

**Variabilité et structure
des peuplements de Carabiques (Coleoptera)
au pied des palmiers rôniers dans une savane préforestière
(Lamto, Côte d'Ivoire)**

PAR

J. DAGET et C. LECORDIER

Laboratoire de Zoologie - École Normale Supérieure

Les peuplements de Carabiques associés au palmier rônier (*Borassus aethiopum*) dans la savane de Lamto sont loin d'être stables et de conserver des caractéristiques constantes d'un bout de l'année à l'autre. En raison du cycle biologique propre à chaque espèce et des poussées démographiques dues aux émergences saisonnières de générations successives d'adultes, la composition des peuplements, c'est-à-dire la liste des espèces présentes, et la structure de ces peuplements, c'est-à-dire l'abondance relative des espèces présentes, varient de façon continue. Il en résulte que, pour décrire et étudier des communautés de ce type, un seul échantillon, aussi représentatif qu'il puisse être, n'est pas suffisant : il faut une série de prélèvements régulièrement échelonnés dans le temps et constituant une séquence dont on considérera la variabilité globale. Si, de plus, ces échantillons se rapportent tous à une surface identique, on obtiendra en les additionnant un peuplement moyen, qui est fictif car il ne correspond à aucun de ceux qui se succèdent réellement dans le temps, mais qui est le seul auquel on puisse comparer valablement ces peuplement réels. Une étude de ce type comportera donc deux parties : une analyse multivariable de l'ensemble des échantillons de chaque séquence et l'ajustement à un modèle de la somme des éléments de la séquence. Les récoltes de Carabiques dans le sol au pied des rôniers femelles, des rôniers mâles et des rôniers morts constituent trois séquences remplissant les conditions énoncées.

* Reçu le 5 novembre 1970.

9 NOV. 1971
O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 5058⁹

ANALYSE DE LA VARIABILITÉ DANS CHAQUE SÉQUENCE

Il était difficile d'échantillonner sur des surfaces supérieures à 2,50 m² les peuplements du sol au pied des rôniers. Les relevés ont été régulièrement échelonnés, à raison de un par semaine, durant dix-sept mois et demi, du 30 avril 1966 au 14 septembre 1967 pour les rôniers femelles, du 27 avril 1966 au 15 septembre 1967 pour les rôniers mâles, et durant vingt mois et demi, du 17 septembre 1966 au 3 mai 1968 pour les rôniers morts (1). On disposait par conséquent de trois séquences comprenant respectivement 72, 72 et 84 relevés hebdomadaires dans chacune desquelles on a d'abord étudié la variabilité.

Bien que la densité des Carabiques soit relativement élevée au pied des rôniers puisque, rapportée à 100 m², elle atteint en moyenne 172 individus pour les rôniers mâles, 191 pour les rôniers morts et 250 pour les rôniers femelles, les effectifs observés dans les relevés de 2,50 m² sont toujours très faibles. C'est pourquoi la ressemblance entre deux relevés a été évaluée par le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson calculé sur les effectifs des espèces eux-mêmes, sans transformation. La matrice de similitude a été ensuite soumise à une analyse multivariable, selon la méthode de Hotelling, dite d'extraction des composantes principales. L'importance relative des dix premières composantes est indiquée dans le tableau suivant par le pourcentage de variance extrait correspondant.

| | Importance relative des composantes | | | | | | | | | |
|-----------------------|-------------------------------------|-------|-------|------|------|------|------|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| Rôniers ♀ .. | 19,42 | 10,64 | 8,16 | 7,10 | 5,95 | 5,22 | 4,84 | 4,32 | 3,60 | 3,49 |
| Rôniers ♂ .. | 13,85 | 11,49 | 10,76 | 8,10 | 6,14 | 5,05 | 4,48 | 3,90 | 3,73 | 2,92 |
| Rôniers morts | 12,71 | 10,09 | 8,36 | 7,78 | 6,73 | 5,38 | 4,65 | 4,27 | 3,29 | 2,98 |

On constate qu'il est nécessaire de faire appel à un nombre assez élevé de composantes pour expliquer correctement la variabilité observée entre les relevés. Les deux premières composantes n'extraient que 30,06 % de la variance totale dans le cas des rôniers femelles, 25,34 % dans le cas des rôniers mâles et 22,80 % dans le cas des rôniers morts.

Les trois espèces *Caelostomus punctifrons*, *Laparhetes tibialis* et *Abacetus ambiguus* sont les plus fréquemment rencontrées dans le sol au pied des rôniers. Elles représentent respectivement 12,14 %, 10,33 % et 8,79 % de l'ensemble des captures dans les 228 relevés, soit en tout 31,26 %. Par leur abondance relative très variable, elles doivent jouer un rôle important dans l'expli-

(1) Nous remercions M. R. Vuattoux qui a effectué ces relevés et qui nous a obligeamment fourni tous les éléments de base pour l'étude des peuplements de Carabiques du sol au pied des rôniers.

cation de la variabilité entre relevés et nous avons commencé par préciser leurs relations avec les deux premières composantes principales dans chaque série.

Les rôniers femelles.

Dans le sol au pied des rôniers femelles, l'espèce la plus fréquemment rencontrée est *Caelostomus punctifrons*, avec 17,78 % de l'ensemble des captures. La première composante principale, qui extrait 19,42 % de la variance totale, est étroitement liée à l'abondance relative de cette espèce dans les relevés. De fait, sur les 72 qui ont été analysés, 49 ne comportaient aucun *C. punctifrons* et leurs saturations dans la première composante sont voisines de zéro, étant toutes comprises entre $-0,079$ et $+0,071$. Les 23 autres relevés qui comportaient de 1 à 17 *C. punctifrons* ont des saturations variant de $-0,110$ à $-0,979$. D'une façon plus précise, le coefficient de corrélation de rang de Spearman avec corrections d'ex-aequo, entre les 72 saturations et les abondances relatives correspondantes de *C. punctifrons* est égal à $-0,823$. La seconde composante principale qui extrait 10,64 % de la variance totale est également liée à l'abondance relative de *C. punctifrons* mais de façon beaucoup moins étroite puisque le coefficient de corrélation de rang de Spearman n'est que de $+0,357$; de plus les corrélations sont de sens inverse.

L'espèce qui vient au second rang dans le classement par ordre d'abondance décroissante au pied des rôniers femelles est *Laparhetes tibialis*, avec 14,89 % de l'ensemble des captures. Les abondances relatives de cette espèce ont avec les saturations dans la première composante un coefficient de corrélation de rang de Spearman égal à $-0,082$ et avec les saturations dans la seconde composante un coefficient de corrélation égal à $-0,310$. Cette dernière valeur, bien que moins élevée en valeur absolue que celle trouvée entre la seconde composante et *C. punctifrons*, est cependant hautement significative car le seuil de signification ($P = 0,99$) pour le coefficient de corrélation de rang de Spearman entre deux séries de 72 valeurs est égal à 0,295.

Au pied des rôniers femelles, *Abacetus ambiguus*, avec 5,11 % de l'ensemble des captures, ne vient qu'au quatrième rang ex-aequo avec *Dichaetochilus vagans*, étant devancé par *Dichaetochilus rudebecki* au troisième rang. Les abondances relatives d'*A. ambiguus* n'ont pas de corrélation significative avec les deux premières composantes principales. Le coefficient de corrélation de rang de Spearman est égal à $-0,011$ avec les saturations dans la première composante et à $-0,217$ avec les saturations dans la seconde composante.

| | Composantes principales | |
|--------------------------------------|-------------------------|----------|
| | première | seconde |
| <i>Caelostomus punctifrons</i> | $-0,823$ | $+0,357$ |
| <i>Laparhetes tibialis</i> | N. S. | $-0,310$ |
| <i>Abacetus ambiguus</i> | N. S. | N. S. |

Tous ces résultats sont résumés dans le tableau ci-dessus où figurent les valeurs significatives du coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les saturations dans la première et la seconde composante principales d'une part, les abondances relatives des trois espèces dans les relevés d'autre part. La première composante est liée très étroitement à l'abondance relative de l'espèce la plus abondante *C. punctifrons*. La seconde composante est liée de façon plus lâche aux abondances relatives des deux espèces les plus abondantes, *C. punctifrons* et *L. tibialis*.

Les rôniers mâles.

Au pied des rôniers mâles, l'espèce la plus fréquemment rencontrée est *Abacetus ambiguus*, avec 12,69 % de l'ensemble des captures. La première composante principale, qui extrait 13,85 % de la variance totale, est étroitement liée à l'abondance relative de cette espèce dans les relevés. En effet, sur les 72 qui ont été analysés, 51 ne comportaient aucun *A. ambiguus* et leurs saturations dans la première composante sont faibles en valeur absolue, étant toutes comprises entre $-0,077$ et $+0,241$. Les 21 autres relevés, qui comportaient de 1 à 5 *A. ambiguus*, ont des saturations variant de $+0,302$ à $+0,932$. D'une façon plus précise, le coefficient de corrélation de rang de Spearman avec correction d'ex-aequo entre les 72 saturations et les abondances relatives correspondantes d'*A. ambiguus* est égal à $+0,801$. La seconde composante principale, qui extrait 11,49 % de la variance totale, n'est pas en relation avec l'abondance relative d'*A. ambiguus* puisque le coefficient de corrélation de rang de Spearman n'est que de $+0,185$.

L'espèce qui vient au second rang, dans le classement par ordre d'abondance décroissante au pied des rôniers mâles, est *Caelostomus punctifrons* avec 8,09 % de l'ensemble des captures. Les abondances relatives de cette espèce ont avec les saturations dans la première composante un coefficient de corrélation de rang de Spearman égale à $+0,300$ et avec les saturations dans la seconde composante un coefficient de corrélation égal à $-0,639$. Ces corrélations sont toutes deux hautement significatives mais de sens inverse. En réalité, dans le classement des espèces par ordre d'abondance décroissante, *C. punctifrons* vient au second rang, ex-aequo avec *Tyronia occidentalis*. Toutefois le coefficient de Spearman entre les abondances relatives de *T. occidentalis* dans les relevés et les saturations dans la seconde composante principale est égal à $+0,517$, donc notablement inférieur en valeur absolue à celui trouvé pour *C. punctifrons*. Quant à *L. tibialis*, il vient seulement au huitième rang ex-aequo avec *Dichaetochilus vagans* et ne représente que 2,91 % de l'ensemble des captures au pied des rôniers mâles. Les coefficients de corrélation de rang de Spearman entre les abondances relatives de *L. tibialis* et les saturations dans les deux premières composantes principales ne sont pas significatifs étant de $+0,076$ pour la première composante et $-0,093$ pour la seconde.

Ces divers résultats sont résumés dans le tableau suivant où figurent les valeurs significatives du coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les saturations dans la première et la seconde composantes principales d'une part, et les abondances relatives des trois espèces dans les relevés d'autre part.

| | Composantes principales | |
|-------------------------------|-------------------------|---------|
| | première | seconde |
| Abacetus ambiguus | + 0,801 | N. S. |
| Caelostomus punctifrons | + 0,300 | - 0,639 |
| Laparhetes tibialis | N. S. | N. S. |

La première composante est liée très étroitement à l'abondance relative de l'espèce la plus abondante, *Abacetus ambiguus*, et de façon plus lâche à l'abondance relative de *Caelostomus punctifrons*. La seconde composante est liée de façon assez étroite à l'abondance relative de *C. punctifrons*.

Les rôniers morts.

Au pied des rôniers morts, l'espèce la plus fréquemment rencontrée est *Laparhetes tibialis*, qui représente 10,90 % de l'ensemble des captures. La première et la seconde composantes principales, qui extraient respectivement 12,71 % et 10,09 % de la variance totale, sont liées à l'abondance relative de cette espèce dans les relevés. En effet le coefficient de corrélation de rang de Spearman, avec corrections d'ex-aequo, entre les 84 saturations et les abondances relatives de *L. tibialis* dans les relevés correspondants est égal à - 0,590 pour la première composante et - 0,431 pour la seconde. On notera que la liaison la plus étroite est celle qui existe entre les abondances relatives de *L. tibialis* et les saturations dans la première composante principale mais que le coefficient de corrélation n'atteint pas une valeur aussi élevée que celles trouvées précédemment dans les cas des rôniers femelles et des rôniers mâles. En effet sur les 84 relevés qui ont été analysés, 67 ne comportaient aucun *L. tibialis* et leurs saturations dans la première composante sont comprises entre - 0,616 et + 0,125. Les 17 autres relevés, qui comportaient de 1 à 16 *L. tibialis* ont des saturations en moyenne plus faibles, variant de - 0,706 à - 0,311.

L'espèce qui vient au second rang dans le classement par ordre d'abondance décroissante au pied des rôniers morts est *Abacetus ambiguus*, avec 9,95 % de l'ensemble des captures. La première et la seconde composante principales sont également liées à l'abondance relative de cette espèce dans les relevés. Le coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les 84 saturations et les abondances relatives d'*A. ambiguus* est égal à - 0,478 pour la première composante et à + 0,521 pour la seconde. On notera que les corrélations sont de sens inverse et que la liaison la plus étroite est celle qui existe entre *A. ambiguus* et la seconde composante principale. Quant à *Caelostomus punctifrons*, qui vient au troisième rang dans le classement par ordre d'abondance décroissante, avec 8,95 % de l'ensemble des captures, son abondance relative n'est liée de façon significative qu'avec la seconde composante principale. Le coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les 84 saturations et les abondances relatives de *C. punctifrons* est égal à - 0,174 pour la première composante et + 0,479 pour la seconde.

Tous ces résultats sont résumés dans le tableau suivant où figurent les valeurs significatives du coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les saturations dans la première et la seconde composantes principales d'une part, les abondances relatives des trois espèces dans les relevés d'autre part.

| | Composantes principales | |
|--------------------------------------|-------------------------|---------|
| | première | seconde |
| <i>Laparhetes tibialis</i> | - 0,590 | - 0,431 |
| <i>Abacetus ambiguus</i> | - 0,478 | + 0,521 |
| <i>Caelostomus punctifrons</i> | N. S. | + 0,479 |

La première composante est liée principalement à l'abondance relative de *Laparhetes tibialis* et secondairement à celle d'*Abacetus ambiguus*. La seconde composante est liée principalement à l'abondance relative d'*Abacetus ambiguus* et secondairement à celles de *Caelostomus punctifrons* et de *Laparhetes tibialis*.

*
**

Au pied des rôniers femelles et mâles comme au pied des rôniers morts, les corrélations les plus étroites s'observent entre la première composante principale et l'espèce qui vient au premier rang dans le classement par ordre d'abondance décroissante, puis entre la seconde composante principale et l'espèce qui vient au second rang. Ces deux espèces, auxquelles l'analyse multivariante conduit à attribuer un rôle prépondérant dans l'explication de la variabilité observée entre les relevés hebdomadaires de chaque série sont : *Caelostomus punctifrons* et *Laparhetes tibialis* au pied des rôniers femelles, *Abacetus ambiguus* et *Caelostomus punctifrons* au pied des rôniers mâles, *Laparhetes tibialis* et *Abacetus ambiguus* au pied des rôniers morts. Dans le sol au pied des trois catégories de rôniers considérées on rencontre donc des peuplements distincts et les trois séries correspondantes de relevés méritent bien d'être traitées et étudiées séparément.

ÉTUDE DE LA STRUCTURE DES PEUPELEMENTS MOYENS

Bien que chaque espèce ait son cycle biologique propre et qu'en conséquence les trois types de peuplements évoluent et se modifient au cours de l'année, l'analyse multivariante n'a, en aucun cas, mis en évidence des groupes de relevés plus ou moins bien individualisés et qui auraient pu être considérés comme représentatifs de l'état du peuplement durant une certaine saison ou période de l'année. Dans ces conditions, le seul regroupement justifié est celui consistant à additionner tous les relevés d'une même série. On admettra que les échantillons globaux ainsi obtenus sont représentatifs de la composition et

de la structure moyennes des trois peuplements étudiés ; des modèles log-normaux de distribution d'abondance s'ajustent assez bien à ces échantillons globaux, à la condition de négliger un certain nombre des espèces qui n'y sont représentées que par un seul individu. Enfin il convient de préciser que la

TABLEAU I

| Espèces | qi | log.qi | Nombre d'espèces | Nombre d'individus | Rang de l'octave |
|--|-----|--------|------------------|--------------------|------------------|
| <i>Caelostomus punctifrons</i> | 80 | 6,322 | 1 | 80 | + 4 |
| <i>Laparhetes tibialis</i> | 67 | 6,066 | 2 | 109 | + 3 |
| <i>Dichaetochilus rudebecki</i> | 42 | 5,391 | | | |
| <i>Abacetus ambiguus</i> | 23 | 4,521 | 5 | 103 | + 2 |
| <i>Dichaetochilus vagans</i> | 23 | 4,521 | | | |
| <i>Scallophorites quadratus</i> | 21 | 4,392 | | | |
| <i>Drypta nigricornis</i> | 19 | 4,249 | | | |
| <i>Tyronia occidentalis</i> | 17 | 4,086 | | | |
| <i>Abacetus amaroides</i> | 12 | 3,584 | 7 | 73 | + 1 |
| <i>Dichaetochilus obtusus</i> | 11 | 3,458 | | | |
| <i>Styphlomerus ciliatus</i> | 11 | 3,458 | | | |
| <i>Abacetus harpaloides nimbanus</i> | 10 | 3,322 | | | |
| <i>Hexagonia scabricollis</i> | 10 | 3,322 | | | |
| <i>Neosiopelus fletifer</i> | 10 | 3,322 | | | |
| <i>Neosiopelus nimbanus</i> | 9 | 3,169 | | | |
| <i>Metagonum ivorense</i> | 7 | 2,087 | 7 | 39 | 0 |
| <i>Polyaulacus pallidus</i> | 6 | 2,584 | | | |
| <i>Styphlomerus gebieni</i> | 6 | 2,584 | | | |
| <i>Neosiopelus consobrinus</i> | 5 | 2,322 | | | |
| <i>Drypta allardi</i> | 5 | 2,322 | | | |
| <i>Pseudohyparpalus lamottei</i> | 5 | 2,322 | | | |
| <i>Abacetus tschitscherini</i> | 5 | 2,322 | | | |
| <i>Abacetus lecordieri</i> | 4 | 2,000 | 7 | 24 | - 1 |
| <i>Abacetus treichi</i> | 4 | 2,000 | | | |
| <i>Neosiopelus amaroides</i> | 4 | 2,000 | | | |
| <i>Stenocallida ruficollis</i> | 3 | 1,585 | | | |
| <i>Drypta neglecta</i> | 3 | 1,585 | | | |
| <i>Brachinus nigrovirescens</i> | 3 | 1,585 | | | |
| <i>Stenocallida alticola</i> | 3 | 1,585 | | | |
| <i>Abacetus cribratellus</i> | 2 | 1,000 | 5 | 10 | - 2 |
| <i>Macrocheilus cruciatus</i> | 2 | 1,000 | | | |
| <i>Paussomorphus pauliani</i> | 2 | 1,000 | | | |
| <i>Abacetus gagates</i> | 2 | 1,000 | | | |
| <i>Caelostomus pavidus</i> | 2 | 1,000 | | | |
| TOTAL | 438 | 97,786 | 34 | 438 | |

composition et la structure réelles des peuplements dont provenaient les échantillons hebdomadaires étudiés pouvaient différer plus ou moins des modèles et des peuplements moyens que ces modèles représentent. Ces différences sont fonction des composantes principales extraites par l'analyse multivariante et notamment de l'abondance relative dans les relevés des espèces citées précédemment.

Les rôniers femelles.

En additionnant les 72 relevés effectués au pied des rôniers femelles, on obtient pour les 46 espèces identifiées une distribution d'abondance dont l'indice de diversité, calculé par la formule de Shannon, $I = -\sum p_i \log_2 p_i$ est égal à 4,41 bits (1). Sur ces 46 espèces, 12 ne sont représentées que par un seul individu ; on admettra que ce groupe de 12 comprend à la fois des espèces rares faisant réellement partie du peuplement caractéristique du sol au pied des rôniers femelles au même titre que celles représentées par deux individus au moins, et des espèces accidentelles dont la présence dans un relevé est fortuite. En faisant abstraction de ce groupe de douze espèces, qui ne représentent que 2,67 % de l'ensemble des captures, la distribution d'abondance, dont les éléments sont indiqués dans le tableau I, est du type log-normal tronqué. En raison de la taille insuffisante de l'échantillon, dont l'effectif total n'est plus que de 438 individus, il manque les octaves les plus basses. Pour rétablir la symétrie autour de l'octave médiane, il faut retrancher les trois premières espèces. Il reste alors 31 espèces ; la somme des logarithmes de leurs effectifs est égale à 80,007 et leur moyenne est égale à 2,581. En prenant provisoirement cette valeur comme origine, c'est-à-dire comme point médian de l'octave de rang zéro, on voit que la distribution des 31 espèces couvre 5 octaves, de 0,081 à 5,081, et répond au schéma suivant :

| Limites provisoires des octaves | Rang des octaves | Nombre d'espèces |
|---------------------------------|------------------|------------------|
| 5,081 | | |
| 4,081 | + 2 | 5 |
| 3,081 | + 1 | 7 |
| 2,081 | 0 | 7 |
| 1,081 | - 1 | 7 |
| 0,081 | - 2 | 5 |

Comme on a supprimé deux octaves, celle de rang + 3 avec 2 espèces et celle de rang + 4 avec une espèce, à l'une des extrémités de la distribution, pour maintenir la symétrie et obtenir la distribution complète, il faut ajouter le même nombre d'octaves et d'espèces aux deux extrémités. On obtient finalement une distribution complète comprenant 37 espèces et couvrant 9 octaves.

(1) Dans le calcul de la diversité par la formule de Shannon, on donne successivement à p_i les valeurs de l'abondance relative $q_i / \sum q_i$ de chacune des espèces présentes.

ves. Pour vérifier si cette distribution est normale ou non et pour calculer une estimation conjointe de la moyenne et de l'écart-type du modèle log-normal ajusté, on utilise la méthode de la droite de Henry appliquée aux points correspondant aux 9 octaves couvertes, en partant de la plus élevée. Les pourcentages cumulés doivent être calculés avec $N = 38$ (1). Tous les éléments des calculs sont rassemblés dans le tableau II.

TABLEAU II

| Limites inférieures des octaves | Nombre d'espèces | Nombre cumulé | Pourcentage | $1 - \Phi(y)$ | y |
|---------------------------------|------------------|---------------|-------------|---------------|---------|
| 6,081 | 1 | 1,5 | 3,95 | 0,079 | + 1,756 |
| 5,081 | 2 | 3,5 | 9,21 | 0,184 | + 1,328 |
| 4,081 | 5 | 8,5 | 22,36 | 0,447 | + 0,760 |
| 3,081 | 7 | 15,5 | 40,78 | 0,816 | + 0,233 |
| 2,081 | 7 | 22,5 | 59,20 | 0,816 | - 0,233 |
| 1,081 | 7 | 29,5 | 77,61 | 0,448 | - 0,760 |
| 0,081 | 5 | 34,5 | 90,77 | 0,185 | - 1,328 |
| - 0,919 | 2 | 36,5 | 96,03 | 0,079 | - 1,756 |
| - 1,919 | 1 | 37,5 | 98,66 | 0,027 | - 2,215 |

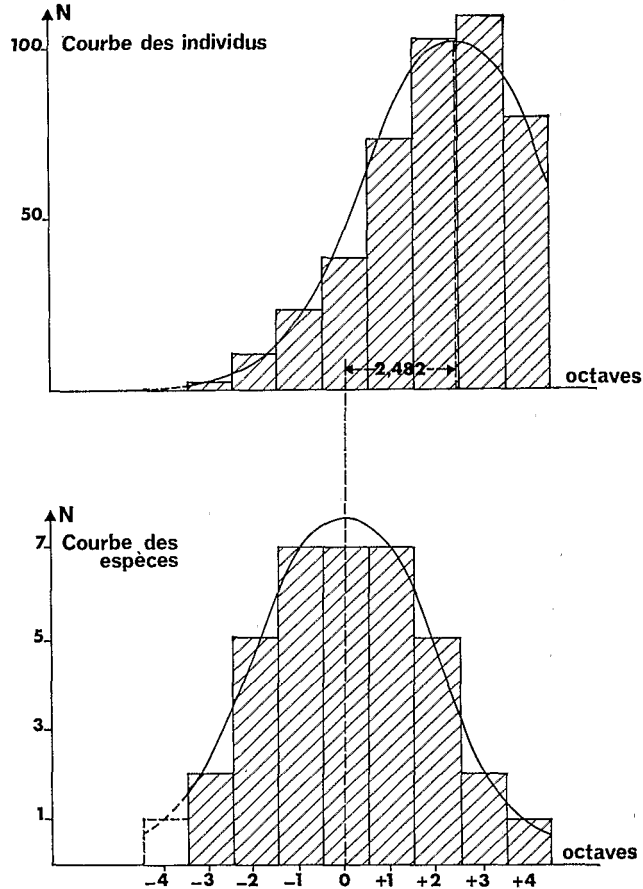
Graphiquement, on constate que les points ayant pour abscisses et pour ordonnées les valeurs portées dans la première et la dernière colonne du tableau II sont pratiquement alignés : le coefficient de corrélation linéaire calculé sur les 9 couples de valeurs est égal à + 0,999. On peut donc considérer la distribution comme rigoureusement normale. Comme droite d'ajustement représentant au mieux l'ensemble des 9 points, on a choisi l'axe majeur réduit, ou droite de Teissier, dont l'équation s'écrit :

$$\frac{x - 2,081}{2,581} = \frac{y + 0,247}{1,306}$$

On en déduit l'écart-type σ du modèle log-normal qui est égal à l'inverse de la pente de la droite. $\sigma = \frac{2,581}{1,306} = 1,98$. Pour $y = 0$ on a $x = 2,569$ meilleure estimation de la moyenne du modèle log-normal ajusté que la valeur provisoire 2,581 calculée directement. Le modèle comprend une courbe des espèces de paramètres $N = 38$ et $\sigma = 1,98$, étendue sur 9 octaves, et une courbe des individus ayant même écart-type $\sigma = 1,98$ mais dont le sommet est décalé, par rapport à celui de la courbe des espèces, de la quantité $0,63315 (1,98)^2$ soit 2,482. Ce sommet est donc situé presque à la limite des octaves de rang + 2 et + 3. Le graphique 1 montre le bon ajustement du modèle aux données observées dont on a retranché 10 espèces considérées comme accidentelles et

(1) Le modèle log-normal s'étend de $-\infty$ à $+\infty$ mais sa partie utile est limitée aux octaves réellement couvertes. L'ajustement se fait en supposant que les surfaces comprises entre la courbe et l'axe des octaves, de $-\infty$ à la limite inférieure de l'intervalle utile et de la limite supérieure de l'intervalle utile à $+\infty$, sont chacune égale à 0,5.

représentant 2,22 % du total des captures. Les 36 espèces restantes comportent 440 individus, soit 97,78 % du total des captures. Elles constituent un peuplement à distribution d'abondance log-normale mais qui couvre seulement 8 octaves sur les 9 que comporte le modèle ajusté complet. La diversité maximale pour $N = 37$ étant de 5,21 bits, l'équitabilité du peuplement observé par rapport à cette valeur maximale est égale à $4,41/5,21$, soit 84,60 %.



GRAPH. 1. — Modèle log-normal ajusté du peuplement au pied des rôniers femelles (les histogrammes représentent les distributions observées).

Les rôniers mâles.

En additionnant les 72 relevés effectués au pied des rôniers mâles, on obtient pour les 57 espèces identifiées une distribution d'abondance dont l'indice de diversité est égal à 5,19 bits. Sur ces 57 espèces, 21 ne sont représentées que par un seul individu. En faisant abstraction de ce groupe de

TABLEAU III

| Espèces | qi | log ₂ qi | Nombre d'espèces | Nombre d'individus | Rang de l'octave | | | |
|------------------------------------|-----|---------------------|------------------|--------------------|------------------|----|-----|--|
| Abacetus ambiguus | 39 | 5,286 | 3 | 89 | + 4 | | | |
| Caelostomus punctifrons | 25 | 4,644 | | | | | | |
| Tyronia occidentalis | 25 | 4,644 | | | | | | |
| Scallophorites quadratus | 23 | 4,521 | 4 | 79 | + 3 | | | |
| Styphlomerus ciliatus | 22 | 4,458 | | | | | | |
| Drypta nigricornis | 18 | 4,169 | | | | | | |
| Abacetus cribratellus | 16 | 4,000 | | | | | | |
| Laparhetes tibialis | 9 | 3,169 | 8 | 60 | + 2 | | | |
| Dichaetochilus vagans | 9 | 3,169 | | | | | | |
| Styphlomerus gebieni | 8 | 3,000 | | | | | | |
| Abacetus amaroides | 8 | 3,000 | | | | | | |
| Abacetus lecordieri | 7 | 2,807 | | | | | | |
| Dichaetochilus rudebecki | 7 | 2,807 | | | | | | |
| Styphlomerus quadrimaculatus | 6 | 2,584 | | | | | | |
| Brachinus nigrovirescens | 6 | 2,584 | | | | | | |
| Abacetus tschitscherini | 5 | 2,322 | 10 | 38 | + 1 | | | |
| Abacetus treichi | 5 | 2,322 | | | | | | |
| Metagonum ivorense | 5 | 2,322 | | | | | | |
| Melanchiton pinguis | 4 | 2,000 | | | | | | |
| Neosiopelus nimbanus | 4 | 2,000 | | | | | | |
| Ocybatus deyrollei | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Systolocranius senegalensis | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Pseudohyparpalus lamottei | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Neosiopelus fletifer | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Polyaulacus pallidus | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Pleroticus buqueti | 2 | 1,000 | 11 | 22 | 0 | | | |
| Hoplolenus obesus | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Patrizia fuscata | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Styphlomerus burgeoni | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Callistoides tripustulatus | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Scarites distinguendus | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Abacetus gagates | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Abacetus nanus | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Neosiopelus amaroides | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Hirpastolus maynei | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Dichaetochilus obtusus | 2 | 1,000 | | | | | | |
| TOTAL | 288 | 84,733 | | | | 36 | 288 | |

21 espèces, qui représentent 6,78 % de l'ensemble des captures, la distribution d'abondance dont les éléments sont indiqués dans le tableau III, est du type log-normal tronqué. Toutefois, et contrairement à ce qui a été fait pour la distribution d'abondance au pied des rôniers femelles, il est impossible ici de

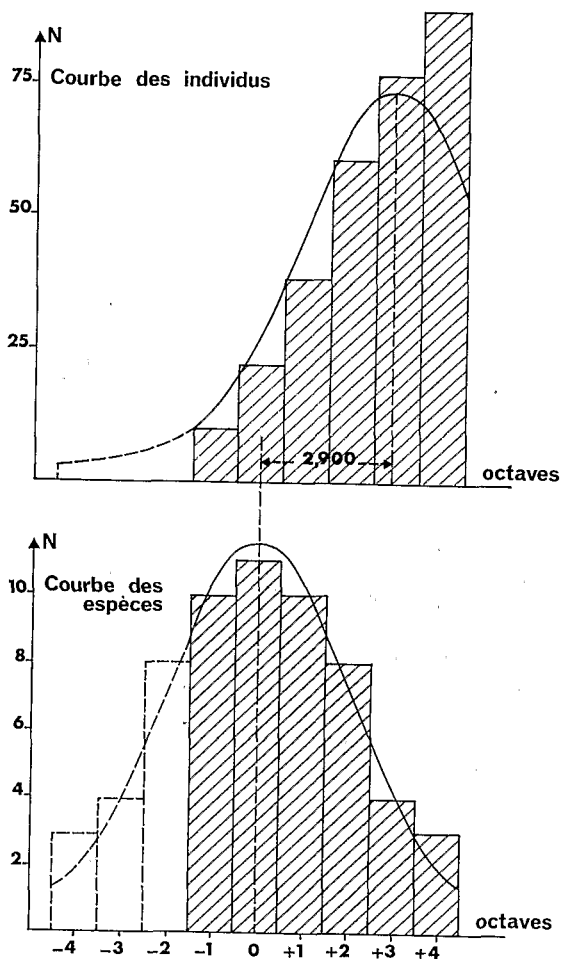
rétablir la symétrie autour de l'octave médiane en retranchant les espèces les plus abondantes. Étant donnée la taille plus faible de l'échantillon, qui comporte 288 individus au lieu de 438, et sa diversité plus élevée, 5,19 bits au lieu de 4,41, il n'y a en effet que 5 octaves couvertes et il se trouve que l'octave la plus basse est l'octave médiane de la distribution complète. On a donc choisi 1,000 comme moyenne provisoire. Cette valeur étant prise comme origine, on voit que la distribution des 36 espèces couvre 5 octaves, de 0,500 à 5,500 et répond au schéma suivant :

| Limites provisoires des octaves | Rang des octaves | Nombre d'espèces |
|---------------------------------|------------------|------------------|
| 5,500 | | |
| 4,500 | + 4. | 4 |
| 3,500 | + 3 | 3 |
| 2,500 | + 2 | 8 |
| 1,500 | + 1 | 10 |
| 0,500 | 0 | 11 |

Pour rétablir la symétrie et obtenir la distribution complète, il faut ajouter 4 octaves et 25 espèces. On obtient ainsi une distribution comprenant 61 espèces et couvrant 9 octaves. Pour vérifier si cette distribution peut ou non être considérée comme normale et calculer une estimation conjointe de la moyenne et de l'écart-type du meilleur modèle log-normal ajusté, on utilise la méthode de la droite de Henry appliquée aux points correspondant aux 9 octaves couvertes. Les pourcentages doivent être calculés avec $N = 62$. Tous les éléments des calculs sont rassemblés dans le tableau IV. Graphiquement, on constate que les points ayant pour abscisses et pour ordonnées les valeurs portées dans la première et la dernière colonne du tableau IV sont moins bien alignés que dans le cas des rôniers femelles ; le coefficient de corrélation linéaire calculé sur les 9 couples de valeurs ne dépassant pas $+ 0,994$. On considérera cependant la distribution comme approximativement normale. Comme droite d'ajustement représentant au mieux l'ensemble des 9 points, on a choisi l'axe majeur réduit dont l'équation s'écrit : $\frac{x - 0,500}{2,581} = \frac{y + 0,267}{1,204}$. On en

déduit $\sigma = \frac{2,581}{1,204} = 2,14$. Pour $y = 0$ on a $x = 1,072$ meilleure estimation de la moyenne du modèle log-normal ajusté que la valeur provisoire 1,000 choisie précédemment et qui régularise la distribution, une espèce passant de la dernière à l'avant-dernière octave. Le modèle comprend une courbe des espèces de paramètres $N = 62$ et $\sigma = 2,14$, étendue sur 9 octaves, et une courbe des individus ayant même écart-type $\sigma = 2,14$ mais dont le sommet est décalé, par rapport à celui de la courbe des espèces, de la quantité $0,63315 (2,14)^2$ soit 2,900. Le graphique 2 montre l'ajustement du modèle aux données observées, assez bon en ce qui concerne la courbe des espèces, moins bon en ce qui concerne les individus. Pour cet ajustement, 11 espèces représentant 3,56 %

du total des captures ont été considérées comme accidentelles. Les 50 espèces restantes comportent 298 individus, soit 96,44 % du total des captures. Elles constituent un peuplement à distribution d'abondance approximativement log-normale mais qui couvre seulement 6 octaves sur les 9 que comporte le modèle



GRAPH. 2. — Modèle log-normal ajusté du peuplement au pied des rôniers mâles (les histogrammes représentent les distributions observées).

ajusté complet. La diversité maximale pour $N = 61$ étant de 5,93 bits, l'équité du peuplement observé par rapport à cette valeur maximale est égale à 5,19/5,93, soit 87,5 %.

Les rôniers morts.

En additionnant les 84 relevés effectués au pied des rôniers morts, on obtient pour les 64 espèces identifiées une distribution d'abondance dont

TABLEAU IV

| Limites inférieures des octaves | Nombre d'espèces | Nombre cumulé | Pourcentage | $1 - \Theta(y)$ | y |
|---------------------------------|------------------|---------------|-------------|-----------------|---------|
| 4,500 | 4 | 4,5 | 7,26 | 0,145 | + 1,443 |
| 3,500 | 3 | 7,5 | 12,10 | 0,242 | + 1,170 |
| 2,500 | 8 | 15,5 | 25,00 | 0,500 | + 0,675 |
| 1,500 | 10 | 25,5 | 41,13 | 0,823 | + 0,224 |
| 0,500 | 11 | 36,5 | 58,87 | - 0,823 | - 0,224 |
| - 0,500 | 10 | 46,5 | 75,00 | - 0,500 | - 0,675 |
| - 1,500 | 8 | 54,5 | 87,90 | - 0,242 | - 1,170 |
| - 2,500 | 3 | 57,5 | 91,13 | - 0,145 | - 1,443 |
| - 3,500 | 4 | 61,5 | 99,19 | - 0,016 | - 2,397 |

l'indice de diversité est égal à 4,85 bits. Sur ces 64 espèces, 25 ne sont représentées que par un seul individu. En faisant abstraction de ce groupe de 25 espèces qui représentent 6,22 % de l'ensemble des captures, la distribution d'abondance, dont les éléments sont indiqués dans le tableau V, est du type log-normal tronqué. Pour rétablir la symétrie autour de l'octave médiane, il faut retrancher les onze premières espèces. Il reste alors 28 espèces; la somme des logarithmes de leurs effectifs est égale à 47,153 et la moyenne est égale à 1,684. En prenant provisoirement cette valeur comme origine on voit que la distribution des 28 espèces couvre 3 octaves, de 0,184 à 3,184 et répond au schéma suivant :

| Limites provisoires des octaves | Rang des octaves | Nombre d'espèces |
|---------------------------------|------------------|------------------|
| 3,184 | | |
| 2,184 | + 1 | 7 |
| 1,184 | 0 | 12 |
| 0,184 | - 1 | 9 |

Comme on a supprimé 3 octaves, celle de rang + 2 avec 5 espèces, celle de rang + 3 avec 4 espèces et celle de rang + 5 avec 2 espèces, pour maintenir la symétrie et obtenir la distribution complète, il faut ajouter le même nombre d'octaves et d'espèces aux deux extrémités. On obtient finalement une distribution complète comprenant 50 espèces et couvrant 9 octaves. Pour vérifier si cette distribution peut ou non être considérée comme normale et calculer une estimation conjointe de la moyenne et de l'écart-type du

TABLEAU V

| Espèces | qi | log ₂ qi | Nombre d'espèces | Nombre d'individus | Rang de l'octave | | | |
|--|-----|---------------------|------------------|--------------------|------------------|---|----|-----|
| Laparhetes tibialis | 44 | 5,458 | 2 | 84 | + 4 | | | |
| Abacetus ambiguus | 40 | 5,332 | | | | | | |
| Caelostomus punctifrons | 36 | 5,169 | 4 | 117 | + 3 | | | |
| Drypta nigricornis | 29 | 4,856 | | | | | | |
| Polyaulacus pallidus | 28 | 4,807 | | | | | | |
| Scallophorites quadratus | 24 | 4,584 | | | | | | |
| Styphlomerus gebieni | 18 | 4,169 | 5 | 76 | + 2 | | | |
| Tyronia occidentalis | 18 | 4,169 | | | | | | |
| Dichaetochilus rudebecki | 16 | 4,000 | | | | | | |
| Neosiopelus fletifer | 13 | 3,697 | | | | | | |
| Styphlomerus ciliatus | 11 | 3,458 | | | | | | |
| Dichaetochilus vagans | 9 | 3,169 | 7 | 44 | + 1 | | | |
| Abacetus tschitscherini | 8 | 3,000 | | | | | | |
| Abacetus lecordieri | 6 | 2,584 | | | | | | |
| Abacetus amaroides | 6 | 2,584 | | | | | | |
| Dichaetochilus obtusus | 5 | 2,322 | | | | | | |
| Abacetus gagates | 5 | 2,322 | | | | | | |
| Melanchiton pinguis | 5 | 2,322 | | | | | | |
| Abacetus cribratellus | 4 | 2,000 | 12 | 38 | 0 | | | |
| Neosiopelus nimbanus | 4 | 2,000 | | | | | | |
| Pseudohyparpalus lamottei | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Platymetopus brevilabris | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Neosiopelus amaroides | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Egadroma neghellianum | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Ocybatus rubricrus | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Amblygenius stygius | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Hoplolenus obesus | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Stenocallida alticola | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Drypta allardi | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Dasiosoma ivorense | 3 | 1,585 | | | | | | |
| Abacetus treichi | 2 | 1,000 | | | | 9 | 18 | - 1 |
| Abacetus harpaloides ssp. nimbanus | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Metagonum ivorense | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Hyparpalus velutinus | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Drypta neglecta | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Hyparpalus escheri | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Pelyocypas fragilis | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Afrozaena lutea | 2 | 1,000 | | | | | | |
| Macrocheilus persimilis | 2 | 1,000 | | | | | | |
| TOTAL | 377 | 87,852 | 39 | | | | | |

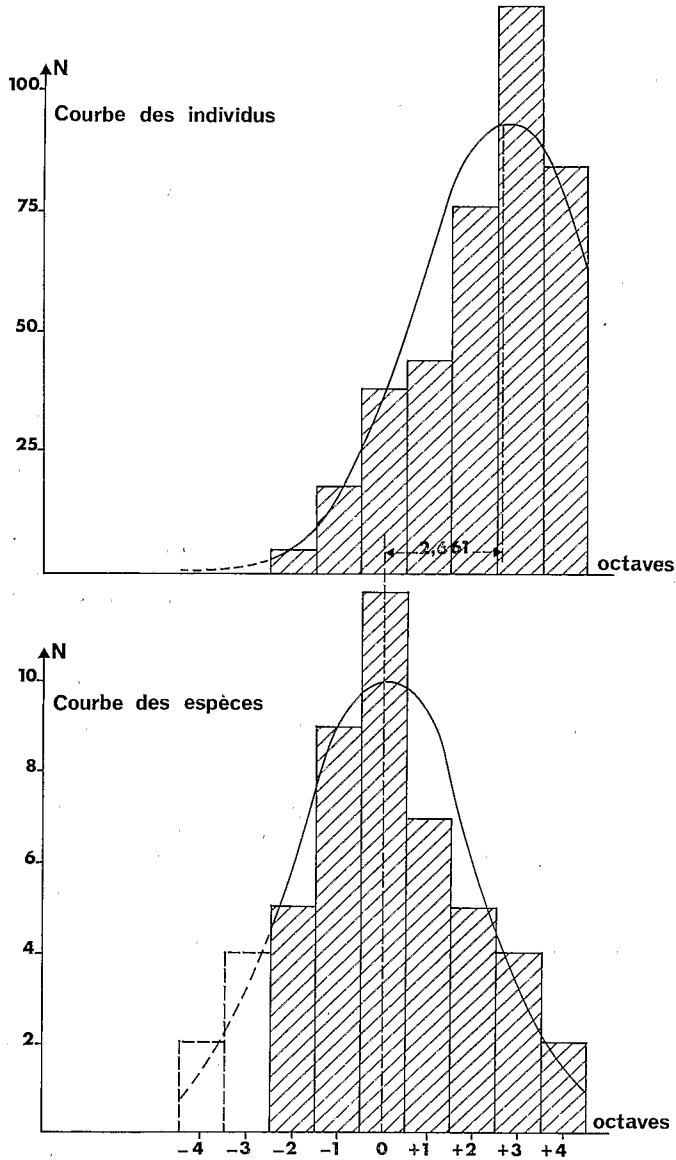
meilleur modèle log-normal ajusté, on utilise la méthode de la droite de Henry appliquée aux points correspondants aux 9 octaves couvertes. Les pourcentages doivent être calculés avec $N = 51$. Tous les éléments des calculs sont rassemblés dans le tableau VI.

TABLEAU VI

| Limites inférieures des octaves | Nombre d'espèces | Nombre cumulé | Pourcentage | $1 - \Theta(y)$ | y |
|---------------------------------|------------------|---------------|-------------|-----------------|--------|
| 5,184 | 2 | 2,5 | 4,90 | 0,098 | 1,655 |
| 4,184 | 4 | 6,5 | 12,75 | 0,255 | 1,138 |
| 3,184 | 5 | 11,5 | 22,55 | 0,451 | 0,753 |
| 2,184 | 7 | 18,5 | 36,27 | 0,725 | 0,351 |
| 1,184 | 12 | 30,5 | 59,80 | -0,804 | -0,250 |
| 0,184 | 9 | 39,5 | 77,45 | -0,451 | -0,753 |
| -0,816 | 5 | 44,5 | 87,26 | -0,255 | -1,138 |
| -1,816 | 4 | 48,5 | 95,10 | -0,098 | -1,655 |
| -2,816 | 2 | 50,5 | 99,02 | -0,020 | -2,315 |

Graphiquement, on constate que les points ayant pour abscisses et pour ordonnées les valeurs portées dans les première et dernière colonnes du tableau VI sont assez bien alignés ; le coefficient de corrélation linéaire calculé sur les 9 couples de valeurs atteint $+0,997$. On peut donc considérer la distribution comme très proche d'une distribution normale. Comme droite d'ajustement représentant au mieux l'ensemble des 9 points, on a choisi l'axe majeur réduit dont l'équation s'écrit : $\frac{x - 1,184}{2,581} = \frac{y + 0,247}{1,258}$. On en déduit

$\sigma = \frac{2,581}{1,258} = 2,05$. Pour $y = 0$ on a $x = 1,690$ meilleure estimation de la moyenne du modèle log-normal ajusté que la valeur provisoire 1,684 calculée directement. Le modèle comprend une courbe des espèces de paramètres $N = 51$ et $\sigma = 2,05$, étendue sur 9 octaves, et une courbe des individus ayant même écart-type $\sigma = 2,05$ mais dont le sommet est décalé, par rapport à celui de la courbe des espèces, de la quantité $0,63315 (2,05)^2$ soit 2,661. Ce sommet est donc situé un peu au-delà de la limite entre les octaves de rang $+2$ et $+3$. Le graphique 3 montre l'assez bon ajustement du modèle aux données observées dont on a retranché 20 espèces considérées comme accidentelles et représentant 4,97 % du total des captures. Les 44 espèces restantes comportent 382 individus, soit 95,03 % du total des captures. Elles constituent un peuplement à distribution d'abondance pratiquement log-normale mais qui couvre seulement 7 octaves sur les 9 que comporte le modèle ajusté. La diversité maximale pour $N = 50$ étant de 5,64 bits, l'équitabilité du peuplement observé par rapport à cette valeur maximale est égale à $4,85/5,64$, soit 86,0 %.



GRAPH. 3. — Modèle log-normal ajusté du peuplement au pied des rôniers morts (les histogrammes représentent les distributions observées).

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Les peuplements de Carabiques rencontrés dans le sol au pied des rôniers diffèrent notablement selon qu'il s'agit d'arbres femelles, d'arbres mâles ou d'arbres morts. Les espèces dominantes sont *Caelostomus punctifrons* et *Laparhetes tibialis* au pied des rôniers femelles, *Abacetus ambiguus* et *Caelostomus punctifrons* au pied des rôniers mâles, *Laparhetes tibialis* et *Abacetus ambiguus* au pied des rôniers morts. Les deux premières composantes principales de la variabilité de relevés hebdomadaires effectués sur des surfaces de 2,50 m² sont en relation plus ou moins étroite avec les abondances relatives de ces espèces. Dans la mesure où celles-ci ne sont pas directement affectées par les facteurs abiotiques de l'environnement, il en est de même des peuplements du sol au pied des rôniers dans leur ensemble. En particulier le passage du feu en janvier, dont l'influence sur les peuplements de Carabiques en savane était apparue primordiale (Daget et Lecordier, 1969), n'exerce aucun effet similaire sur ceux étudiés ici. Le pied des rôniers constituerait plutôt un asile que le feu ne modifie pas ou ne modifie que peu et où se réfugient probablement une partie des Carabiques chassés de la savane par l'incendie.

Les peuplements moyens, obtenus en additionnant tous les relevés effectués au pied d'une même catégorie de rôniers, se décomposent en deux éléments d'importance et de signification très différentes :

1) plus de 95 % des captures peuvent être attribuées à une communauté d'espèces caractéristique du milieu étudié. Le nombre N de ces espèces varie (37 au pied des rôniers femelles, 50 au pied des rôniers morts, 61 au pied des rôniers mâles), mais leur distribution d'abondance est conforme à un modèle log-normal d'écart-type voisin de 2 ;

2) moins de 5 % des captures, comprenant des espèces rencontrées en un seul exemplaire peuvent être considérées comme des éléments étrangers à la communauté précédente et dont la présence dans le milieu étudié est sans signification biocénétique. Le nombre de ces éléments dans les échantillons étudiés est de 10 pour les rôniers femelles, 11 pour les rôniers mâles et 20 pour les rôniers morts, ce qui correspond à 2,22 %, 3,56 % et 4,97 % du total des captures.

Des rôniers mâles aux rôniers morts et aux rôniers femelles, la densité de peuplement augmente, passant de 172 à 191 et 250 individus aux 100 m². Corrélativement l'équitabilité diminue, passant de 87,5 % à 86 % et 84,6 %, ce qui signifie que plus les densités sont fortes, plus les espèces abondantes sont dominantes en abondance relative. De même le nombre N des espèces de la communauté log-normale diminue, passant de 61 à 50 et 37. Enfin on notera que l'ajustement à un modèle log-normal est d'autant meilleur que la densité est plus élevée, le coefficient de corrélation qui permet d'apprécier très approximativement cet ajustement passant de 0,994 à 0,997 et 0,999. En résumé, le peuplement du sol est relativement pauvre en espèces (N = 37) et riche en individus (densité 250/100 m²) au pied des rôniers femelles alors qu'il est plus riche en espèces (N = 61) mais plus pauvre en individus (densité 172/100 m²) au pied des rôniers mâles. La concurrence doit donc être plus

sévère dans le premier de ces biotopes que dans le second et les espèces étrangères y ont moins de chances de pouvoir s'y introduire. Ces espèces étrangères ne représentent en effet que 2,22 % du total des captures au pied des rôniers femelles contre 3,56 % au pied des rôniers mâles. Quant aux pieds morts, leurs caractéristiques sont intermédiaires.

BIBLIOGRAPHIE

- DAGET (J.) et LECORDIER (C.), 1969. — Influence du feu sur les peuplements de Carabiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Soc. ent. Fr.* (n. s), 5 (2): 315-327.