

APPLICATION DE LA LOI DE PARÉTO AUX STRUCTURES DE PEUPELEMENTS DE NÉMATODES DE LA BAIE DE MORLAIX

par

Nicole Gourbault et Charles Lecordier

Laboratoire des Vers, associé au C.N.R.S., Muséum national d'Histoire naturelle (1)
et laboratoire de Zoologie, LA 258, Ecole normale supérieure (2),

Résumé

Les modèles de distributions d'abondances les plus fréquemment utilisés en écologie ne s'ajustent pas de façon satisfaisante aux données fournies par les peuplements de Nématodes du chenal de la baie de Morlaix ; en revanche, la loi de Paréto qui s'applique à certains phénomènes économiques, s'applique également dans ce cas. L'influence d'une pollution s'observe simplement dans les variations de la pente des droites d'ajustement.

Introduction

Afin d'observer les conséquences éventuelles d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures, les associations d'espèces de Nématodes de la Baie de Morlaix ont été déterminées en six stations d'un transect effectué le long du chenal et ceci à cinq périodes successives, d'automne 1978 à automne 1979.

Les stations, échelonnées de l'amont vers l'aval (1 à 6), présentent des peuplements dont l'organisation n'est certainement pas due au hasard comme le montrent les tendances mises en évidence par une analyse factorielle des correspondances. On constate en effet l'existence d'une bonne individualisation des stations selon un gradient amont-aval, gradation qui correspond à une augmentation des indices de diversité, de l'équitabilité et de la richesse spécifique. Alors que les échantillons des stations moyennes demeurent relativement stables, il apparaît une modification des peuplements des deux stations extrêmes, se traduisant par une évolution, continue dans le temps, de leur structure faunistique (Gourbault, 1984).

Nous avons recherché si les distributions des abondances spécifiques permettaient également de rendre compte, dans le cas présent, de la structure de ces peuplements et de leurs fluctuations et surtout

(1) 61, rue de Buffon, F - 75231 Paris Cédex 05.

(2) 46, rue d'Ulm, F - 75230 Paris Cédex 06.

si un modèle mathématique simple permettait une rapide comparaison des différents peuplements échantillonnés et une estimation aisée de l'évolution au sein de chacun d'eux. De nombreux modèles mathématiques sont généralement proposés pour représenter de façon précise ces structures. Pour l'ensemble de la méiofaune, l'on ne trouvera que peu de travaux traitant par cette approche l'évaluation de la diversité des communautés. La plupart des auteurs concluent à la possibilité d'un bon ajustement d'un modèle log-normal aux distributions d'abondances des peuplements étudiés (Lie, 1969; Gray et Mirza, 1979; Castel, 1980, Gray, 1981); mais ceci n'exclut pas la possibilité que d'autres peuplements suivent un modèle log-linéaire (Rouch et Bonnet, 1976; Rouch, 1980; Castel, 1980). Dans le cas précis des Nématodes, Warwick et Buchanan (1970) optent pour la première tendance alors que Boucher (1979 et 1980) a montré une distribution des fréquences obéissant à une progression géométrique; selon cet auteur, l'ajustement d'un modèle de Motomura au peuplement de Pierre Noire, en Baie de Morlaix, permet de reconnaître l'existence de deux nomocénoses (selon Daget *et al.*, 1972) distinctes dans une communauté non homogène. Dinet et Vivier (1981) obtiennent des résultats comparables en considérant non pas les effectifs spécifiques mais les biomasses des cent Nématodes triés par échantillon.

Récemment, Shaw *et al.* (1983) ont mis en doute la valeur de l'ajustement d'un modèle log-normal à une distribution d'abondance d'un assemblage de Nématodes. C'est pourquoi il était intéressant de voir comment s'établissait l'équilibre démographique dans le cas précis des peuplements de Nématodes du chenal de la Baie de Morlaix, et quel type de loi pouvait leur être appliqué.

RÉSULTATS

Une *représentation graphique* rangs-fréquences des distributions d'abondances a été effectuée, d'abord pour chaque échantillon de 200 Nématodes prélevé en chacune des six stations prospectées lors des cinq périodes étudiées (30 échantillons) puis sur l'ensemble des individus se rapportant à chacune des stations (6 échantillons), et enfin sur la totalité du peuplement du chenal (1 échantillon).

Dans l'ensemble les points représentatifs ne sont ni alignés sur une droite ni ordonnés sur une quelconque sigmoïde; il est donc impossible d'ajuster de façon satisfaisante ces distributions aux modèles classiques log-linéaire de Motomura ou log-normal de Preston.

Dans le meilleur des cas, qui est de loin celui reproduit sur la figure 1, où la totalité des Nématodes est prise en compte (6.000 individus), on obtient un ajustement seulement approximatif, selon Inagaki (1967), au premier modèle avec un coefficient de corrélation linéaire égal à 0,961. Cet ajustement n'est guère meilleur avec le modèle de Preston et vient donc corroborer les conclusions de Shaw *et al.* (*op. cit.*) qui notent que seuls les amalgames d'échantillons permettent de soutenir la réalité du modèle log-normal.

1) Choix d'un modèle

D'après l'ensemble de nos données, il semble bien que l'on soit ici en présence d'une distribution allongée (nombre à effectifs faibles plus élevé que ne le prévoient les modèles simples envisagés) : c'est pourquoi, le modèle de Paréto a paru particulièrement approprié. Comme « théoriquement, le meilleur modèle est celui qui s'ajuste le mieux aux données » (Daget 1976, p. 75), c'est ce dernier qui a été testé.

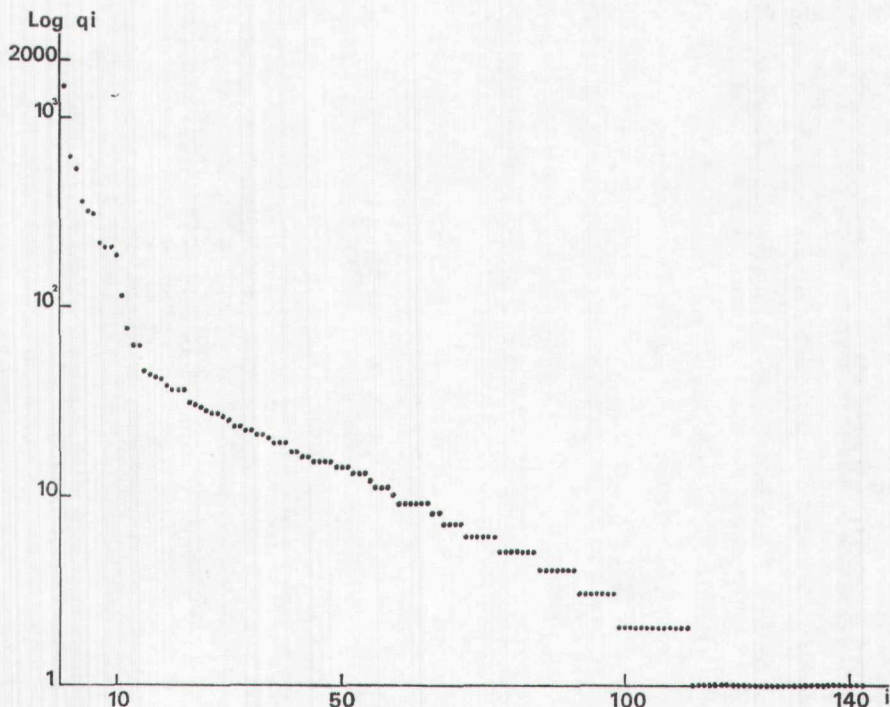


FIG. 1.

Distribution d'abondance de l'ensemble des Nématodes du chenal de la Baie de Morlaix, prélèvements et stations confondus (6.000 individus).

La loi de Paréto (1897) est de la forme $y = ax^{-\alpha}$, soit, après transformation, $\log. y = \log. a - \alpha \log. x$. Ce modèle s'applique à certains phénomènes économiques comme la répartition du nombre de revenus y supérieurs à x , ce qui correspond à une répartition de ressources entre les individus d'une communauté classés dans les différentes catégories d'une certaine hiérarchie. Il est bien connu que la loi parabolique — qui est de la forme de celle de Paréto — exprime la compétition à l'intérieur d'un système (von Bertalanffy, 1973).

Cette loi se traduit directement par une courbe en forme de J inversé et, en données logarithmiques, par une droite de régression dont la pente (m) qui mesure une progression géométrique, correspond à un indice de diversité dont les variations peuvent être facilement suivies.

2) Ajustement d'un modèle de Paréto

Chaque échantillon étant caractérisé par le nombre d'espèces qui le constituent et le nombre d'individus appartenant à chacune de ces espèces, il suffit alors de regrouper les espèces par classes d'effectifs (n 1 espèces représentées par au moins un individu, n 2 espèces par deux individus, ... n i espèces par i individus) et de les ordonner par ordre décroissant du nombre d'espèces de chaque classe. L'exemple du prélèvement d'été 1980 à la station 1 est détaillé sur le tableau 1.

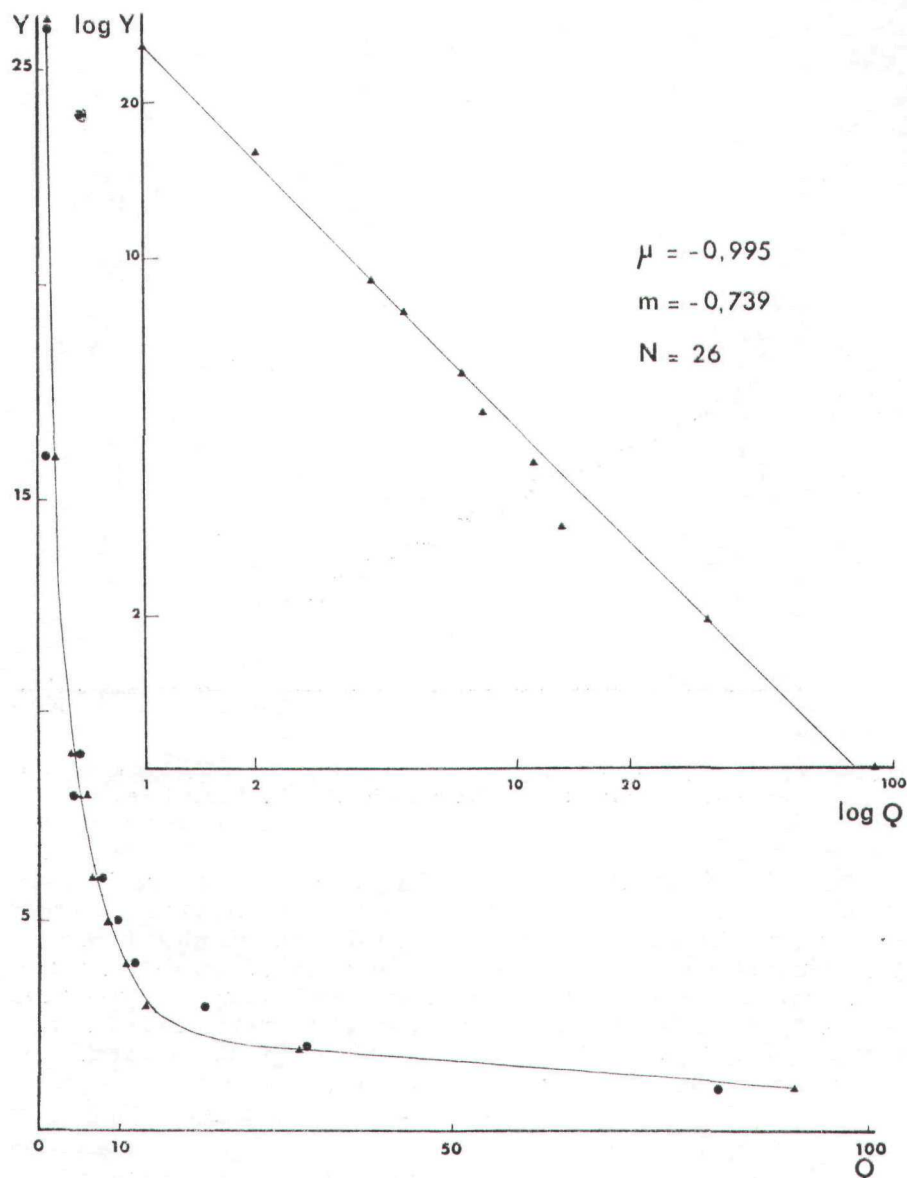


FIG. 2.

Ajustement du modèle de Paréto à une distribution d'abondance : échantillon de 200 Xématodes prélevés à la station 1, en été 1980.

TABLEAU 1.

a) Distribution d'abondances (i, qi) des 26 espèces de Nématodes, 200 individus identifiés, station 1, août 1980.

b) Nombre d'espèces (y) représentées par un même nombre minimum (q) d'individus ; q' = valeur théorique (Paréto) de ce nombre d'individus.

i	qi	i	qi	q (ind)	y (sp)	q'
1	91	14	2	1	26	1,0
2	32	15	2	2	16	1,9
3	13	16	2	4	9	4,2
4	11	17	1	5	8	4,9
5	8	18	1	7	6	7,3
6	7	19	1	8	5	9,3
7	5	20	1	11	4	12,6
8	5	21	1	13	3	18,6
9	4	22	1	32	2	32,1
10	2	23	1	91	1	82,1
11	2	24	1			
12	2	25	1			
13	2	26	1			

Graphiquement, les résultats paraissent bons (fig. 2) : les points représentatifs des données observées (triangle) coïncident généralement avec ceux des données théoriques (cercle plein) sur la courbe en J inversé. En données logarithmiques, ils s'alignent en s'écartant assez peu de la droite représentant le modèle ajusté. La formule du coefficient de corrélation linéaire permet d'apprécier le degré d'ajustement : sa valeur est dans l'ensemble satisfaisante (tableau 2), à l'exception de l'automne 1980 pour la station 6 (0,879) : elle atteint 0,995 aux stations 1 et 2 pendant l'été et la station 2 pendant l'automne 1980. Les valeurs du X^2 confirment ce résultat. L'ajustement de nos données au modèle

TABLEAU 2.

Valeurs numériques calculées du coefficient de corrélation (r) et de la pente (1/m) ; ajustement de distributions d'abondances au modèle de Paréto. X^2 exprimés en probabilité.

Stations et périodes	Nb. sp.	r	m	X^2 (p)	Stations et périodes	Nb. sp.	r	m	X^2 (p)
1. aut. 78	41	0,956	1,031	0,03	4. aut. 78	26	0,983	0,731	0,23
aut. 79	18	0,974	0,576	0,00	aut. 79	23	0,985	0,650	0,10
prin. 80	26	0,975	0,683	0,00	prin. 80	18	0,972	0,597	0,00
été. 80	26	0,995	0,739	0,80	été. 80	39	0,971	0,983	0,02
aut. 80	13	0,982	0,534	0,22	aut. 80	25	0,975	0,687	0,00
2. aut. 78	45	0,974	1,115	0,47	5. aut. 78	38	0,980	0,860	0,20
aut. 79	42	0,962	1,113	0,44	aut. 79	41	0,974	0,954	0,01
prin. 80	19	0,958	0,671	0,00	prin. 80	36	0,957	0,783	0,00
été. 80	27	0,995	0,760	0,93	été. 80	41	0,964	0,939	0,09
aut. 80	24	0,995	0,698	0,70	aut. 80	28	0,987	0,811	0,84
3. aut. 78	25	0,986	0,677	0,53	6. aut. 78	47	0,990	1,053	0,59
aut. 79	36	0,978	0,913	0,04	aut. 79	48	0,984	1,094	0,48
prin. 80	16	0,960	0,628	0,00	prin. 80	37	0,965	0,864	0,00
été. 80	19	0,985	0,642	0,00	été. 80	53	0,986	1,129	0,69
aut. 80	21	0,986	0,676	0,14	aut. 80	43	0,879	0,950	0,00

de Paréto paraît donc bien convenir : ce qui permet de comparer entre elles les distributions d'abondance, et de voir comment évoluent les peuplements.

Dans un premier temps, afin d'évaluer les fluctuations du peuplement indépendamment des variations saisonnières, ont été considérées

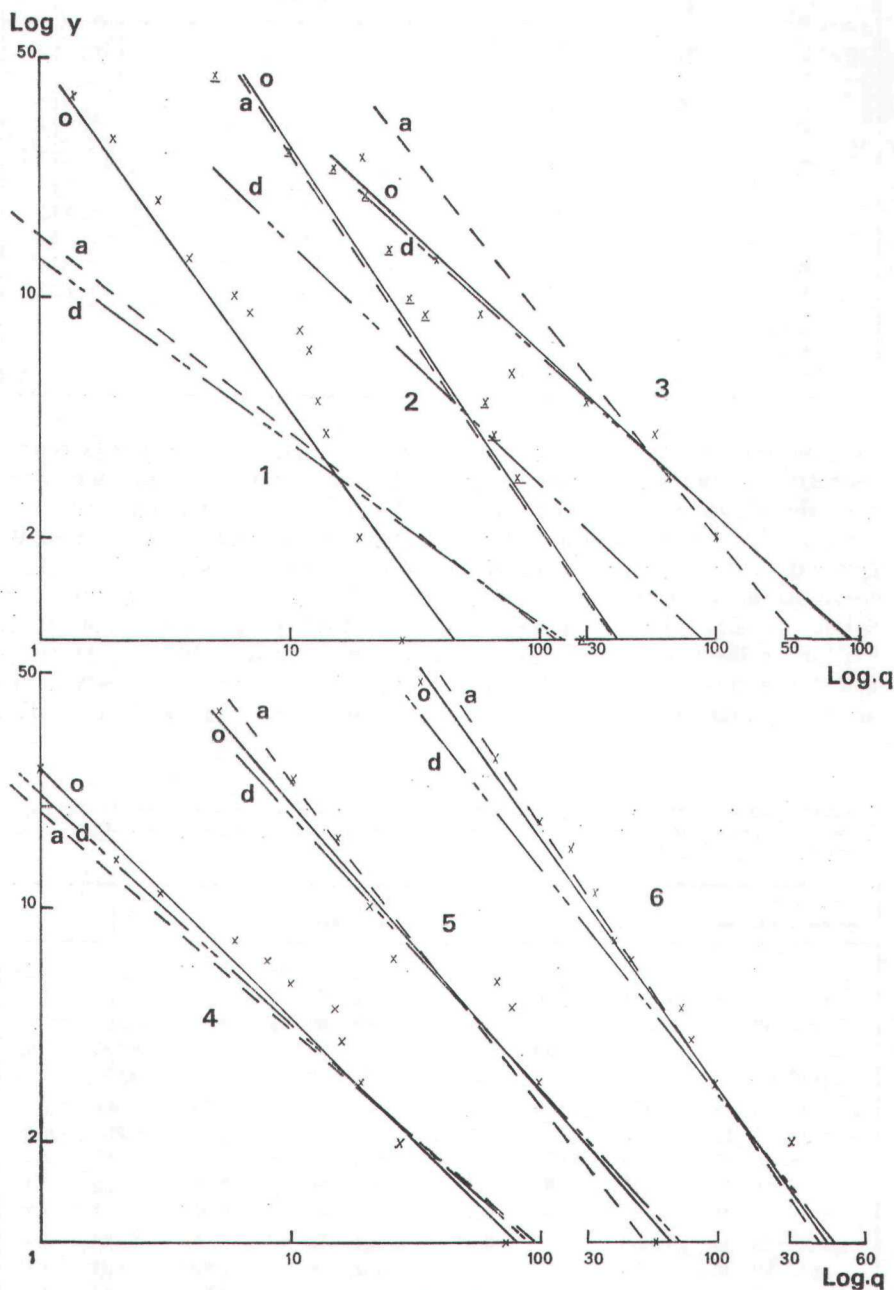


FIG. 3.

Droites d'ajustement de la loi de Paréto — pour les trois périodes automnales (o = 1978; a = 1979; d = 1980), aux six stations du transect. Les valeurs observées sont indiquées pour les échantillons d'automne 1978 uniquement.

uniquement les pentes des droites d'ajustement pour les trois prélèvements automnaux successifs. On peut réunir les six stations en deux groupes : celui de l'amont (stations 1, 2, 3) pour lequel la pente varie fortement d'un prélèvement à l'autre, et celui de l'aval (stations 4, 5, 6) où cette variation est bien moins ample (fig. 3). Cette amplitude entre les valeurs la plus forte et la plus faible dans chaque station est précisée par les rapports suivants : st. 1 = 1,93; st. 2 = 1,59; st. 3 = 1,35; st. 4 = 1,12; st. 5 = 1,18 et st. 6 = 1,15.

Le nombre d'espèces de chacun des peuplements analysés (cf. tableau 2) paraît moins responsable de ces variations que ne le semblent les effectifs des espèces composantes et spécialement des espèces plus abondantes : en effet, dans tous les échantillons, l'espèce la plus abondante (parfois les deux espèces les mieux représentées) est sensiblement moins abondante que ne le prévoit le modèle (tableau 3). Ceci toutefois à l'exception de trois échantillons : automnes 1980 station 1 et station 5, et 1978 station 3.

Si l'on observe à présent les fluctuations de valeur de la pente des droites d'ajustement, non plus seulement pour les trois automnes successifs, mais lors d'un cycle saisonnier (cf. tableau 2), on distingue un accroissement de pente en été. Ici également, l'espèce la plus abondante est sensiblement moins abondante que ne le prévoit le modèle, sauf en été aux stations 1 et 2, et au printemps pour la station 3. Ces modifications de structure peuvent s'expliquer par un bloom estival de *Spirinia parasitifera* essentiellement.

DISCUSSION

Les essais d'ajustement de fréquence des Nématodes à des modèles mathématiques ont conduit à des résultats contestés dans le cas du modèle log-normal, originaux pour le log-linéaire (deux nomocénoses distinctes dans un même micro-environnement). Or, la plupart des auteurs (cf. Platt et Warwick, 1980) supposent que la grande diversité spécifique des Nématodes s'explique par leur remarquable faculté de diviser leur environnement et, en particulier, leur potentiel trophique; il est donc particulièrement intéressant de constater qu'à la structure de leur peuplement peut être ajusté un modèle s'appliquant essentiellement à la répartition des ressources. Dans le cas étudié, le degré d'ajustement, traduit par les coefficients de corrélation linéaire est le plus souvent satisfaisant, quelles que soient la station et la période, bien qu'il s'agisse toujours de populations ayant subi dès le début des observations l'atteinte de la pollution.

Par ailleurs, il est possible de rendre compte de l'évolution des peuplements, et dans tous les cas de l'illustrer parfaitement, en observant comment les droites de Paréto évoluent dans le temps. L'instabilité des stations de l'amont, mise en évidence précédemment (Gourbault, 1984), apparaît ici clairement (fig. 3). En revanche, les stations moyennes du chenal demeurent stables et maintiennent un même équilibre démographique. Celui-ci est conditionné par la nature

granulométrique et topographique du milieu (vase au bord d'une fosse centrale d'accumulation), qui ne permet guère de restructuration de la faune, toujours soumise à des conditions peu favorables à la diversification et où les dominances des espèces les plus abondantes sont fortes. Au cours du temps, il semble que ce soit vers ce type de structure que tendent les stations aval 1 et 2. Peut-être en raison de l'influence de la dynamique hydrosédimentaire, cette dégradation est moins sensible pour la station aval 6, qui laisse apparaître toutefois un moindre degré d'organisation si l'on prend pour référence la loi de Paréto.

L'application de cette dernière aux structures de peuplements de Nématodes serait donc particulièrement satisfaisante dans le cas présent et fournirait une meilleure image des associations d'espèces que celle donnée par le modèle de Motomura, par exemple, où l'une des nomocénoses envisagées ne regrouperait que les espèces rares...

Peu exploitée par les écologistes, la loi de Paréto a été récemment utilisée par Spirov *et al.* (1982) pour décrire la structure spatio-temporelle des populations zooplanctoniques de la mer de Barents, alors que la plupart des travaux sur ce même sujet se réfèrent à d'autres modèles (cf. Frontier, 1980).

Ces recherches ont été effectuées dans le cadre des contrats CNEOX-COB-MUSEUM 79-3957 et 79-5975, avec la collaboration technique de Marie-Noëlle Helléouet.

Summary

Nématodes assemblages data from the Bay of Morlaix channel cannot be suitably processed with the abundance distribution model most frequently used in ecology. On the other hand, the Paréto law used in some economic phenomena studies, dealing with partitioning of resources, is found to be more meaningful in this very case. The pollution impact is merely observed through the slope variations of the adjustment lines.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERTALANFFY, L. von, 1973. — *Théorie générale des systèmes*. Dunod. Paris, 296 p.
- BOUCHER, G., 1979. — Les Nématodes libres des sables fins infralittoraux. Etude *in situ* et expérimentale de la communauté. Thèse Doctorat d'état, Sc. Nat. Orsay, n° 2095, 236 pp.
- BOUCHER, G., 1980. — Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux. *Mém. Mus. nat., série A Zool.*, 14, pp. 1-81.
- CASIEL, J., 1980. — Description des peuplements de Copépodes méiobenthiques dans un système lagunaire du bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distributions d'abondance. *Cah. Biol. mar.*, 21, pp. 73-89.
- DAGET, J., 1976. — Les modèles mathématiques en écologie. Masson éd., 172 pp.
- DAGET, J., LECORDIER, c. et LEVEQUE, c., 1972. — Notion de nomocénose : ses applications en écologie. *Bull. Soc. Ecol.*, 3, pp. 448-462.
- DINET, A. et VIVIER, M.-H., 1981. — Ajustement de la loi de Motomura aux peuplements nématologiques abyssaux du Golfe de Gascogne. *Tethys*, 10, pp. 141-148.
- FRONTIER, s., 1980. — Méthode statistique. Applications à la biologie, la médecine et l'écologie. Masson, Paris (coll. Abrégés), 242 p.

- GOURBAULT, N., 1984. — Fluctuations des peuplements de Nématodes du chenal de la baie de Morlaix. I. Résultats à moyen terme, après pollution par les hydrocarbures. *Cah. Biol. mar.*, 25, pp. 169-180.
- GRAY, J.S., 1981. — Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Mar. Pollut. Bull.*, 12, pp. 173-176.
- GRAY, J.S. and MIRZA, F.B., 1979. — A possible method for detecting induced disturbances in marine benthic communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 10, pp. 142-146.
- INAGAKI, H., 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, 18, pp. 153-166.
- LIE, U., 1969. — The logarithmic series and the lognormal distribution applied to benthic infauna from Puget Sound, Washington, USA. *Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders*, 15, pp. 234-245.
- PARÉTO, v., 1897. — Cours d'économie politique. Lausanne et Paris, Rouge et Cie.
- PLATT, H.M. et WARWICK, R.M., 1980. — The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem. In Systematics Assn. Special Vol. No. 17 (b), *The Shore Environment, Vol. 2: Ecosystems*, J.H. Price, D.E.G. Irvine et W.F. Farnham, eds. Academic Press, London et New York, pp. 729-759.
- ROUGH, R., 1980. — Le système karstique du Baget. X. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondances de la namocénose hypogée. *Annls limnol.*, 16, pp. 1-20.
- ROUGH, R. et BONNET, L., 1976. — Le système karstique du Baget. IV. Premières données sur la structure et l'organisation de la communauté des Harpacticides. *Ann. Spéléol.*, 31, pp. 27-41.
- SHAW, K.M., LAMBERSHEAD, P.J.K. and PLATT, H.M., 1983. — Detection of pollution induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodes. *Marine Ecol. Progr. Ser.*, 11, pp. 195-202.
- SPIROV, A.v., MIKHOILOVSKIJ, C.E., ZELIKMAN, E.A. and KOSLOV, Y., 1982. — En Russe : Statistical analysis of the spacetime population structure of mass-zooplankton species in the Barents-sea. I. a study of large scale spatial population structure. *Biol. nauki*, 10, pp. 61-67.
- WARWICK, R.M. and BUCHANAN, J.B., 1970. — The Meiofauna off the Coast of Northumberland. I. The structure of the Nematode Population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50, pp. 129-146.