles espèces « communauté synécologiquement homogène ». C'est généralement le cas des espèces sympatriques d'un même genre. Même en cas d'es-

pèces hétérogènes, la communauté peut être synécologiquement homogène. Dans une telle communauté, les conditions pour l'application de la loi de Motomura seront acquises sans difficulté théorique et le nombre de nids traduira la densité de population de façon satisfaisante.

Dans une communauté « synécologiquement hétérogène » ou celle qui est composée de plusieurs catégories d'espèces classées par la taille, l'effectif d'un nid et la préférence alimentaire, on peut appliquer la loi de Motomura à chaque catégorie. Dans cette communauté, au lieu d'une seule distribution en progression géométrique, il faudra envisager autant que de catégories. L'assemblage de plusieurs progressions géométriques peut donner dans certains cas l'aspect d'une distribution composite en progression géométrique, comme le montre la figure 1. La loi de Motomura n'étant expliquée qu'en terme probabiliste, un tel aspect signifiera l'équivalence à une véritable progression géométrique, si l'ajustement à la loi de la distribution obtenue par le recensement est satisfaisant (pour l'ajustement, voir le paragraphe suivant).

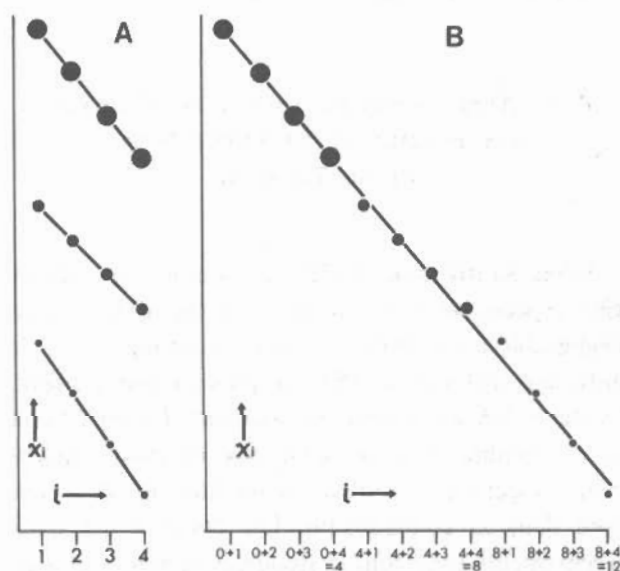


FIG. 1. — Schéma de la composition d'une progression géométrique approximative (B. à droite) à partir de quelques progressions géométriques simples (A. à gauche). i : rang de l'espèce; x_i : densité de population de l'espèce de rang i .

(2) Chez les Abeilles, la consommation énergétique par unité de poids est particulièrement grande au stade larvaire initial et diminue de façon importante avec la croissance préimaginale. On observe le taux minimal au moment de la nymphose ou peu de jours après celle-ci, puis une légère augmentation. Il est en tout cas établi que le taux observé chez une vieille ouvrière n'atteint jamais celui d'une jeune larve (ALLEN in CHAUVIN, 1968, p. 205).

La distribution composite peut avoir une valeur du coefficient de Motomura élevée par rapport à celle de la distribution simple, pour la raison suivante : comme le montre la figure 1, l'assemblage de plusieurs distributions unites a pour conséquence l'augmentation du nombre des espèces dominantes. Cette augmentation entraînerait l'allongement de l'échelle correspondant à i et la diminution de la pente de la droite de régression de $\log x_i$ en i . Le coefficient de régression $\log m$ de $\log x_i$ en i étant toujours négatif, m augmentera avec la diminution de cette pente.

Nous venons de proposer le nombre de nids pour traduire la densité de population des Fourmis dans deux cas : les communautés synécologiquement homogène et hétérogène. Cette méthode proposée sera soumise à l'épreuve par l'application de la loi de Motomura à deux séries de données : les premières sont celles de KLIMETZEK (1972) constituées par deux recensements d'une communauté monogénérique (Groupe de *Formica rufa* L.) dans la Forêt Noire et les secondes, celles de LENOIR (1972) relatives à cinq communautés hétérogénériques en Touraine. Si la loi se vérifie bien, la méthode de recensement de la densité sera jugée satisfaisante.

3. — APPLICATION DE LA LOI DE MOTOMURA AUX FOURMIS DE LA FORÊT NOIRE ET DE TOURAINE

Selon KLIMETZEK (1972), le nombre de nids de cinq espèces de *Formica* subit un changement non-négligeable entre 1966 et 1969 : le nombre total de nids, qui s'élevait à 260 au premier recensement, tombe à 208 au dernier recensement. La répartition de ce nombre entre les cinq espèces change également, ce qui laisse croire à une modification de l'équilibre dans la communauté. Les données des deux recensements sont donc considérées comme celles de deux milieux ou communautés différents. Sur la figure 2, le nombre de nids est porté en ordonnée logarithmique et le rang de l'espèce, en abscisse arithmétique.

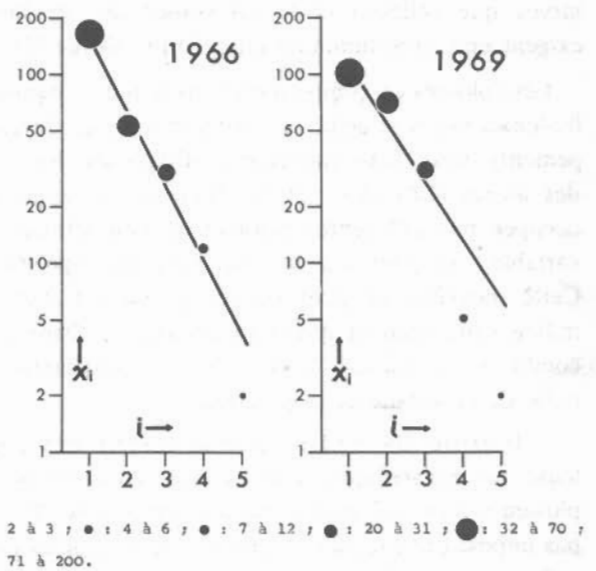


FIG. 2. — Nombre de nids x_i (échelle logarithmique) en fonction du rang i de l'espèce (échelle arithmétique) chez les espèces du Groupe *Formica rufa* L. de la Forêt Noire, recensées en 1966 (à gauche) et en 1969 (à droite) (données de KLIMETZEK, 1972). 1: *F. rufa* L.; 2: *F. polycetena* Foerster; 3: *F. pratensis* Retzius; 4: *F. lugubris* Zettersteat; 5: *F. truncorum* Fab. Les cercles représentent le nombre de nids comme suit :

Parmi les huit stations étudiées par LENOIR (1971), cinq l'ont été de façon approfondie. Ce sont :
— Station I, coupe sableuse plantée en pins.
— Station II, bois à chênes pubescents.
— Station IV, chênaie à *Molinia coerulea*.
— Station V, peupleraie sèche sur sable.
— Station VIII, pelouse xérothermique de coteau calcaire.

La distribution du nombre de nids dans ces cinq stations est figurée sur la figure 3 de la même manière que dans le cas de *Formica* de la Forêt Noire. On voit toutefois que, dans ces cinq stations, certains rangs sont occupés par plus de deux espèces. Nous avons alors procédé à l'arrangement suivant : lorsque p espèces occupent le rang i , nous laissons les rangs $(i + 1)$, $(i + 2)$, ..., $(i + p - 1)$ inoccupés. A la station II, par exemple, les rangs 2, 7 et 8 sont inoccupés.

A côté du rang de l'espèce, déterminé pour chaque milieu, nous établissons un rang général pour toutes les stations étudiées, en vue d'évaluer un ordre de

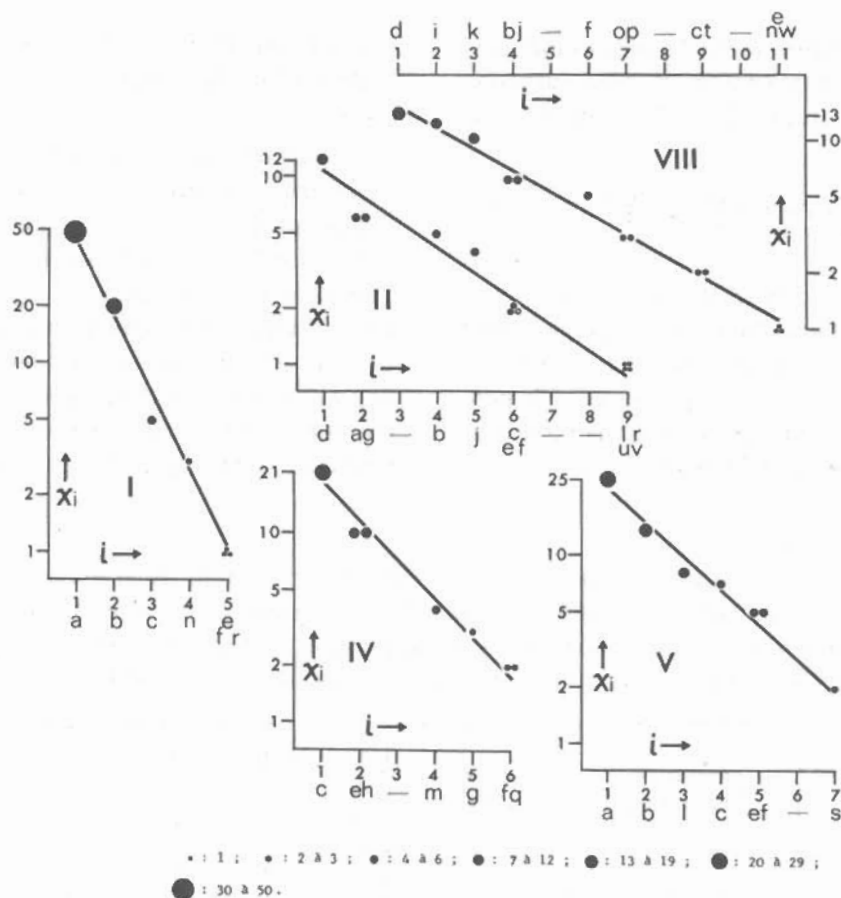


FIG. 3. — Nombre de nids x_i (échelle logarithmique) en fonction du rang i de l'espèce (échelle arithmétique) chez les Fourmis de Touraine recensées en 1970 (données de LENOIR, 1971). Code de l'espèce (les chiffres entre parenthèses indiquent le pourcentage moyen de présence dans les cinq milieux): a (23,09): *Tetramorium caespitum* L.; b (13,41): *Tapinoma erraticum* Latr.; c (12,55): *Lasius niger* L.; d (9,83): *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki; e (6,76): *Formica fusca* L.; f (4,93): *Myrmica sabuleti* Meinert; g (4,37): *Aphaenogaster subterranea* Latr.; h (3,80): *Myrmica ruginodis* Nyl.; i (3,64): *Camponotus aethiops* Latr.; j (3,62): *Solenopsis fugax* Latr.; k (3,05): *Aphaenogaster gibbosa* Latr.; l (2,87): *Lasius flavus* L.; m (1,49): *Myrmecina graminicola* Latr.; n (1,03): *Lasius alienus* Foerst; o (0,90): *Camponotus piceus* (Leach); p (0,90): *Messor structor* Latr.; q (0,75): *Leptothorax parvulus* Schenk; r (0,61): *L. sp.*; s (0,61): *Formica pratensis* Retz.; t (0,59): *F. rufibarsis* Fabr.; u (0,42): *F. gagates* Latr.; v (0,42): *Lasius emarginatus* Oe.; w (0,30): *Leptothorax unifasciatus* Latr. Les chiffres romains traduisent le numéro de la station. Les cercles représentent le nombre des nids comme suit:

puissance des espèces dans la région. Ce rang général est déterminé en fonction du pourcentage moyen de présence (3) dans les cinq milieux; il est codifié selon l'ordre alphabétique.

(3) Cette façon de déterminer le rang général est loin d'être idéale. Une méthode plus raffinée doit être recherchée. Les tentatives ne manquent d'ailleurs pas dans ce sens. GASPARD (1971) propose, pour choisir des « espèces indicatrices », la variance commune v issue de l'analyse factorielle des corrélations de présence entre espèces étudiées. La valeur de v s'élève, en Famenne,

à 0,4222 pour *Tetramorium caespitum* L. (rang général en Touraine: a), à 0,5138 pour *Tapinoma erraticum* Latr. (rang général: b), 0,0753 ~ 0,1459 pour *Lasius niger* L. (rang général: c) et à 0,4058 pour *Leptothorax unifasciatus* Latr. (rang général: w). Cette dernière espèce, peu représentée en Touraine, l'est également en Famenne, malgré la valeur de v élevée. Le défaut de cette méthode en est qu'une majorité des espèces étudiées sont xérophiles (a, b, w) ou xérophiles-thermophiles. Dans cette condition, la corrélation de présence entre espèces est en moyenne plus forte chez les xérophiles ou les xérophiles-thermophiles que chez les hygrophiles ou hygrophiles-thermophiles. La variance commune est donc généralement plus élevée chez les premières que chez les secondes, bien que certaines de celles-ci aient une valeur indicatrice.

Afin d'estimer la raison m de la progression géométrique ou coefficient de Motomura, nous calculons le coefficient de régression M de $X_i = \log x_i$ en i , par la formule :

$$M = \left(\sum_{i=1}^s x_i i x_i \right) \left(\sum_{i=1}^s x_i i^2 \right)^{-1} \quad (4)$$

s étant le nombre des espèces recensées avec précision dans chaque station. Nous avons adopté, pour ce calcul du coefficient de régression, une méthode de pondération de iX_i et de i^2 par x_i , car l'importance de iX_i et de i^2 doit varier en proportion à la densité de population x_i elle-même.

Nous consignons, dans le tableau I, la valeur du coefficient de Motomura obtenue à partir de $M = \log m$.

L'ajustement de la loi de Motomura aux résultats du recensement peut être apprécié par la valeur du coefficient de corrélation r_{iX} entre i et X_i . INAGAKI (1965, 1967, 1971) proposa les seuils suivants de la valeur de r_{iX} : au dessus de $r_{iX} = 0,95$, la loi est *approximativement vérifiée*; au dessus de 0,98, elle *est assez rigoureusement*; et au-dessus de 0,99, elle *est rigoureusement*. Nous pensons ici que ces seuils proposés, convenables pour une loi morphologique, sont cependant trop élevés pour juger une loi écolo-

TABLEAU I

Résultats d'application de la loi de Motomura aux communautés de Fourmis de la Forêt Noire et de Touraine, en comparaison avec ceux qui furent obtenus dans trois communautés marine, d'eau douce et terrestre. m : coefficient de Motomura; r_{iX} : coefficient de corrélation de i et de $\log x_i$ (i : rang de l'espèce et x_i : densité de population de l'espèce du rang i); ρ : limite inférieure de sécurité de $|r_{iX}|$ (coefficient de risque $P = 0,01$).

Communauté ou milieu resencé		Auteur des données brutes	Nombre d'observations	Nombre de rangs d'espèces	m	r_{iX}	ρ	Ajustement de la loi de Motomura aux données
Formica de la Forêt Noire	recensement en 1966	KLIMETZEK (1972)	260 (nombre de nids)	5	0,40	0,989	0,986	bien
	recensement en 1969	<i>id.</i>	208 (")	5	0,49	0,925	0,898	insuffisant
Fourmis de Touraine	Station I	LENOIR (1971)	80 (")	5	0,37	0,989	0,983	bien
	Station IV	<i>id.</i>	52 (")	6	0,62	0,991	0,982	bien
	Station V	<i>id.</i>	65 (")	7	0,66	0,975	0,955	assez bien
	Station II	<i>id.</i>	43 (")	9	0,73	0,977	0,952	assez bien
Station VIII	<i>id.</i>	65 (")	11	0,77	0,987	0,977	assez bien	
Microplanctons méditerranéens (Station 79 Couche 50 m)		LECAL (1954)	1898 (nombre d'individus)	26	0,77	0,983	0,982	bien
Gastéropodes du Lac Tchad (Fond : Argile molle)		DAGET et LEVEQUE (1969)	799 (")	9	0,47	0,986	0,984	bien
Acariens Oribates (Prairie Verger)		CANCELA DA FONCECA (1969)	51 (")	9	0,71	0,974	0,949	niveau limite d'acceptation

gique, car le recensement dans la nature comporte généralement plus d'erreurs que ne le fait une mesure au laboratoire et, dans un milieu où l'on applique la loi de progression géométrique, il peut exister beaucoup de facteurs incontrôlables. Il vaut donc mieux allouer à la vérification de cette loi plus de tolérance que celle qu'admit INAGAKI. Nous proposons, de ce point de vue, le seuil de $\rho = 0,98$ au-dessus duquel nous considérons la loi comme *bien vérifiée* et celui de $\rho = 0,95$ au-dessus duquel elle l'est *assez bien*, ρ étant la limite inférieure de sécurité de $|r_{ix}|$ avec le coefficient de risque $P = 0,01$. L'intervalle de sécurité de $|r_{ix}|$ peut être obtenu au moyen de la transformation de $|r_{ix}|$ en z de Fisher. Le nombre de mesures, nécessaire pour déterminer le degré de liberté, se traduit par le nombre d'observations, c'est-à-dire celui des nids recensés.

Nous adoptons, pour le calcul de r_{ix} , la méthode de pondération par x_i , comme dans le cas de M :

$$r_{ix} = \left(\sum_{i=1}^s x_i i X_i \right) \left(\sum_{i=1}^s x_i i^2 \cdot \sum_{i=1}^s x_i X_i^2 \right)^{-\frac{1}{2}} \quad (5)$$

Les valeurs de r_{ix} ainsi calculées sont consignées dans le tableau I. Nous y ajoutons, à titre de comparaison, les valeurs calculées (par la formule (5)) à partir des meilleures données de LECAL (1954), de CANCELA DA FONCECA (1969) et de DAGET et LÉVÊQUE (1969).

La modalité de la distribution de la densité de population, figurée dans les figures 2 et 3, nous laisse croire à une bonne ou assez bonne application de la loi de progression géométrique. La pente de la droite de régression est très élevée en valeur absolue dans la Forêt Noire (en 1966) et à la Station I de Touraine. Elle l'est beaucoup moins aux quatre autres stations. Le coefficient de Motomura traduit nettement cette différence : $m < 0,5$ dans les premiers milieux et $m > 0,5$ dans les seconds. Quant aux communautés des autres organismes, le coefficient est très élevé chez les Microplanctons méditerranéens et les Acariens Oribates et moins élevé chez les Gastéropodes du Lac Tchad. L'estimation de l'intervalle de sécurité de $M = \log m$, effectuée par la méthode de REEVE (1940), montre que m est significativement supérieur à 0,5 aux stations II, IV, V

et VIII de Touraine, chez les Microplanctons et les Acariens et significativement inférieur à 0,5 dans la communauté de *Formica* en 1966, à la Station I de Touraine et chez les Gastéropodes. Dans la communauté de *Formica* en 1969, la valeur de m s'approche de 0,5.

Quant au coefficient de corrélation r_{ix} , la limite inférieure de sécurité ρ de sa valeur absolue dépasse 0,95, sauf dans le recensement de KLIMETZEK en 1969 et celui de CANCELA DA FONCECA. Elle excède même 0,98 dans le recensement de KLIMETZEK en 1966, aux Stations I et IV et aux milieux aquatiques. La loi de Motomura est donc bien vérifiée à trois communautés de Fourmis ainsi qu'aux communautés aquatiques, assez bien vérifiée à trois autres communautés de Fourmis.

4. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous venons de traiter par la loi de Motomura deux séries de communautés de Fourmis, les unes monogénériques ou synécologiquement homogènes et les autres hétérogénériques et synécologiquement hétérogènes, en comparaison avec les communautés d'autres organismes. La distribution de la densité de population mesurée par le nombre de nids concorde généralement avec la loi de progression géométrique. L'ajustement médiocre à la loi de la communauté de *Formica* en 1969 peut s'expliquer par un déséquilibre du milieu dont la cause est certainement le quasi-anéantissement des deux colonies les plus grandes de *F. rufa* L. composées de 43 et de 35 nids. La décroissance de la densité de l'espèce principale d'une telle amplitude, qui ne peut être qu'accidentel, nous conduit à considérer l'aspect du milieu en 1969 comme anormal et exceptionnel.

Théoriquement, la communauté synécologiquement homogène s'ajusterait mieux à la loi de progression géométrique que la communauté synécologiquement hétérogène. Dans cette seconde communauté, la distribution obtenue par le recensement n'est en progression géométrique que sous forme composite, comme nous l'avons évoqué dans le § 2. La corrélation entre le

logarithme de la densité de population et le rang de l'espèce serait en général moins forte dans une distribution composite que dans une distribution simple.

En réalité, cette corrélation montre presque le même ordre dans les deux séries de communautés de Fourmis. A part la communauté de *Formica* en 1969, la loi de Motomura se vérifie, bien ou assez bien, dans les deux séries. Ce fait suggère que la théorie présentée dans le § 2 est valable, aussi bien pour la communauté synécologiquement homogène que pour celle qui est synécologiquement hétérogène.

On constate que les résultats obtenus dans trois communautés de Fourmis (Forêt Noire en 1966 et Stations I et IV de Touraine) sont comparables aux meilleures données précédentes, analysées de nouveau par la méthode de pondération dans le présent travail. Dans une communauté de Microplanctons méditerranéens, $|r_{ix}|$ atteint 0,983, ρ dépasse 0,98; chez les Gastéropodes du Lac Tchad $|r_{ix}|$ s'élève à 0,986, ρ excède 0,98. L'équivalence de ces deux valeurs de ρ à celle des trois communautés de Fourmis, à l'écart de 0,001 à 0,002 près, nous permet de confirmer que la loi de progression géométrique s'applique à certains milieux terrestres avec une précision du même ordre qu'aux milieux aquatiques. Les résultats plutôt incertains obtenus par CANCELA DA FONCECA (1969) sur une communauté d'Acariens Oribates auraient probablement été améliorés par un choix judicieux de la méthode d'échantillonnage et aussi par l'augmentation du nombre d'observations. CANCELA DA FONCECA fit son analyse sur 51 individus comptés, tandis que notre analyse s'appuie sur 43 à 260 nids dénombrés. La mesure du nombre d'individus comporte évidemment beaucoup plus d'erreurs que celle du nombre de nids et, par conséquent, nécessite, pour obtenir une bonne application de la loi écologique, un ordre comparable à celui des données de DAGET et LÉVÊQUE.

Quant à la valeur du coefficient de Motomura m , elle paraît généralement moins élevée dans la communauté synécologiquement homogène que celle qui est synécologiquement hétérogène, comme nous l'avons supposé dans le § 2.

La communauté de *Formica* en 1966 montre en effet une valeur de m nettement inférieure à 0,5 (la communauté en 1969, à laquelle la loi de progression géométrique est inapplicable, doit être exclue de la présente discussion). Celle des Gastéropodes du Lac Tchad, qui semble synécologiquement homogène, a également une valeur de $m < 0,5$. Chez les Acariens Oribates, m dépasse largement 0,5. Mais, la valeur de ρ étant au niveau limite d'acceptation pour la loi de Motomura, il vaudrait mieux l'exclure de la discussion.

Chez les Fourmis de Touraine, seule la Station I donne une valeur de m inférieure à 0,5. La communauté est pourtant loin d'être homogène : *Lasius niger* L. (rang général : c) est plutôt éleveur de Pucerons et *Formica fusca* L. (rang général : e), exclusivement insectivore. L'équilibre du milieu est néanmoins entretenu essentiellement par trois premières espèces dominantes : *Tetramorium caespitum* L. (rang général : a), *Tapinoma erraticum* Latr. (rang général b) et l'espèce (c), respectivement omnivore, omnivore (ou éleveur de Pucerons) et éleveur de Pucerons. Parmi ces trois espèces, il doit exister une concurrence directe qui amène une distribution simple de la densité de population en progression géométrique (4). La communauté se qualifie donc plutôt synécologiquement homogène qu'hétérogène, si l'on ne considère que les espèces principales dont la densité relative de population est largement prépondérante par rapport à celle des autres espèces.

Aux autres quatre stations, la valeur de m augmente dans l'ordre suivant : Stations IV, V, II et VIII. Dans ces milieux, la densité des espèces dont le

(4) On pourra objecter l'existence de cette concurrence triangulaire, si le classement des Fourmis par GASPARD (1972) selon la préférence hygrométrique est exact. D'après l'auteur belge, *Tetramorium caespitum* (a), *Tapinoma erraticum* (b) et *Lasius niger* (c) sont respectivement xérophile, xérophile et hygrophile. La troisième espèce peut participer à la lutte pour l'alimentation contre les deux autres, mais ne peut en disputer l'habitat. Cependant, suivant GÖSSWALD (1938, 1941), les espèces (a), (b) et (c) sont respectivement euryèce, thermophile et hygrophile, ce qui rend possible la concurrence triangulaire pour l'habitat. Ce classement ayant été effectué à la fois selon les résultats de l'expérience au laboratoire et selon les observations sur les terrains (alors que le classement par GASPARD ne s'appuie que sur le deuxième critère), la thèse de l'auteur allemand semble mieux assurée. Elle s'accorde en tout cas avec notre analyse par la loi de Motomura.

rang est inférieur à quatre est non-négligeable. Entre les espèces à densité de population plus ou moins élevée, on trouve une différence quant à la préférence alimentaire. De ce point de vue, les communautés installées dans ces milieux sont considérées comme synécologiquement hétérogènes. Le nombre r des rangs, que nous supposons un indicateur de l'hétérogénéité de la communauté (voir § 2), augmente, dans l'ensemble des cinq stations de Touraine, suivant le même ordre que m : (1) $m = 0,37$ et $r = 5$ à la Station I, (2) $m = 0,62$ et $r = 6$ à la Station IV, (3) $m = 0,66$ et $r = 7$ à la Station V, (4) $m = 0,73$ et $r = 9$ à la Station II et (5) $m = 0,77$ et $r = 11$ à la Station VIII.

Il est intéressant de comparer les milieux qui se trouvent aux deux extrémités de cet ordre : Les Stations I et VIII. Ces deux stations se distinguent par la différence des espèces dominantes. A la Station I, les trois premiers rangs sont occupés par les espèces (a), (b) et (c), tandis que, à la Station VIII, aucun de ces (a), (b) et (c) n'a un rang supérieur à quatre. Aux trois autres stations étudiées, un ou deux des (a), (b) et (c) occupent un ou deux des trois premières positions dominantes.

Les trois espèces dominantes à la Station VIII sont : *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki (rang général : d), *Camponotus aethiops* Latr. (rang général : i) et *Aphaenogaster gibbosa* Latr. (rang général : k). Elles sont considérées comme espèces de la faune méditerranéenne, tandis que l'espèce (a) appartient à la faune cosmopolite et les espèces (b) et (c) à la faune boréo-alpine et angarienne (LENOIR, 1971). Les espèces (d), (i) et (k) « représentant, en Touraine, la limite nord-est, jusqu'alors méconnue, de leur peuplement occidental » (*idem*). On peut donc supposer que la Station VIII abonde en espèces plutôt submodales, tandis que la Station I est dominée par les espèces modales.

Malgré la dominance relative des espèces submodales, la Station VIII conserve des espèces modales avec une densité de population appréciable, ce qui entraîne l'augmentation du nombre d'espèces en compétition et l'accroissement de l'hétérogénéité synécologique de la communauté.

La structure des communautés de Fourmis s'explique ainsi par la loi de Motomura. Deux critiques peuvent toutefois être adressées à notre travail :

De premier abord, les milieux étudiés par LENOIR (1971) ne sont pas tous homogènes des points de vue pédologique et sociologique végétal; les conditions des terrains ne permettent pas une distribution homogène des plantes. La seconde critique portera sur la technique de recensement. LENOIR employait un simple comptage de nids. Il aurait sans doute été préférable d'utiliser les surfaces standards mises au point par de nombreux myrmécologues.

A ces deux critiques éventuelles on pourrait répondre de la façon suivante :

Une certaine hétérogénéité de la distribution des plantes n'entraîne pas forcément celle des Fourmis dont la nidification n'est pas strictement tributaire de la répartition végétale. L'homogénéité suffisante de la distribution des Fourmis dans un milieu peut être vérifiée par l'ajustement des données à la loi de Motomura, c'est-à-dire par la valeur absolue du coefficient de corrélation r_{ix} . Si la limite inférieure de sécurité de r_{ix} est suffisamment élevée ($\rho > 0,95$ ou $\rho > 0,98$) comme nous l'avons proposé ci-dessus, non seulement la loi de Motomura est vérifiée, mais aussi l'homogénéité de la distribution des Fourmis l'est suffisamment. Avec le même raisonnement, on peut répliquer à la seconde critique. Si la technique de recensement n'était pas suffisamment constante, nous n'aurions pas des valeurs de ρ suffisamment élevées. Or, nous avons obtenu des valeurs de ρ qui dépassent le seuil 0,95 voire 0,98, excepté dans le cas de recensement de la communauté de *Formica* en 1969.

La difficulté d'application de la loi de progression géométrique à des populations d'animaux terrestres est ainsi surmontée, probablement grâce à la méthode de mesure de la densité de population par le nombre de nids. Une telle méthode ne semble pas se limiter aux Insectes sociaux. Il suffirait de considérer d'autres formes d'agglomérations d'individus que la société. Par exemple, le nombre d'hôtes parasités dans un milieu pourrait traduire mieux la densité de popula-

tion de parasites que le nombre d'individus de ceux-ci, l'hôte constituant un lieu de regroupement.

Nous pouvons ainsi espérer une généralisation de la loi de Motomura aux différents type de communautés, si les conditions nécessaires du milieu sont remplies et qu'une méthode judicieuse de recensement soit établie. Cette généralisation contribuera à consolider une écologie évolutive fondée sur un principe darwiniste. Chaque terme de la progression géométrique correspondant à un rang de l'espèce déterminé en fonction de sa réussite dans la lutte pour la vie, on peut alors concevoir une notion d'espèce synécologique évolutive.

L'exemple de la communauté du Groupe *Formica rufa* de la Forêt Noire en 1966 illustre la signification d'une telle notion. La spéciation dans ce groupe, définie par la systématique descriptive, doit être soumise à une vérification par la biologie évolutive. C'est l'ajustement de la communauté au modèle de Motomura relatif à la concurrence interspécifique qui permet de vérifier cette spéciation. S'il s'agissait d'un groupe de sous-espèces ou de formes dont l'isolement sexuel n'est que partiel, il serait difficile d'envisager l'adaptation au même modèle de la lutte pour la vie, car la présence d'hybrides modifie la modalité de la concurrence. Cette méthode de vérifier la spéciation du point de vue synécologique évolutif n'est nullement restreinte à la communauté monogénérique, mais bien applicable, en s'appuyant sur l'échantillonnage approprié, à d'autres catégories de communautés animales ou végétales qui s'ajustent au modèle de Motomura.

BIBLIOGRAPHIE

- BARONI-URBANI (C.), 1968 a. — La fauna mirmecologica delle isole Maltesi ed il suo significato ecologico e biogeografico — *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, **77**, 408-559.
- BARONI-URBANI (C.), 1968 b. — Studi sulla mirmecofauna d'Italia. V. Aspetti ecologici della della Riviera del M. CONERO — *Boll. Zool.*, **35**, 39-76.
- BARONI-URBANI (C.), 1969. — Ant communities of the high-altitude Appenine grasslands — *Ecology*, **50**, 488-492.
- CANCELA DA FONCECA (J. P.), 1969. — L'outil statistique en biologie du sol. V. Indices de diversité spécifique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **6**, 1-30.
- CHAUVIN (R.), 1968. — *Traité de Biologie de l'Abeille*, Tome 1, Masson et Cie, Paris, XVI + 547 p.
- DAGET (J.), LÉVÊQUE (C.), 1969. — Applications de la loi de Motomura aux Mollusques du Lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, Série Hydrobiol., **3**, 81-85.
- GASPAR (Ch.), 1971. — Les Fourmis de la Famenne. II. Une étude zoosocologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **8**, 553-607.
- GASPAR (Ch.), 1972. — Les Fourmis de la Famenne. III. Une étude écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **9**, 99-125.
- GÖSSWALD (K.), 1938. — Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. I. Die Lebensdauer ökologisch verschiedener Ameisenarten unter dem Einfluß bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **151**, 337-381.
- GÖSSWALD (K.), 1941. — Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. II. Über den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise. *Z. Wiss. Zool.*, Leipzig, **154**, 247-344.
- HAYASIDA (K.), 1959. — Ecological distribution of Ants in Mt. Atusanupuri, an active volcano in Akan National Park, Hokkaidô. *J. Fac. Sci. Hokkaidô Univ. Ser. VI, Zool.*, **14**, 252-260.
- HAYASIDA (K.), 1960. — Studies on the ecological distribution of Ants in Sapporo and its vicinity. *Ins. Soc.*, **7**, 125-162.
- HAYASIDA (K.), 1963. — Quelques méthodes analytiques pour l'étude de la distribution écologique des Fourmis (en nippon). *J. Sapporo Otani Jun. Coll.*, **1**, 1-26.
- HAYASIDA (K.), 1964. — Studies on the ecological distribution of Ants in Kutchan and its adjacent area. *J. Sapporo Otani Jun. Coll.*, **2**, 107-129.
- HAYASIDA (K.), MAEDA (S.), 1960. — Studies on the ecological distribution of Ants in Akkesi. *J. Fac. Sci. Hokkaidô Univ.*, Ser. VI, Zool., **14**, 305-319.
- INAGAKI (H.), 1965. — Recherches sur la loi d'allométrie chez *Ligia oceanica* (L.), Crustacé Isopode. *Publ. Inst. Statist. Univ. Paris, Suppl.*, **1**, 1-126.

- INAGAKI (H.), 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, Série B, **18**, 153-166.
- INAGAKI (H.), 1971. — Interspezifische Allometrie bei Agrionidae Selys, 1840, und ihre evolutive Bedeutung (en nippon). *Doobutugaku Zassi*, Tôkyô **80**, 45-51.
- KLIMETZEK (D.), 1972. — Veränderungen in einem natürlichen Vorkommen hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe (Hymenoptera : Formicidae) im Verlauf von drei Jahren. *Ins. Soc. Paris*, **19**, 1-5.
- LECAL (J.), 1964. — Richesse en Microplancton estival des eaux méditerranéennes de Port-Vendre à Oran. *Vie et Milieu*, Suppl. 3, 13-95.
- LENOIR (A.), 1971. — Les Fourmis de Touraine, leur intérêt biogéographique. *Cah. Naturalistes*, Paris, **27**, 21-30.
- LÉVIEUX (J.), 1972. — Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* (Hym. Form.) à l'aide de radio-isotope. *Ins. Soc. Paris*, **18**, 29-48.
- MOTOMURA (I.), 1932. — Etude statistique des populations écologiques (en nippon). *Doobutugaku Zassi*, Tôkyô, **44**, 379-383.
- MOTOMURA (I.), 1935. — Populations d'*Ostrea spinosa* (en nippon). *Seitaigaku Kenkuu*, Tôkyô, **1**, 55-62.
- MOTOMURA (I.), 1947. — Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association (en nippon). *Seiri Seitai*, Tôkyô, **1**, 55-60.
- PICKLES (W.), 1940. — Fluctuations in the populations, weight and biomasses of Ants at Thornhill, Yorkshire, from 1935 to 1939. *Transactions Royal Entomol. Soc.*, London, **90**, 467-485.
- PONTIN (A. J.), 1960. — Field experiments on colony foundation by *Lasius niger* (L.) and *Lasius flavus* (F.). *Ins. Soc.*, Paris, **7**, 227-230.
- REEVE (E. C. R.), 1940. — Relative growth in the snout of anteaters. A study in the application of quantitative methods to systematics. *Proc. Zool. Soc. London*, Ser. A, **110**, 47-80.
- WHITTAKER (R. H.), 1965. — Dominance and diversity in land plant community. *Science*, Washington, **147**, 250-260.
- WILSON (E. O.), 1971. — The Insect Societies. *Belknap Press Harvard Univ.*, X + 548 p.