

STRUCTURES SPATIO-TEMPORELLES D'UNE POPULATION DE
Ceuthorrhynchus napi GYLL. INSECTE RAVAGEUR DU COLZA.

J. Thioulouse (1), D. Debouzie (1) et Y. Ballanger (2)

(1) Laboratoire de Biométrie, Université LYON 1, 43 Bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

(2) CETIOM, 174 Avenue Victor Hugo, 75116 Paris, France.

Introduction

L'étude des structures spatio-temporelles d'une population naturelle doit être entreprise dans toute étude agronomique pour au moins deux raisons:

- elle permet de mieux comprendre l'organisation de la population, et la façon dont elle est régulée,

- elle est nécessaire pour la mise en oeuvre de plans d'échantillonnage fiables et précis.

De plus, un certain nombre de conditions doivent être remplies pour obtenir des résultats interprétables: tous les stades de développement doivent être étudiés et, au moins dans une première étape, tous les sites de présence des insectes doivent être surveillés. Le choix de la méthode d'échantillonnage est lui aussi très important: seul l'échantillonnage systématique (au sens large, c'est-à-dire en fait la prise en compte de la localisation spatiale des emplacements d'échantillonnage) est effectivement adapté à l'étude des structures spatio-temporelles en biologie des populations.

Enfin, structures spatiales et structures temporelles sont liées: la répartition spatiale des individus d'une population n'a pas de sens si on l'isole des phénomènes dynamiques qui l'ont créée et lui succéderont. De même, l'étude de la dynamique de l'effectif d'une population doit faire référence à la variabilité spatiale des dénombrements, sous peine de n'avoir qu'une faible valeur descriptive ou prédictive.

L'objectif de cet article est de montrer l'existence et l'intérêt de divers types de structures dans une population de charançon de la tige (*Ceuthorrhynchus napi* GYLL.), et de proposer un modèle d'invasion des parcelles de colza basé sur ces structures.

Matériel et méthodes.

La région de St Thomas En Royans (Drôme, France) a été choisie en 1981 par le CETIOM pour étudier le biologie des populations des principaux insectes ravageurs du colza, et en particulier l'altise (*Psylliodes chrysocephala* L.) et le charançon de la tige (*Ceuthorrhynchus napi* GYLL.). Les résultats concernant l'altise ont déjà été analysés (Debouzie *et al.* 1983, Thioulouse *et al.* 1984, Thioulouse 1985, Thioulouse 1987), et nous terminons l'étude de ceux concernant *C. napi* (Thioulouse 1984). Nous nous limiterons dans cet exposé à l'étude du stade adulte.

Le site de St Thomas possède diverses caractéristiques favorables à un isolement de la zone de culture du colza; il est entouré de collines susceptibles de constituer une barrière pour les déplacements des insectes. Chaque année de 1981 à 1985, des contrats passés entre le CETIOM et les agriculteurs ont permis un contrôle des pratiques culturales (absence de traitement insecticide, type de semoir, ...) et des surfaces cultivées, limitées à environ 5 ha et regroupées dans une zone de 2 km². Dans chaque parcelle, une grille carrée de maille égale à 20 m (sauf en 1981-82) est définie, chaque noeud de la grille correspondant à un point d'échantillonnage. En chacun de ces points, diverses techniques de dénombrement des insectes sont utilisées, en fonction de la saison et du stade de développement visé:

- Des cuvettes jaunes en plastique remplies d'eau additionnée de détergent permettent de capturer les adultes. Elle sont enfoncées dans la terre et restent en place du mois de Septembre au mois de Juillet de l'année suivante, l'essentiel des captures ayant lieu aux environs du mois de Mars;

- des coffres mis en place dans les cultures fonctionnent comme coffres à épuisement (dans les colzas de l'année en cours) et fournissent ainsi une bonne estimation des effectifs présents dans la parcelle, ou comme coffres à émergence (dans les parcelles qui étaient cultivées en colza l'année précédente) et permettent d'avoir une estimation des effectifs d'insectes émergeant d'une parcelle;

- des prélèvements et lavages de terre permettent de dénombrer les adultes en phase hypogée;

- d'autres dispositifs servent à capturer les insectes en dehors des cultures: filet fauchoir dans les haies, transects de cuvettes jaunes à travers la zone de culture.

L'ensemble des résultats a été organisé en une base de données, permettant une sélection en fonction de l'insecte étudié, de la méthode de capture, de la période d'analyse, et des parcelles considérées. Diverses méthodes statistiques ont été utilisées pour l'interprétation des données recueillies. Les structures spatiales intraparcellaires ont été étudiées à l'aide de divers tests non paramétriques (Chessel 1978, 1981), qui permettent d'analyser les grilles de dénombrements fournies par l'échantillonnage systématique. Les analyses multivariées (en particulier l'analyse des correspondances) facilitent la description des modifications de ces structures au cours du temps, ainsi que la comparaison des dynamiques des effectifs d'insectes dans les diverses parcelles.

Résultats

Structures temporelles

1- Estimation des effectifs et dynamiques par parcelle.

Le tableau 1 regroupe les estimations des effectifs de *C. napi* au cours des quatre campagnes, dans les parcelles pour lesquelles on dispose de données complètes (envahissement, phase hypogée, émergences). Le fait le plus marquant est l'importance de la variabilité inter-parcellaire des effectifs: par exemple en 1985, 85% des insectes dans le sol proviennent d'une seule parcelle (854).

	Surface (ha)	Nombre de points d'échantillonnage	Envahissement des parcelles	Adultes dans le sol	Emergences
822	1,65	40	10 000	170 000	160 000
832	1,57	40	4 700	270 000	83 000
833	1,26	32	3 400	210 000	44 000
841	0,69	16	2 000	29 000	32 000
842	0,80	18	8 000	240 000	36 000
843	0,98	24	25 000	780 000	410 000
844	1,32	32	26 000	540 000	200 000
845	1,24	33	9 000	410 000	80 000
851	0,93	20	3 000	9 000	N.E.
852	0,99	22	17 000	110 000	N.E.
853	1,23	27	72 000	180 000	N.E.
854	1,87	42	137 000	1 690 000	N.E.

Tableau 1: Effectifs de *C. napi* estimés par parcelle pour les quatre campagnes lors de l'envahissement des parcelles, en phase hypogée, et à l'émergence. En 1981 et 1982, seules figurent les parcelles pour lesquelles on dispose de données complètes, de l'envahissement aux émergences. On a aussi fait figurer la surface et le nombre de points d'échantillonnage pour chaque parcelle. N.E. : non estimé.

Cependant, les paramètres caractérisant les dynamiques varient moins entre les parcelles d'une même année qu'entre deux parcelles d'années différentes (tableau 2). La "fécondité réalisée", calculée comme le rapport des effectifs des adultes dans le sol à ceux observés lors de l'envahissement, est estimée à environ 60 en 1983, 21 à 45 en 1984, et seulement 3 à 12 en 1985; les intervalles de variation ne sont pas chevauchants. L'interprétation de ces différences est sans doute à rechercher dans l'influence des facteurs climatiques (températures et précipitations) et dans les caractéristiques propres du colza ou des parcelles cultivées. Il est actuellement impossible de préciser lesquels de ces paramètres sont pertinents, d'autant plus que certains effets peuvent être difficiles à détecter, comme une courte période printanière à température douce, ou un effet retardé de l'hiver. L'analyse des résultats concernant les autres stades de développement (oeufs et larves) permettront peut-être aussi de mieux comprendre ces variations.

A l'échelle de la zone de culture, les effectifs d'insectes en phase hypogée restent globalement stables au cours des quatre années (sauf peut-être en 1983) avec environ 2 000 000 d'individus. A l'inverse, les effectifs lors de l'envahissement des parcelles augmentent régulièrement (de 35-40 000 en 1982 à 230 000 en 1985).

	Taux de multiplication	"Fécondité réalisée"	Taux de survie
822	16	17	95
832	18	57	31
833	13	62	21
841	16	35	(110)
842	5	30	15
843	16	31	53
844	8	21	37
845	9	45	20
851	N.E.	3	N.E.
852	N.E.	7	N.E.
853	N.E.	3	N.E.
854	N.E.	12	N.E.

Tableau 2: Principales caractéristiques des dynamiques parcelaires. Le taux de multiplication est calculé entre les émergences de la nouvelle génération et les effectifs d'adultes observés lors de l'envahissement de la parcelle. La "fécondité réalisée" est le rapport des effectifs des adultes dans le sol à ceux observés lors de l'envahissement. Le taux de survie (en %) est calculé entre le moi de Juillet (phase hypogée) et les émergences.

2- Cinétiques des captures dans les pièges à eau.

L'analyse des correspondances réalisée chaque année sur les cinétiques de captures de *C. napi* permet de diviser chaque campagne en 3 phases (Thioulouse 1984), représentées dans la figure 1.

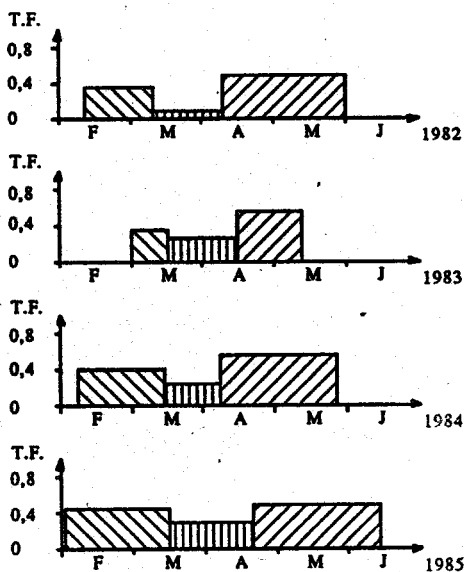


Figure 1: Comparaison des durées des trois phases et de l'évolution du taux de femelles (T.F.) dans les captures de *C. napi* en cuvettes en 1982, 83, 84 et 85.

L'envahissement des parcelles a lieu, en 1983, pendant la première période pour toutes les parcelles, mais des différences entre parcelles apparaissent pour les deux autres années : en 1984, l'effectif maximal des captures n'est observé pendant la première période que dans la parcelle 843 ; de même en 1985, le effectifs d'insectes capturés pendant les deux premières périodes sont presque égaux dans la parcelle 853, traduisant une accumulation plus rapide des insectes dans cette parcelle. Les variations inter-parcellaires des taux de captures selon les trois périodes peuvent être mises en parallèle avec les variations du sex-ratio. Le taux de femelles vaut environ 40% pendant la première période, puis décroît à environ 30% (seulement 10% en 1982), et augmente enfin dans la troisième période pour atteindre une valeur moyenne comprise entre 40 et 50%. L'interprétation biologique de ce phénomène est basée sur un comportement variable des femelles depuis l'envahissement jusqu'à leur mort. Des études détaillées du sex-ratio par parcelle et par période ne montrent pas de différences très marquées entre parcelles. Le comportement des femelles ne serait donc pas différent selon l'état physiologique du colza. Enfin, les variations du sex-ratio peuvent aussi résulter d'une attractivité différente des cuvettes vis-à-vis des femelles au cours de la croissance du colza. Il faut en effet rappeler que les effectifs d'insectes capturés sont influencés par le degré d'activité des insectes (lié aux facteurs climatiques), et par l'existence d'interactions avec le colza (en particulier la densité des plantes).

Structures spatiales

La répartition spatiale de *C. napi* à l'intérieur des parcelles a été étudiée chaque année à partir des résultats des coffres à épaissements et des pièges à eau. Les représentations cartographiques ont été systématiquement complétées par la recherche des échelles d'hétérogénéité grâce à la matrice d'autocorrélation spatiale (Chessel 1981). La figure 2 permet de détailler l'exemple de la campagne 1983.

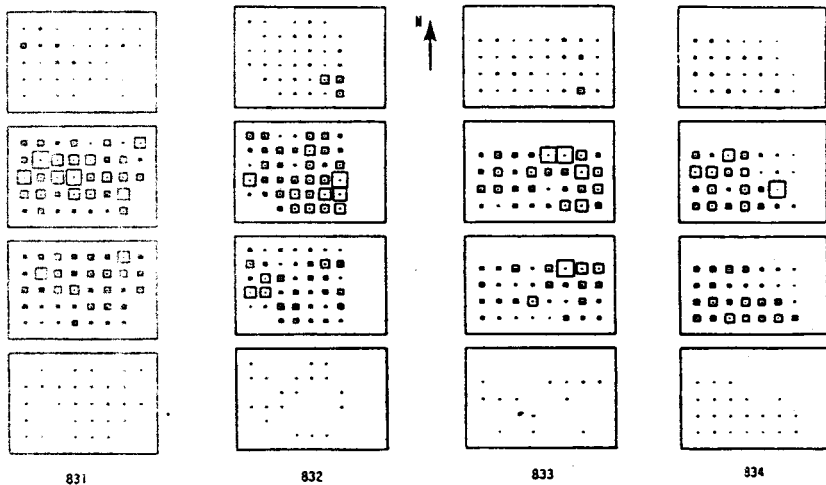


Figure 2: Succession chronologique des cartes de capture des adultes de *C. napi* dans les cuvettes placées dans les quatre parcelles de la campagne 1982-83, les 7, 10, 14 et 17 Mars 1983 (de haut en bas). Les carrés sont de taille proportionnelle à l'effectif d'insectes capturés: le nombre d'insectes correspondant au plus grand carré est de 68 pour les parcelles 831 et 832, 38 pour la parcelle 833, et 86 pour la parcelle 834.

La précision et la significativité des structures spatiales dépendent du déroulement de l'envahissement des parcelles : en 1982-83, il est tardif mais très ponctuel : une seule période de vol bien caractérisée entre le 7 et le 10 mars 1983. Les insectes se déplacent alors massivement vers les parcelles et les structures spatiales observées sont très nettes: gradients et zones sur-infestées. Inversement, en 1985, l'envahissement est précoce et diffus puisque plusieurs vols se succèdent. De

plus, les quatre parcelles sont plus largement dispersées dans la zone de culture. Les structures spatiales intra-parcellaires sont alors beaucoup moins significatives et nettes, sauf dans la parcelle 853, située au centre de la zone.

Modélisation de l'envahissement des parcelles

Nous avons tenté de modéliser le niveau d'infestation des parcelles grâce à une relation faisant intervenir les localisations spatiales relatives des parcelles cultivées en colza l'année en cours et l'année précédente. L'hypothèse sous-jacente à ce modèle est simplement qu'une parcelle est d'autant plus infestée qu'elle est proche d'une parcelle cultivée en colza l'année précédente (et donc d'où proviennent les charançons après leur émergence). Ce modèle peut s'écrire de la façon suivante:

$$N_k = s \sum_{i=1}^T E_i \exp(-a d_{i,k})$$

- avec: N_k : effectif des charançons adultes envahissant la parcelle k
 s : taux de survie calculé entre les émergences et l'envahissement
 T : nombre total de parcelles cultivées en colza l'année précédente
 E_i : effectif de charançons adultes émergeant de la parcelle i cultivée en colza l'année précédente
 $d_{i,k}$: distance euclidienne entre les parcelles i et k
 a : paramètre du modèle traduisant l'influence plus ou moins grande des distances.

Le modèle est d'abord ajusté sur les données de 1984-85: le paramètre a est estimé à 0,29. Cette année là, le taux de survie émergences-envahissement vaut 0,31 (valeur moyenne pour l'ensemble des parcelles, obtenue d'après les résultats des coffres). Les deux paramètres a et s ne sont évidemment pas indépendants. Ils sont supposés constants dans cette première version du modèle; il serait nécessaire dans une seconde étape de les relier à certaines variables pertinentes décrivant les conditions météorologiques.

Les paramètres a et s sont ensuite estimés pour les deux autres campagnes (1983 et 1984). L'accord entre les effectifs observés et prédits par le modèle est satisfaisant (tableau 3).

Le paramètre a traduit l'influence plus ou moins grande des distances entre les parcelles; ainsi, la valeur de la fonction $\exp(-a d)$ où d représente une distance, varie (pour $d = 1$) de 0,37 pour $a = 1$, à 0,74 pour $a = 0,3$. Quand a devient très petit et tend vers zéro, les distances entre parcelles ne jouent quasiment aucun rôle; la contribution de chaque parcelle de l'année précédente est alors simplement proportionnelle à l'effectif des adultes qui émergent. Quand a augmente, l'influence de la distance devient prépondérante, et une parcelle éloignée ne contribuera que très peu à l'infestation, même si beaucoup d'insectes émergent.

Parcelles 1983	831	832	833	834		Total
Eff. Obs.	10,6	4,7	3,4	17,3		360
Eff. Théo.	12,4	7,5	5,9	10,0		360
Parcelles 1984	841	842	843	844	845	Total
Eff. Obs.	2,0	8,0	25,0	26,0	9,0	70
Eff. Théo.	3,0	19,6	25,3	14,9	5,7	69
Parcelles 1985	851	852	853	854		Total
Eff. Obs.	3,0	17,0	72,0	137		229
Eff. Théo.	17,1	40,5	80,9	101		240

Tableau 3: Comparaison des effectifs observés et prédits par le modèle. Les effectifs (à multiplier par 1000) correspondent aux adultes capturés dans les coffres lors de l'envahissement des parcelles.

Le paramètre a varie de 0,3 en 1985 à environ 0,6 en 1983. Selon le modèle, l'influence de la distance serait beaucoup moins prononcée en 1985 que les années précédentes; des interactions entre les

valeurs du paramètre α et les conditions d'invasion, i.e. l'existence d'un ou plusieurs vols, seraient à rechercher lorsqu'on disposera d'une série de données temporelles plus longue.

L'examen du tableau 3 indique aussi une surestimation des effectifs pour les parcelles 832, 841 et 842, 851 et 852, et corrélativement des sous-estimations pour les parcelles 834, 844 et 854. Ces écarts ne sont pas quelconques: les parcelles dont l'effectif est sous-estimé se trouvent toutes les trois près du cours d'eau situé au Nord de la zone (la Bourne).

L'application du modèle pour des avertissements agricoles est envisagé à une échelle régionale. Dans ce but, des expérimentations sont en cours pour préciser l'influence des distances séparant un champ de colza de ceux cultivés l'année précédente dans le cas d'un milieu ouvert. Le but pratique à atteindre serait de pouvoir définir des cultures à haut risque d'infestation et d'autres à faible risque; l'application d'insecticides pourrait alors être rationalisée.

REFERENCES

- CHEssel D., 1978. Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In: Biométrie et Ecologie, Legay J.M. et Tomassone R., Eds., 1, 45-135.
- CHEssel D., 1981. The spatial autocorrelation matrix. *Vegetatio*, 46, 177-180.
- DEBOUZIE D., THIOULOUSE J., et BALLANGER Y., 1983. Structures spatiales et temporelles des infestations chez l'altise d'hiver du colza, *Psylliodes chrysocephala* L. . Actes du 6ème Congrès International sur le colza, Paris, 17-19 Mai 1983, p. 1065-1070.
- THIOULOUSE J., 1984. Le charançon de la tige du colza (*Ceuthorrhynchus napi* GYLL.): étude de la dynamique d'infestation des cultures d'une commune par piégeage en cuvettes jaunes enterrées. Informations Techniques du CETIOM, 86, 3-8.
- THIOULOUSE J., DEBOUZIE D., et BALLANGER Y., 1984. Structures spatiales et temporelles des populations d'un ravageur du colza (*Psylliodes chrysocephala* L. (Col., *Chrysomelidae*)) dans plusieurs parcelles de cultures. *Acta Oecologica, Oecologia applicata*, 5, 4, 335-353.
- THIOULOUSE J., 1985. Structures spatio-temporelles en biologie des populations d'insectes. Application à l'étude de l'altise du colza (*Psylliodes chrysocephala* L.): résultats méthodologiques et biologiques. Thèse de 3ème cycle, Lyon.
- THIOULOUSE J., 1987. Spatial and temporal structures in a winter rape pest (*Psylliodes chrysocephala* L.) population : methodological proposals and biological interpretations. *Journal of Applied Ecology*, 24, sous presse.