

Ent.

IVe COLLOQUE d'ECOLOGIE, 24-25-26 avril 1969
Laboratoire de Zoologie de l'E.N.S., 24 rue Lhomond, PARIS 5ème

APPLICATION DES METHODES D'ANALYSE DEMOGRAPHIQUE AUX POPULATION
S
d'Oryctes rhinoceros (L.)

par

Claude HAMMES

Chargé de recherches à l'ORSTOM. Laboratoire d'Entomologie de Lutte Biologique
Centre ORSTOM. B.P. n° 4. NOUMEA, Nlle-Calédonie

S O M M A I R E

INTRODUCTION

BIOLOGIE de l'INSECTE. NATURE des DEGATS. ASPECT du PROBLEME
à WALLIS

- A. BIOLOGIE. NATURE des DEGATS.
- B. ASPECT du PROBLEME à WALLIS.

ASPECT des POPULATIONS

- A. Les METHODES d'ECHANTILLONNAGE.
 - . Méthodes directes.
 - . Méthodes indirectes.
- B. Les POPULATIONS.
 - . Caractéristiques des populations d'Oryctes
 - . Type de représentation des populations en démographie.
 - . Modèles de populations utilisés en démographie et possibilités d'application aux populations d'Oryctes.

O. R. S. T. O. M.

Collection de Références

n° B 4655 ep 1

26 MAI 1971

ca

INTRODUCTION

L'Oryctes rhinoceros (L.), originaire de l'Asie du sud-est fut signalé pour la première fois dans le Pacifique au début de ce siècle aux îles Samoa ; depuis, ce Dynastide a envahi de nombreuses îles du Pacifique dont Wallis en 1931, seul territoire français où le parasite sévit actuellement.

De 1931 à 1940, l'application de mesures prophylactiques très strictes a maintenu les pullulations de ce ravageur du cocotier à des niveaux économiquement tolérable, mais depuis 1940, l'abandon de toute espèce de lutte a entraîné une forte recrudescence des dégâts et actuellement on peut considérer la cocoteraie wallisienne comme très sérieusement menacée.

BIOLOGIE DE L'INSECTE. NATURE DES DEGATS. ASPECTS DU PROBLEME A WALLIS.

A. BIOLOGIE. NATURE DES DEGATS.

Le développement de l'Oryctes rhinoceros s'effectue dans des gîtes de reproduction constitués principalement par des troncs de cocotiers morts et des amas de matières végétales en décomposition ; accessoirement, d'autres essences que le cocotier peuvent constituer des gîtes de reproduction.

L'accouplement, la ponte, le développement des oeufs des trois stades larvaires et la nymphose se font dans ces gîtes. L'adulte seul est capable de quitter ces gîtes pour aller se nourrir dans la couronne des cocotiers vivants et y causer le dégât en pénétrant dans le coeur du cocotier et en y creusant une galerie. Les ébauches foliaires sont ainsi plus ou moins abimées, voir sectionnées et la feuille qui s'épanouit un an plus tard présente une ou plusieurs entailles caractéristiques. Cette mutilation tend à perturber le bon état physiologique du cocotier en réduisant ses surfaces foliaires, ce qui se traduit principalement par une baisse de la production en noix de coco. L'adulte, en période d'alimentation, reste dans le coeur du cocotier une dizaine de jours, on considère qu'il passe un tiers de sa vie en période d'alimentation et deux tiers dans les gîtes de reproduction ; il y a plusieurs prises de nourriture pendant la durée de la vie imaginaire.

Les auteurs ayant étudié le développement des Oryctes en laboratoire et en conditions naturelles attribuent aux différents stades les durées suivantes :

| | |
|---------------------------|----------|
| oeuf | 13 jours |
| 1er stade larvaire | 19 - |
| 2ème stade larvaire | 21 - |
| 3ème stade larvaire | 60 - |
| Nymphe | 20 - |
| Adulte | 100 - |

Le cycle complet de l'insecte peut donc durer 8 mois.

B. ASPECT DU PROBLEME A WALLIS.

Wallis est une petite île de 75 km² au climat équatorial chaud et humide soumise au régime des alizés. Plus de la moitié de sa surface constitue une cocoteraie naturelle croissant au milieu des cultures vivrières et des zones à caractère forestier ; le cocotier est considéré par les Polynésiens comme une plante providentielle aux utilisations multiples, mais qui n'a jamais fait l'objet d'une culture rationnelle. Comme le remarque J. BARRAU, le paysage agricole de Wallis n'a pas changé depuis 130 ans et ce petit territoire reste comme un exemple d'agriculture polynésienne typique demeurée quasiment intacte après plus d'un siècle de contact avec la civilisation européenne.

Quel que soit le mode d'occupation de la terre (cultures vivrières, jachères ou forêts), le cocotier se trouve toujours concurrencé par d'autres espèces végétales ; rien n'est plus irrationnel sur le plan agronomique mais cette grande diversité de conditions sur une surface aussi restreinte présente sur le plan écologique, un terrain d'étude particulièrement intéressant.

La manière la plus évidente d'aborder un problème de ce genre était de mettre en évidence son importance en mesurant par exemple le pourcentage de palmes attaquées de manière à établir une carte des dégâts. Dans ce cas particulier, en raison de la grande diversité de la cocoteraie, les méthodes classiques de quadrillage étaient inapplicables ; il a été préférable de dresser tout d'abord une carte des zones de végétation de laquelle ressortait un certain nombre de types de cocoteraies ; dans chacun de ces types de cocoteraies, plusieurs séries de 20 cocotiers ont été retenues pour y effectuer le dénombrement des palmes endommagées.

Cette étude a montré que les dégâts se situaient très généralement au-dessus d'un seuil économiquement tolérable, et que les principaux facteurs qui les conditionnaient étaient les suivants :

- la densité en cocotiers,
- la densité en gîtes de reproduction,
- l'accessibilité des gîtes,
- la silhouette des cocotiers (facteur qui relève du comportement de l'adulte qui s'abat toujours sur les cocotiers les plus visibles).

ASPECT DES POPULATIONS

A. LES METHODES D'ECHANTILLONNAGE.

Elles peuvent être classées en deux groupes : les méthodes directes et les méthodes indirectes, c'est-à-dire, le recensement des populations dans les gîtes de reproduction et les couronnes et le dénombrement des dégâts sur les feuilles.

Avant de poser ces différentes définitions, il est indispensable d'avoir une idée exacte du développement de la feuille du cocotier et de l'inflorescence qui lui correspond. Le schéma de FREMOND décrit parfaitement les phénomènes.

Les différents auteurs ayant étudié Oryctes affirment que l'attaque a lieu entre le 17ème et le 24ème mois du développement de la feuille juvénile. C'est le seul élément nouveau qu'il est souhaitable d'apporter au schéma ; il apparaît alors par simple lecture que les dégâts causés n'apparaissent sur la jeune feuille qu'un an environ après l'attaque.

D'autre part, le rythme moyen de sortie des palmes est de 9 à 12 par an en fonction de l'état physiologique du cocotier.

La jeune feuille demande donc près de 3 ans avant d'entrer dans sa phase d'élongation rapide et de s'épanouir et elle reste verte pendant plus de 2 ans. Les 20 à 30 palmes que l'on peut observer sur un cocotier donnent une image des dégâts causés de 1 an à 3 ans auparavant.

Ces éléments précis permettent d'aborder avec plus de rigueur la définition des différentes méthodes utilisables.

1. Les méthodes indirectes

Lecture de l'ensemble des palmes

C'est la mesure de la moyenne des attaques pendant 2 ans, elle n'est pas représentative de la population, à un moment donné, mais donne une idée des populations présentes de 3 ans à 1 an auparavant.

Elle reste cependant fort intéressante pour un premier aperçu de l'importance des dégâts ou une première visite de territoire infesté. Plusieurs mesures de ce genre à 1 an d'intervalle peuvent donner une idée précise de la tendance de la population.

Lectures des dernières palmes

Les dégâts mesurés remontent alors à 1 an à peu près ; cette mesure ne peut être considérée comme un échantillonnage, en effet, même en mesurant la dernière ou les deux dernières palmes sorties, il est extrêmement difficile de rattacher cette lecture au moment précis de l'attaque car l'Oryctes n'endommage pas toujours les mêmes ébauches foliaires en creusant sa galerie et l'erreur de lecture à l'ouverture de palmes peut être de plusieurs mois.

ETUDE CHRONOLOGIQUE DU DEVELOPPEMENT D'UNE FEUILLE ET DE L'INFLORESCENCE QUI LUI CORRESPOND

| Temps écoulé | Evolution de l'inflorescence | Evolution de la feuille | |
|---|--|---|---|
| 1er mois | | 1ère ébauche décelable - feuille juvénile N° 1 | ↑ |
| 4ème mois 14ème mois | 1ère ébauche décelable Différenciation de la spathe externe | | |
| 20ème mois | Différenciation de la spathe interne | | ↓ |
| Période où l' <u>Oryctes</u> cause des dégâts 24ème mois 26ème mois | Ebauche de la fleur femelle | 24ème feuille juvénile | |
| 27ème mois | Ebauche de la fleur mâle | | ↑ |
| Apparition des dégâts 31ème mois 37ème mois | Ouverture de l'inflorescence | 1ère feuille ouverte 8ème feuille ouverte | ↓ |
| 42ème mois | Début de la formation de l'endosperme de la noix | | ↑ |
| 49ème mois 52-58ème mois | Maturité des noix | 22 à 30 feuilles ouvertes et dernière feuille vivante | |
| | | | ↓ |

Phase juvénile

Elongation rapide

Phase adulte

.2. Les méthodes directes

La méthode consiste à procéder sur une aire bien déterminée à une prospection systématique de tous les gîtes de reproductions et à un dénombrement des différents stades présents dans ces gîtes. C'est la seule mesure qui permette de chiffrer la population réelle présente sur l'aire étudiée au moment de l'expérience.

Cette méthode est à notre avis la seule à constituer un véritable échantillonnage. La prospection des adultes dans les couronnes permet de mesurer la fraction complémentaire de population en période d'alimentation.

Intérêt des différentes méthodes d'échantillonnage dans le cas de Wallis

Compte tenu de l'aspect très varié de la cocoteraie wallisienne, les méthodes directes apparaissent comme les seules valables ; elles ont été utilisées pour nos recensements de populations. Dans les grandes cocoteraies industrielles, la mesure des dégâts peut cependant permettre d'évaluer avec plus de rigueur les populations réelles. A Wallis, la densité, l'âge et l'état physiologique des cocotiers sont beaucoup trop variables pour que le résultat obtenu puisse être considéré comme significatif.

Si l'objectif que l'on s'est fixé n'est pas à proprement parler l'étude des populations, la lecture des dégâts peut être considérée comme une approximation satisfaisante, dans le cas contraire, il faudra avoir recours aux méthodes directes. L'étude des populations devra donc être menée à partir d'échantillonnage dans les gîtes de reproduction ; l'emploi des méthodes indirectes n'est souhaitable que pour les mesures moyennes ou de tendances des populations, ceci toujours dans des périodes relativement anciennes ; elles ont de ce fait un caractère complémentaire.

B. LES POPULATIONS.

.1. Caractéristiques des populations d'Oryctes.

La somme des prélèvements effectués en utilisant les méthodes directes représente un échantillon de la population globale à un instant t ; c'est une sorte de recensement.

Les populations d'Oryctes sont caractérisées par la présence simultanée de tous les stades du développement de l'insecte ; lors de plusieurs prélèvements consécutifs à un intervalle de temps donné, la composition de la population ne varie pas.

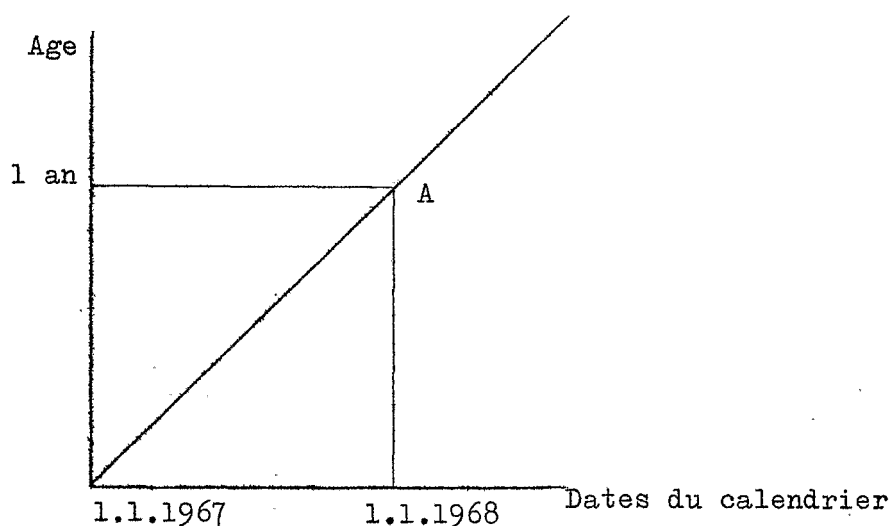
Cependant, certains stades se rencontrent toujours en plus grand nombre que d'autres, ce qui est normal si l'on considère leur durée respective ; mais, dans un recensement de ce genre, il est impossible à partir de cette forme de présentation des résultats de mettre en évidence les réductions qui interviennent au cours du développement, car on n'observe pas de générations distinctes, mais une multitude de générations qui se chevauchent.

Ce type de population présente plus d'affinité avec une population humaine, qu'avec des populations animales classiques ; ceci nous a amené à chercher dans l'analyse démographique une méthode pouvant s'adapter) ce cas particulier.

.2. Types de représentation des populations en démographie.

La représentation classique des événements démographiques est constituée par le diagramme de Lexis.

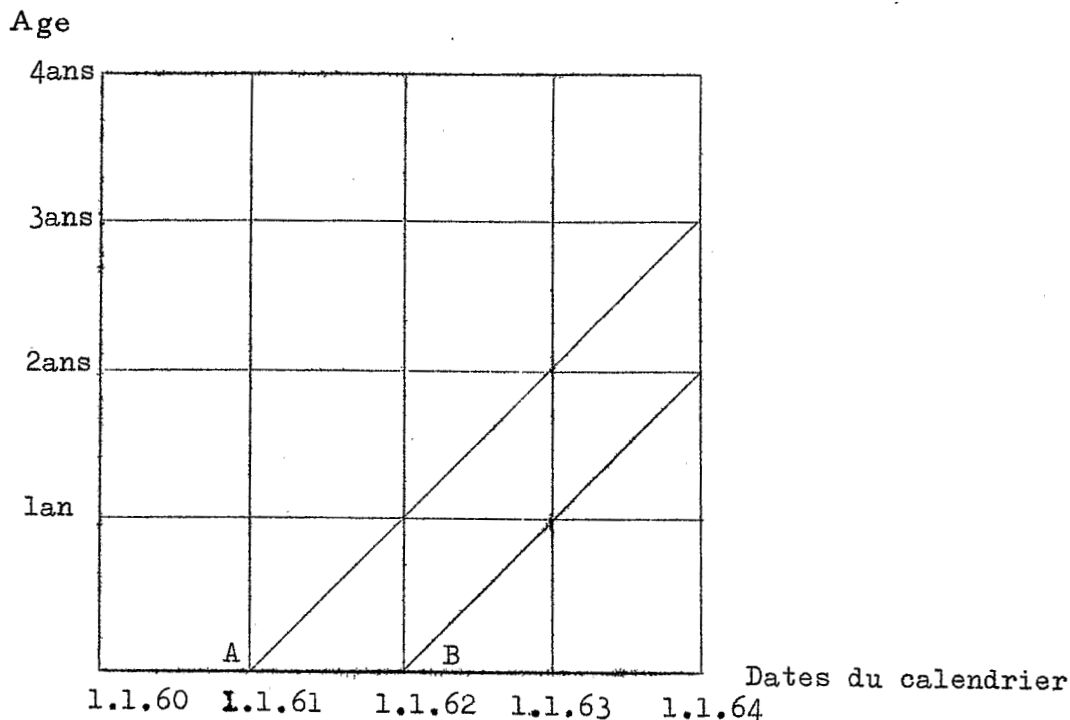
On figure sur deux axes perpendiculaires, d'une part les dates du calendrier, et d'autre part les âges. A l'origine, un individu est repéré à l'instant de sa naissance au point d'intersection des deux axes ; à mesure que le temps s'écoule, ce point se déplace sur la bissectrice de l'angle formé par les deux axes ; il correspond à l'évolution de l'individu.



Ce diagramme est plus généralement présenté sous forme de quadrillage (quadrillage de Lexis) puisqu'il correspond à des études portant sur plusieurs années.

Il permet de déterminer l'emplacement des lignes de vie d'une génération ou d'une cohorte d'individus nés entre les dates A et B ; l'évolution de cette cohorte est figurée par les bissectrices partant de A et B.

Cette représentation permet de suivre dans le temps, le cheminement d'une cohorte quelconque, c'est-à-dire d'un ensemble d'individus ayant subi le même type d'évènements démographiques dans un laps de temps donné.



Il est également intéressant d'introduire ici la notion de cohorte fictive. Pour reprendre l'exemple de PRESSAT, nous envisageons le décès d'une année de calendrier concernant des personnes appartenant à une centaine de générations. Pour représenter ceci, PRESSAT imagine une cohorte fictive de 10.000 nouveaux nés et fait parcourir à cette génération tous les âges de la vie en supposant que les décès s'y produisent avec la même intensité qu'aux divers âges relevés sur une année.

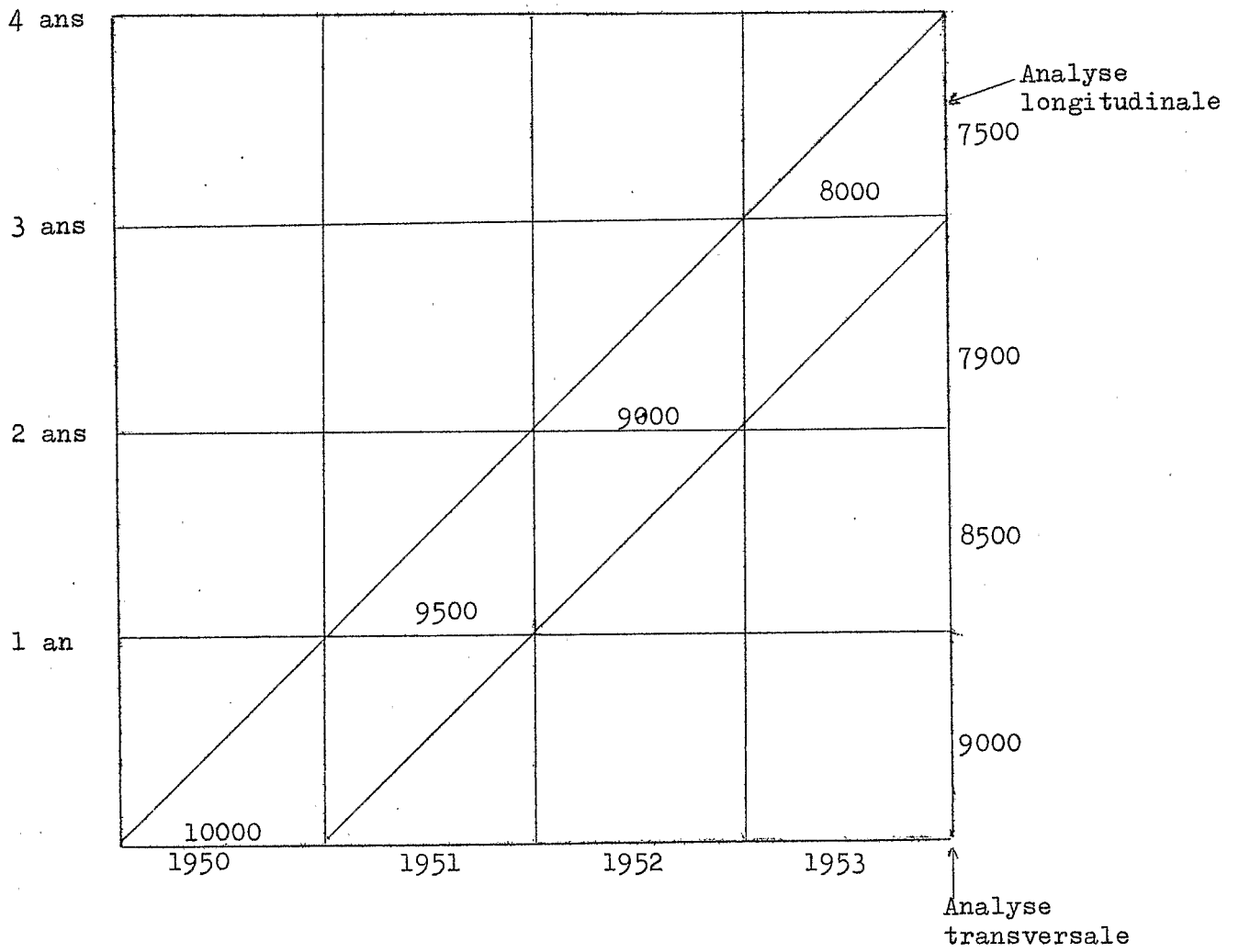
Grâce à cette transposition, il traduit la situation de la mortalité d'une année en langage applicable à une génération.

Toutefois, cette transposition correspond à deux types d'analyses bien différents, qui peuvent être définis comme suit :

Lorsque l'analyse démographique s'applique aux événements vécus par une même cohorte, on dit que l'on fait de l'analyse longitudinale ;

Lorsque l'étude s'applique à une catégorie d'évènements vécus par un ensemble de cohortes durant une année ou un groupe d'années, on dit que l'on fait de l'analyse transversale.

Les événements réunis par une analyse longitudinale s'inscrivent dans un couloir oblique et ceux réunis dans une analyse transversale dans un couloir vertical du diagramme de Lexis.



.3. Modèles de populations utilisés en démographie et possibilités d'application aux populations d'Oryctes.

En démographie, les types de populations sont des modèles théoriques que l'on déduit d'une table de mortalité. Dans le cas particulier de l'Oryctes, l'obtention de la table de vie s'avèrera très délicat voire impossible, en raison du chevauchement des générations ; les seules mesures dont on disposera seront des relevés de la structure de la population par âge ; pour utiliser le langage des démographes, on peut dire que nous disposons seulement de renseignements fournis par le recensement mais pas de ceux qui seraient fournis par un état civil ; la seule analyse possible dans les diagrammes de Lexis est donc transversale.

Le problème que nous avons essayé de résoudre était de savoir si dans certaines conditions, à partir de renseignements obtenus par recensement, on pouvait mettre en évidence les événements démographiques survenus au cours d'une période donnée.

Pour les démographes, le seul type de population où les analyses longitudinale et transversale soient identiques est la population stationnaire définie de la manière suivante :

- l'effectif de la population est constant ;
- le nombre annuel des décès et celui des naissances est constant ;
- les effectifs de chaque groupe d'âge et les structures par âge sont invariables ;
- le taux brut de natalité qui est égal au taux brut de mortalité est égal à l'inverse de l'espérance de vie.

Nos observations sur le terrain, ainsi que celles de certains auteurs ayant étudié l'aspect des populations d'Oryctes, nous amènent à considérer comme satisfaisante l'hypothèse que les populations observées peuvent être assimilées à des populations stationnaires ; les renseignements obtenus par recensement pourront mener dans un diagramme de Lexis à des analyses longitudinales et transversales.

Toutefois, les durées des différents stades n'étant pas égales, il conviendra d'étudier le rôle de ce facteur dans la structure par âge de la population et dans le choix d'une unité de temps pour le diagramme de Lexis.

Pour ce faire, nous avons étudié ce que serait la structure par âge d'une population théorique de 100 adultes à l'intérieur de laquelle aucune réduction n'interviendrait au cours du développement.

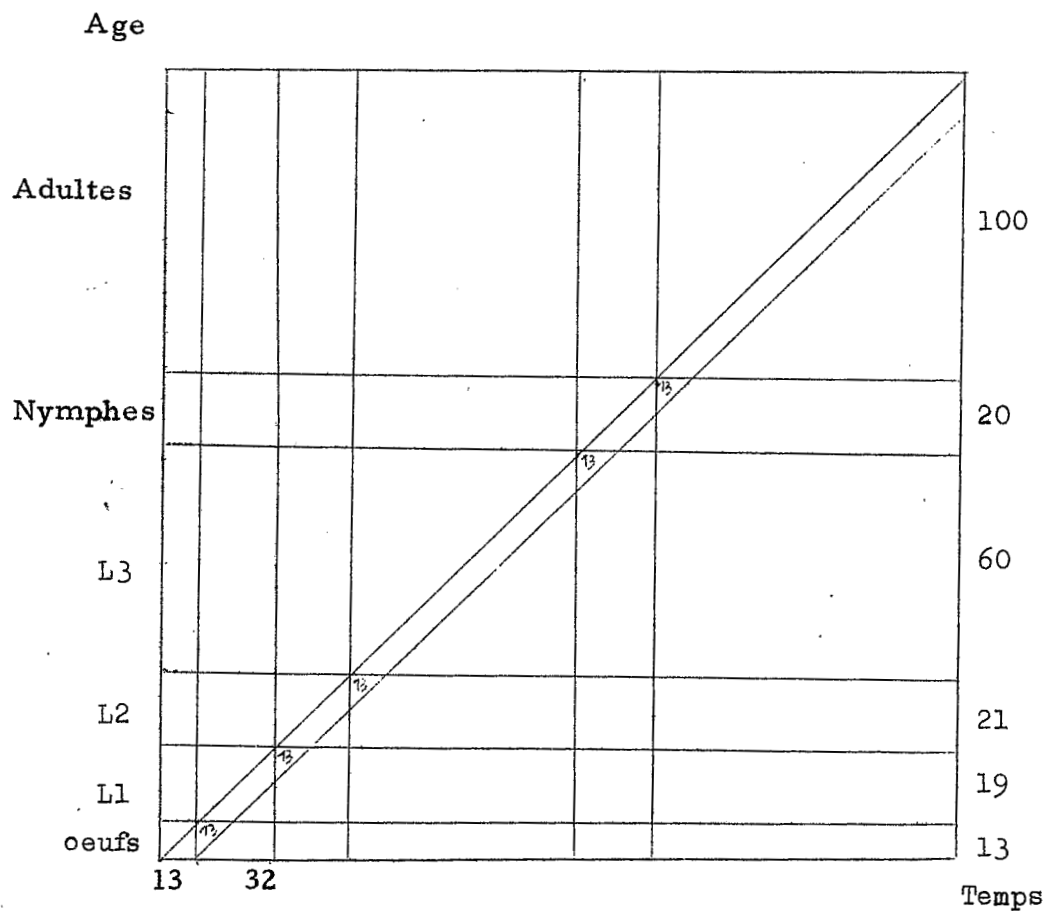
Pour que cette population reste constante dans sa structure par âge, il faut que l'effectif de ces 100 adultes soit intégralement renouvelé pendant la durée de vie moyenne du stade qui est de 100 jours, c'est-à-dire qu'il faut que chaque jour un adulte meure et qu'un autre "naisse" ou plutôt qu'une nymphe se transforme en adulte, il apparait donc que la structure par âge de cette population théorique sera strictement proportionnelle à la durée respective des différents stades.

Elle se présentera comme suit :

| Oeufs | L1 | L2 | L3 | Nymphes | Adultes |
|-------|----|----|----|---------|---------|
| 13 | 19 | 21 | 60 | 20 | 100 |

La notion d'unité de temps étant introduite, on peut maintenant figurer cette population sur un diagramme de Lexis où le temps en jours est porté horizontalement et les anniversaires, c'est-à-dire les durées de stades verticalement.

Si sur ce diagramme, on considère une cohorte fictive de 13 oeufs pondus au rythme de 1 par jour, l'effectif de cette cohorte est conservé tout au long du développement puisqu'il n'y a pas de mortalité dans cette population théorique.



La structure par âge de la population figure dans un ~~col~~ vertical

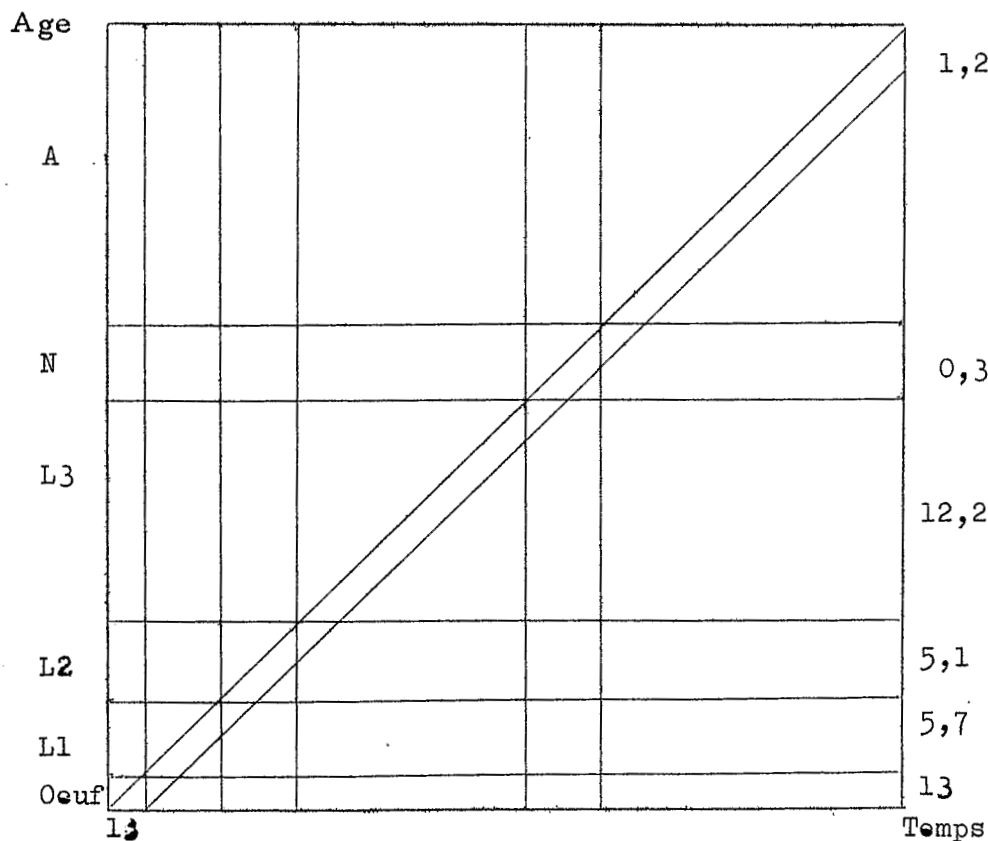
Etudions maintenant la composition de la population réelle ; les échantillonnages effectués sur le terrain donnent l'image d'une population dont la structure par âge se présente de la manière suivante :

| Oeufs | L1 | L2 | L3 | Nymphes | Adultes |
|-------|-----|-----|-----|---------|---------|
| 712 | 316 | 283 | 678 | 16 | 70 |

Pour plus de clarté, ramenons cette population réelle à un effectif de départ de 13 oeufs ; sa structure par âge, toujours identique, se traduira par les chiffres suivants :

| Oeufs | L1 | L2 | L3 | Nymphes | Adultes |
|-------|-----|-----|------|---------|---------|
| 13 | 5,7 | 5,1 | 12,2 | 0,3 | 1,2 |

En considérant maintenant la même hypothèse que précédemment, c'est-à-dire que 1 oeuf est pondu chaque jour, on peut inscrire transversalement dans un diagramme de Lexis le résultat obtenu ci-dessus, mais si l'on figure comme dans le premier cas une cohorte fictive de 13 oeufs, le nombre de survivants au début de chaque stade est inconnu puisque cette population réelle subit des réductions au cours de son développement.



Nous sommes donc en présence de deux populations dont l'effectif de départ est produit par la ponte d'un œuf nouveau tous les jours et dont les recensements à un temps t concernent des âges identiques. Il est alors possible de comparer les deux analyses transversales obtenues.

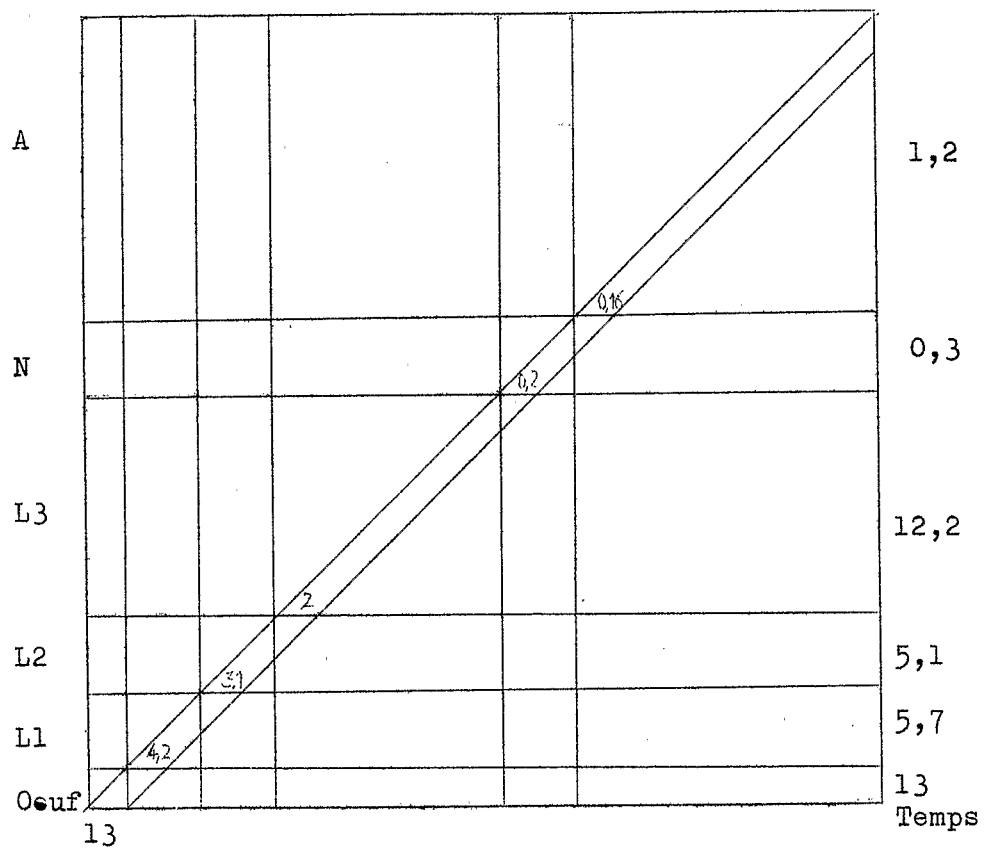
Dans la population théorique, sans facteurs de réduction, un effectif de 13 œufs correspond à un effectif de 19 larves du premier stade ; dans la population réelle ce même effectif de 13 œufs ne correspond plus à 19 L1, mais seulement à 5,7 L1 ; la différence $19 - 5,7$ représente la mortalité entre ces deux stades.

Au tableau ci-dessous figurent les pourcentages théoriques de mortalités cumulées à chaque stade, ainsi calculés :

| Stade | Population théorique | Population réelle | % théorique de mortalité cumulée |
|--------|----------------------|-------------------|----------------------------------|
| Oeuf | 13 | 13 | 68,4 |
| L1 | 19 | 5,7 | 74,4 |
| L2 | 21 | 5,1 | 76,6 |
| L3 | 60 | 12,2 | 98,5 |
| Nymphe | 20 | 0,3 | 98,8 |
| Adulte | 100 | 1,2 | |

Si maintenant, nous reprenons la notion de cohorte fictive, avec un effectif de départ de 13 œufs, on ne retrouvera plus 13 larves du premier stade, mais un nombre inférieur qui peut être calculé à l'aide des valeurs obtenues précédemment pour les mortalités. Les réductions intervenant au cours du développement sont ainsi mises en évidence dans cette analyse longitudinale théorique.

Age



Cette méthode lorsqu'elle est applicable permet de disposer, dès qu'un échantillonnage satisfaisant de la population a été obtenu, d'un schéma théorique de l'évolution dans le temps de cette population.

Dans le cas particulier des Oryctes, le simple dépouillement des résultats des échantillonnages ne permettait pas d'aborder cette question et l'établissement des tables de vie par les voies classiques s'avérait particulièrement délicat voire impossible.

Bien entendu, il faudra toujours s'attacher à montrer que ces populations sont stationnaires ou qu'elles peuvent être considérées comme telles ; cette méthode d'évaluation théorique des réductions et les schémas de populations qui en découlent devront être considérés plus comme une hypothèse de travail que comme un résultat car ils ne dispensent pas l'écologiste d'un très important travail d'identification des facteurs de réductions et de la mise en place des dispositifs expérimentaux qui permettront de mesurer l'importance relative de ces différents facteurs.

BIBLIOGRAPHIE

- BARRAU J., 1963. L'agriculture des îles Wallis et Futuna.
Journal de la Société des océanistes. Tome XIX, déc. 1963.
- FREMOND-ZILLER-de-NUCE. Le cocotier.
B.P. Maisonneuve et Larose.
- GRESSITH J. Linsley., 1953. The coconut rhinoceros Beetle.
Bernice P. Bishop. Museum Bulletin 212.
- PRESSAT R., 1961. L'analyse démographique.
Presse universitaire de France,
- Documents produits par la Commission du Pacifique Sud dans le cadre du
Projet de lutte contre Oryctes rhinoceros.