

APPROCHE MATHÉMATIQUE D'UN EQUILIBRE BIOLOGIQUE A TROIS ANTAGONISTES : EXEMPLE DU PALMIER A HUILE, DE *COELAENOMENODERA MINUTA* UH. ET DE SES PARASITES D'OEUF

René LECOUSTRE et Philippe DE REFFYE

I RÉSUMÉ

Les recherches menées initialement à la demande de l'IRHO/CIRAD et d'un organisme de développement agricole de Côte d'Ivoire ont eu pour but d'appliquer à la biologie les méthodes mathématiques de la recherche opérationnelle afin de développer de nouveaux types de modèles d'interactions biologiques performants et qui simulent au mieux les données naturelles observées.

Les modèles mis au point reposent sur la mise en équations d'interaction des paramètres biologiques clés des espèces ou des variétés antagonistes. Le modèle de dynamique des populations permet, en outre, de simuler, en vue de leur optimisation, les résultats d'interventions par pulvérisation de pesticides.

II INTRODUCTION ET HISTORIQUE

L'IRHO, Département Oléagineux du CIRAD, mène depuis 1972 un programme de lutte intégrée contre *Coelaenomenodera minuta*, principal ravageur de *Elaeis guineensis* en Afrique Occidentale. Ce programme de recherches a été entrepris à la demande de PALMINDUSTRIE, Société de Développement du Palmier à Huile en Côte d'Ivoire.

Des études sur la dynamique des populations au champ ont montré que, très généralement, les générations successives ne se recouvrent pas, ce qui entraîne une discontinuité dans les cycles préjudiciable au développement des parasites de larves et d'oeufs; ce sont ces derniers qui assurent l'essentiel du contrôle naturel des populations du ravageur.

L'introduction, en Côte d'Ivoire, de parasites larvaires d'autres hispines de palmacées de pays étrangers n'a pas permis de contrôler biologiquement le ravageur. Il est donc actuellement nécessaire d'intervenir avec une gamme étendue d'insecticides, pour varier leur utilisation, mais aussi les utiliser avec prudence et économie.

Pour optimiser leur emploi, une connaissance des interactions plante ravageur, hôte parasites, est donc indispensable ainsi que leur quantification. Seule une modélisation mathématique adaptée au problème permet, en effet, de simuler la dynamique des populations puis d'y tester l'action éventuelle d'interventions humaines ou d'accidents à effets connus.

III MODELISATION DES INTERACTIONS BIOLOGIQUES DE BASE

III.1 MESURE ET SIMULATION DE L'ATTAQUE DU PALMIER A HUILE PAR SON RAVAGEUR

III.1.a Etudes préliminaires

III.1.a-1 Distribution du nombre d'oeufs par lieu de ponte

Les femelles du ravageur pondent leurs œufs par groupes de 1 à 12. Les lieux de ponte les plus fréquents sont ceux à 2 ou 3 œufs.

La loi mathématique qui a servi à modéliser numériquement cette distribution caractéristique rend compte d'un phénomène de fragmentation de stocks, c'est la loi lognormale [1].

III.1.a-2 Architecture et croissance du palmier à huile

Le stipe du palmier est formé à partir d'un bourgeon orthotrope à croissance continue qui émet des palmes composées d'environ 300 folioles, les 100 de la partie médiane sont sensiblement de surface semblable. L'âge d'une palme est assez bien déterminé par sa localisation dans la couronne.

En première approximation, durant la phase continue de croissance de la plante (5-25 ans), la plus exposée aux attaques du ravageur, la surface foliaire d'une plantation reste constante par renouvellement des palmes tombées ou coupées.

III.1.b Mise en évidence du processus aléatoire de contagion

Nous avons pris le lieu de ponte comme unité d'attaque du ravageur sur le végétal. On distingue alors des attaques récentes, caractérisées par la présence d'au moins un œuf non incubé ou d'un parasite d'œuf vivant dans le lieu de ponte, et des attaques anciennes.

On peut schématiser, biologiquement, l'activité de ponte du ravageur comme suit: les œufs sont pondus sur les folioles selon une certaine loi d'arrivée, ils restent des œufs vivants jusqu'à la fin de l'incubation, jusqu'à ce qu'ils meurent, etc...

Nous nous situons dans un processus de file d'attente, bien connu en recherche opérationnelle. Sans perturbation biologique, le nombre de lieux de ponte vivants devrait alors suivre, selon cette théorie, une loi de Poisson.

Dans notre cas particulier, une forte déviation systématique est mise en évidence entre cette loi théorique et les distributions observées: il n'y a plus de folioles indemnes de lieux de ponte mais aussi plus de folioles très infestées pour une même attaque moyenne.

Un phénomène de contagion, mis en évidence par observation de folioles plus ou moins infestées, permet d'expliquer cette déviation. Le nombre de lieux de ponte déjà présents sur la foliole affecte, en augmentant sa probabilité, la loi d'arrivée des nouveaux cas.

La loi mathématique engendrée par ce phénomène est de la famille de la loi binômiale négative (LEGAY [4] et NEYMANN [8]). Cette loi est également très proche de celle du processus de croissance des populations développé par KENDALL [2].

Ce seul modèle mathématique, dont les paramètres se calculent aisément à partir de la moyenne et de la variance des distributions observées, permet de décrire et d'expliquer la distribution et la répartition

des attaques du ravageur sur un palmier, de les simuler en interfaçant un logiciel d'architecture des plantes [9]. Les feuilles les plus basses sont les plus attaquées car ce sont les plus vieilles, il y a accumulation des attaques dans le temps, contagion entre les attaques ce qui augmente encore le précédent phénomène.

III.2 MESURE DU PARASITISME ET DE LA MORTALITÉ DES OEUFS

L'observation montre qu'il existe des lieux de ponte vierges d'attaque de parasites, ou sans mortalité; d'autres, au contraire, entièrement parasités, ou morts ainsi que tous les cas intermédiaires. L'attaque des parasites, ou la mortalité sont donc aléatoires.

La distribution de ces événements doit, théoriquement, être binômiale. Or la confrontation des classes observées à cette distribution théorique fait apparaître une divergence systématique que ce soit pour des lieux de ponte à 2, 3, 4 ou 5 œufs.

En effet, les classes où tous les œufs sont parasités, ou morts, celles où tous les œufs sont sains sont, contrairement à la distribution binômiale, les plus représentées. Il faut donc en conclure l'existence d'une autocorrélation pour ces événements, phénomène déjà décrit par REFFYE [9].

On suppose, pour modéliser cette autocorrélation, que la réalisation d'un événement à l'étape K ne dépend que de la réalisation de l'étape précédente, K-1. Appelons r le taux de couplage, c'est-à-dire la probabilité pour que les événements des étapes K-1 et K soient les mêmes sans que le hasard en soit la cause. Les événements à K-1 et K se réaliseront avec les probabilités suivantes:

$$P(1,1) = rb + (1-r)b^2$$

$$P(1,0) = b(1-r)(1-b)$$

$$P(0,1) = (1-b)(1-r)b$$

$$P(0,0) = r(1-b) + (1-r)(1-b)^2$$

On remarque que si $r=0$, on obtient la distribution binômiale (2,b) et que si $r=1$ le couplage est total et seules sont représentées les classes extrêmes.

Les probabilités pour des groupes de 3, 4, 5, 6 et 7 événements successifs se calculent aussi aisément. Les ajustements des classes observées à cette distribution théorique, dont les paramètres sont calculés par le maximum de vraisemblance confirment la validité de ces hypothèses.

Notons que les événements œuf mort et œuf parasité peuvent être confondus en un seul événement œuf détruit, les ajustements restent alors tout à fait satisfaisants, ce qui laisse pressentir une corrélation entre ces deux événements.

Des expériences biologiques conduites dans ce sens mettent en évidence que les parasites s'attaquent indifféremment à des œufs normaux ou non embryonnés, ces derniers se dessèchent généralement s'ils ne sont pas parasités et sont comptabilisés alors comme œufs morts. On montre également que certains œufs parasités ne permettent pas le développement du parasite, que celui-ci y meure ou que l'œuf, trop lésé, se décompose ou se dessèche avant le développement total du parasite.

Dans les lieux de ponte à 3 œufs on peut alors ajuster parfaitement, en calculant les 6 paramètres par le maximum de vraisemblance, les 10 classes observées à la loi théorique explicitée ci-dessous pour des lieux de ponte à 2 œufs.

Soient P, M, D les probabilités respectives des événements parasité, non embryonné ou anormal, dessèchement après parasitisme et R_p, R_m, R_d leurs taux de couplage respectifs. Nous noterons v, un œuf vivant, m un œuf mort et p un œuf parasité lors de l'observation.

Les événements composés se réalisent avec les probabilités suivantes:

$$P(v,v) = (1-P)((1-R_p)(1-P)+R_p)(1-M)((1-R_m)(1-M)+R_m)$$

$$P(v,m) = (1-P)((1-R_p)(1-P)+R_p)2M(1-M)(1-R_m)+2P(1-R_p)(1-P)D(1-M)$$

$$P(m,m) = (1-P)((1-R_p)(1-P)+R_p)M((1-R_m)M+R_m)$$

$$+ 2P(1-R_p)(1-P)(1-D)M+P((1-R_p)P+R_p)D((1-R_d)D+R_d)$$

$$P(p,m) = 2P(1-R_p)(1-P)(1-D)M+P((1-R_p)P+R_p)2D(1-D)(1-R_d)$$

$$P(p,v) = 2P(1-R_p)(1-P)(1-D)(1-M)$$

$$P(p,p) = P((1-R_p)P+R_p)(1-D)((1-R_d)(1-D)+R_d)$$

IV. MODELISATION ET SIMULATION DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE COELAENOMENODERA ET DES INTERACTIONS AVEC SES PARASITES D'œUFS ET LE PALMIER A HUILE

IV.1 ETUDE DE L'EVOLUTION DE CERTAINS PARAMETRES CLES EN CONDITIONS SEMI NATURELLES

D'importantes études biologiques ont été réalisées sur la reproduction du ravageur, la réduction de ses populations et sur les évolutions respectives des populations au sein des mêmes plantations.

Ces études précisent les convergences d'évolution de divers paramètres clés de la dynamique des populations (LECOUSTRE, MARIAU comm. pers.) tout en démontrant l'existence de différences systématiques de fécondité moyenne liées aux arbres sur lesquels sont installées les cages d'élevage du ravageur. La fécondité moyenne des femelles du ravageur, la mortalité indépendante du parasitisme sont très liées au climat, en particulier au déficit de saturation de l'air; le taux de parasitisme évolue simultanément sur tous les sites d'une même plantation.

Ces considérations montrent que même si les mesures diffèrent d'un palmier à l'autre, les évolutions des populations sont synchrones. Ainsi la plante, son ravageur et ses parasites d'œufs forment un système clos au sein d'une plantation de palmiers à huile.

IV.2 MODELISATION D'UN EQUILIBRE BIOLOGIQUE A TROIS ANTAGONISTES PALMIER, COELAENOMENODERA, PARASITES

Les fondements théoriques des équilibres biologiques ont été établis par LOKTA, VOLTERRA et KOSTITZIN [3], ils reposent sur un certain nombre d'hypothèses indispensables qui ne sont pas en accord avec le problème présent. En particulier, les phénomènes de croissance des populations d'insectes ne sont pas continus, la dynamique de la surface foliaire des palmiers relève plutôt d'un processus d'usure et de renouvellement que d'un processus de naissance et de mort.

IV.2.a MODELISATION DE LA CROISSANCE DU PALMIER

La surface foliaire est comptabilisée en unités qui correspondent à la consommation d'un ravageur au cours de son développement; la surface d'un palmier est alors d'environ 15 000 "équivalents *Coelaenomenodera*". Les attaques sont alors modulées selon les surfaces disponibles et donc selon le degré de défoliation et l'âge des palmes.

La croissance du palmier dans sa phase continue produit une surface foliaire sensiblement constante, le modèle de croissance de la plante comportera donc un palier qui résulte du renouvellement approximativement constant du feuillage.

IV.2.b MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE COELAENOMENODERA

Si on part du temps 0, avec un effectif F_0 de ravageurs au stade œufs: ceux-ci vont éclore, se développer en larves, nymphes et finalement adultes qui vont, à leur tour, se mettre à pondre selon une courbe caractéristique de l'espèce. Cette courbe est la réponse à l'impulsion F_0 par analogie à la théorie du signal (soit $G(x)$ cette courbe).

Le développement d'une population du ravageur, en système clos, sans autre contrainte qu'une mortalité $(1-C_i)$ à chaque instant donnerait au temps T:

$$F_T = \sum_{i=0}^{T-1} \sum_{j=1}^{T-i} C_j F_i G(T-i)$$

IV.2.c MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES PARASITES d'OEUFS

La connaissance biologique de ces parasites est moins précise que celle concernant le ravageur. Cependant les données acquises sur des espèces voisines permettent de considérer que le développement est équivalent à celui de *Coelaenomenodera*, avec un cycle biologique trois fois plus court.

IV.2.d ETUDE DE L'EQUILIBRE COELAENOMENODERA PALMIER

A chaque ponte du ravageur, on fait attaquer le feuillage du palmier par les effectifs larvaires survivants, chaque palme est défoliée proportionnellement à sa surface restée indemne.

Avec cette seule interaction, on remarque la disparition totale des cycles de population que l'on observe dans la nature. La limitation des populations du ravageur donne lieu à un palier.

IV.2.e ETUDE DE L'EQUILIBRE COELAENOMENODERA PARASITES

On confronte chaque émergence de groupes de parasites avec le stock d'œufs dans lesquels ils peuvent pondre. Les modalités de l'attaque sont telles que la recherche des œufs par les parasites est très active.

Avec cette seule interaction, les cycles naturels sont restitués fidèlement; la localisation et l'ampleur des pics de population sont respectées.

IV.3 APPLICATIONS PRATIQUES

Des simulations effectuées, à partir de populations naturelles observées sur une parcelle de plantation, montrent que la variation de la valeur d'un seul des paramètres du modèle peut modifier notablement l'évolution conséquente de la dynamique des populations.

La souplesse de ce modèle permet, en outre, de simuler toutes sortes d'accidents et d'interventions humaines qui modifie l'un ou l'autre des paramètres, en particulier les interventions chimiques par pulvérisation de pesticide.

Le seul stade vulnérable aux insecticides est le stade adultes, lorsque ceux-ci se trouvent à l'extérieur des feuilles. Les adultes des parasites sont eux aussi vulnérables dans ce cas.

L'objectif actuel des traitements est de tuer le maximum d'adultes du ravageur, avant que les femelles n'aient eu le temps de pondre. On remarquera qu'on ne tient pas compte des données biologiques relatives aux réductions naturelles de populations, en particulier de l'action des parasites oophages. Or, dans le cas d'un équilibre à trois antagonistes, l'efficacité d'une intervention est complexe car elle entraîne des mortalités chez le ravageur et ses parasites. L'efficacité différée du traitement est parfois alors inverse de l'efficacité attendue de l'effet instantané.

Pour simuler une intervention, on caractérise le traitement appliqué par son efficacité instantanée sur le ravageur et ses parasites ainsi que par ses dates de réalisation. En faisant alors varier empiriquement le nombre et les dates des interventions, on trouve des solutions d'intervention meilleures que d'autres.

V. CONCLUSION

La modélisation de l'attaque du palmier à huile par son ravageur d'Afrique de l'Ouest a permis de mettre en évidence un certain nombre de paramètres nécessaires pour décrire entièrement la situation. Les phénomènes d'accumulation et de contagion ont été dégagés.

L'enchaînement des événements liés au parasitisme, au dessèchement des œufs a été entièrement décrit et les équations de probabilité des événements posées. Il est alors possible de donner un meilleur estimateur de la mortalité hors parasitisme et de fournir le seul estimateur abordable de la mortalité des parasites.

Il a été possible de réaliser, à partir des hypothèses biologiques issues des observations effectuées depuis plusieurs années, un modèle discret d'équilibre biologique à trois entre le palmier à huile, le *Coelaenomeno-dera minuta* et ses parasites d'œufs. Ce modèle repose sur des paramètres clés et des équations qui rendent compte de la croissance, du développement des populations et de leurs interactions.

Ce modèle doit permettre de réaliser des essais d'optimisation d'interventions chimiques.

VI BIBLIOGRAPHIE

[1] AITCHISON J., BROWN J.A.C., 1981. The lognormal distribution with special references to its uses in economics.

University of Cambridge, Dept of Applied Economics, Monograph:5 Cambridge University Press, U.S.A., 1981.

[2] KENDALL M.G., 1945. Naissance de populations. *Biometrika*, 35, p. 6-15, 1945.

[3] KOSTITZIN V.A., 1939. *Mathematical Biology*. Harrap, London, 1939.

[4] LEGAY J.M., 1963. A propos de la répartition de la Cécycdomyie du hêtre, *Mikiola fagi*. Un exemple de distribution binômiale négative. *Ann. Epiphyties*, 14 (1), p49-56, 1963.

[5] LECOUSTRE R., de REFFYE Ph., 1984. Contribution à la mise au point d'une lutte intégrée contre *Coelaenomenodera minuta* Uh., principal ravageur de *Elaeis guineensis* en Afrique de l'Ouest - Modélisation de la dynamique des populations de *Coelaenomenodera* et applications pratiques. *Oléagineux*, Vol. 39, n°10, Octobre 1984.

[6] LECOUSTRE R., de REFFYE Ph., 1986. Contribution à la mise au point d'une lutte intégrée contre *Coelaenomenodera minuta* Uh., principal ravageur de *Elaeis guineensis* en Afrique de l'Ouest - Approche mathématique d'un équilibre biologique naturel palmier, *Coelaenomenodera minuta* et ses parasites. Document IRHO, 226 pp., LA ME BP13 BINGERVILLE Côte d'Ivoire.

[7] LECOUSTRE R., de REFFYE Ph., 1986. Contribution à la mise au point d'une lutte intégrée contre *Coelaenomenodera minuta* un., principal ravageur de *Elaeis guineensis* en Afrique de l'Ouest - Théorie de la mesure et de la simulation de l'attaque du palmier à huile par son ravageur - Théorie de la mesure et de l'estimation de l'extension des attaques du ravageur sur les plantations de palmiers à huile - applications pratiques. *Oléagineux*, Vol. 41, n°8-9, Août-Septembre 1986.

[8] NEYMAN , 1965. In: *Problèmes d'Écologie: l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson et C^{ie}. Paris, 1965.

[9] de REFFYE Ph., 1979. Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au *Coffea robusta*. Thèse Université Paris Sud, Centre d'Orsay, 17 Sept. 1979.