

COMPORTEMENTS DE PONTE CHEZ LES *CARYEDON* (OLIVIER)



Alex DELOBEL

Table des matières

Un exemple d'étude des distributions de populations:	
l'effet du poids de la graine	1
<i>Annexe 1: Ajustement à une distribution de Poisson</i>	13
<i>Annexe 2: Ajustement à une binomiale négative</i>	14
Influence de la position de la gousse	18
Influence de l'état de la gousse	20
Influence de l'état de la gousse	21
Effet de la position de l'œuf sur la survie larvaire	23



Photo de couverture : : Femelle de *Caryedon dialii* ayant déposé un œuf sur une graine de *Dialium guineense*. Cliché A. Delobel

UN EXEMPLE D'ETUDE DES DISTRIBUTIONS DE POPULATIONS : L'EFFET DU POIDS DE LA GRAINE, UN DES ELEMENTS INTERVENANT DANS CHOIX DU SITE DE PONTE DANS LE GENRE *CARYEDON*

L'observation de la distribution des insectes herbivores parmi les plantes hôtes disponibles nous fournit un ensemble d'informations précieuses sur les stratégies mises en œuvre par les femelles pour utiliser avec le meilleur rendement possible les ressources disponibles.

Chez les insectes séminivores, et en particulier chez les Coléoptères Bruchidae, c'est la femelle qui détermine généralement la plante hôte sur laquelle sa descendance effectuera son développement larvaire. Des observations réalisées au Sénégal sur plusieurs espèces de bruches appartenant au genre *Caryedon* ont montré qu'il n'y a pas toujours concordance entre les possibilités de développement larvaire et le choix par la femelle de la graine sur laquelle s'effectue la ponte (DELOBEL *et al.*, 2000).

L'espèce, le genre ou la famille à laquelle appartient la plante joue un rôle évident dans la détermination du site de ponte, si bien que l'on a pu parler d'"instinct botanique" chez les insectes herbivores (PESSON, 1980). C'est probablement par le truchement de substances allélochimiques que la femelle des Bruchidae identifie les graines qui conviendront au développement de la larve. Cependant, on observe des cas où la femelle pond dans des graines qui ne permettent pas le développement larvaire (DELOBEL *et al.*, 1995), voire sur des cailloux (JOHNSON, 1988 ; SIEMENS *et al.*, 1991, DELOBEL *et al.*, 2000). On peut donc supposer que d'autres facteurs interviennent dans l'identification d'un objet comme support de ponte possible par les femelles. On évoque classiquement la texture de surface (RAINA, 1971; DELGADO *et al.*, 1997), mais la couleur, la forme ont probablement aussi leur importance.

Nous avons cherché à identifier la perception qu'ont les femelles de quelques espèces de *Caryedon* du poids des graines de leurs plantes hôtes. Le poids de la graine a été choisi comme critère de taille, de préférence au volume de la graine, en raison de la facilité de son évaluation. D'autre part, nous avons pu constater que les femelles de *Caryedon* ont une certaine perception du poids de la graine: les graines immatures, contenant un embryon incomplètement développé, sont généralement rejetées par les femelles. ce qui semble indiquer que les dimensions ou le volume d'une graine ne sont pas le seul critère intervenant, mais qu'elles sont capables de percevoir d'une certaine manière la "densité" des graines.

Chez un certain nombre de bruches, on a montré que les femelles procèdent à un "marquage" des graines lors du processus d'oviposition (Mbata, 1992). La graine ainsi marquée est sensée ne plus convenir, au moins pendant un certain temps, aux femelles en quête d'un site de ponte.

L'étude de ce "marquage", qui est souvent assimilé au dépôt d'une phéromone, se fait généralement par comparaison à deux types de distribution classiques: la distribution de Poisson et la distribution binomiale négative (Delobel, 1981). La distribution de Poisson correspond à une ponte au hasard, la distribution binomiale négative à une distribution contagieuse des oeufs. Cependant, des difficultés existent dans l'interprétation des données (Desouhant *et al.*, 1998). D'une part, la transposition des données recueillies au laboratoire doit se faire avec prudence, car le comportement de ponte des femelles peut être très différent

dans les conditions naturelles. Dans le cas des bruches consommatrices de graines dans des gousses imparfaitement déhiscentes, par exemple, certaines graines peuvent être plus difficilement atteintes par l'ovipositeur. D'autre part, une distribution contagieuse peut être le résultat d'une superposition de plusieurs distributions au hasard, en particulier lorsque plusieurs femelles déposent leurs œufs en même temps. Enfin, l'hétérogénéité du substrat de ponte peut conduire à une mauvaise interprétation des données observées. Par exemple, la qualité hétérogène des graines mises à la disposition des bruches peut entraîner le rejet d'un grand nombre d'entre elles par les femelles, de telle manière qu'une distribution apparemment contagieuse (conforme à une distribution binomiale négative) peut masquer une distribution au hasard sur un petit nombre de graines adéquates.

Nos observations, réalisées dans les genres *Caryedon* et *Bruchidius*, dans la nature aussi bien qu'au laboratoire, nous ont montré que les graines présentant un "défaut" visible à l'œil sont rejetées par les femelles d'à peu près toutes les espèces. Il peut s'agir de graines blessées, immatures, difformes, de couleur anormale. D'autres critères déterminent probablement le choix des femelles de bruches. Nous présentons ici les résultats d'une étude menée au laboratoire, et montrant que le poids des graines est un facteur déterminant dans le choix des femelles de *Caryedon*. En annexe sont présentées les méthodes d'ajustement d'une distribution observée aux distributions de Poisson et négative binomiale.

MATERIEL ET METHODES

L'étude a été menée chez trois espèces de *Caryedon*: *Caryedon dialii*, consommateur de graines de *Dialium guineense*; *Caryedon longispinosus*, consommateur de graines de *Acacia raddiana* et *A. senegal*; *Caryedon mauritanicus*, consommateur de graines de *Acacia ataxacantha*, *A. dudgeoni*, *A. macrostachya*, *A. polyacantha*, *A. raddiana*, *A. senegal* et *A. seyal* (DELOBEL *et al.*, 1995).

C. dialii a été obtenu des graines de *D. guineense* provenant de la région de Ziguinchor, *C. longispinosus* de graines de *A. raddiana* provenant de la région de Louga, *C. mauritanicus* de graines de *A. senegal* provenant également de la région de Louga. *D. guineense* est une espèce indéhiscente, *A. senegal* et *A. raddiana* des espèces déhiscentes: les gousses de *A. raddiana* s'entr'ouvrent dès leur maturité, alors qu'elles sont encore sur l'arbre, celles de *A. senegal* s'ouvrent à maturité, et les deux valves se séparent généralement sous l'action du vent.

Les lots de graines ont été triés, les graines brisées, infestées par une bruche ou une larve de Lépidoptère, les graines immatures ont été rejetées; les graines ont été conservées à -18°C jusqu'à une semaine avant leur utilisation. 25 couples de *C. longispinosus*, 25 couples de *C. mauritanicus* et 6 couples de *C. dialii* ont été respectivement mis en présence de graines saines de *A. raddiana*, *A. senegal* et *D. guineense* dans des boîtes de plastiques de 12 cm de diamètre et 14 cm de hauteur, au couvercle pourvu d'un fin grillage. Les adultes n'étant pas nourris, la ponte s'est poursuivie jusqu'à la mort de l'ensemble des femelles, soit une dizaine de jours environ.

Une semaine environ après la mort des femelles, le nombre d'œufs déposés sur chaque graine a été relevé. La distribution observée a été comparée à une distribution théorique de Poisson ayant la même moyenne et à une distribution négative binomiale ayant la même moyenne et la même variance. On rencontre la distribution de Poisson lorsqu'un organisme a des chances égales de se trouver dans chacun des sites échantillonnés, c'est-à-dire lorsque la présence d'un individu dans un site ne réduit ni n'accroît les chances d'un autre individu de se trouver dans le même site (WADLEY, 1950; SOUTHWOOD, 1966). La distribution binomiale négative correspond à des situations où se produit l'agrégation des organismes dans certains sites. Les graines ont été pesées individuellement à l'aide d'une balance Sartorius ME30.

RESULTATS

1. Poids des graines:

Les graines des deux espèces d'*Acacia* ont des poids équivalents, mais la dispersion des poids est plus grande chez *A. senegal* (Tableau 1). Les graines de *D. guineense*, beaucoup plus lourdes, présentent aussi des poids beaucoup plus homogènes.

	Poids moyen (mg ± écart-type)	Poids médian	Poids minimum	Poids maximum
<i>A. raddiana</i>	77.5 ± 14,4	75	24	126
<i>A. senegal</i>	77,9 ± 23,6	75	21	151
<i>D. guineense</i>	167,8 ± 22,6	171,5	99	207

Tableau 1. Poids des graines d'*Acacia raddiana*, *A. senegal* et *Dialium guineense*.

2. Distribution des œufs

2.1. Ponte de *Caryedon longispinosus* sur *Acacia raddiana*

Au total, 562 œufs ont été pondus par les 25 femelles sur les 1028 graines, soit en moyenne 0.547 œufs par graine (Tableau 2).

Nbre d'œufs par graine	Nbre de graines	Poids moyen des graines	Distribution de Poisson	Binomiale négative
0	636	72.42	595.1	629
1	265	83.65	325.3	278.7
2	90	88.62	88.9	88.2
3	31	94.94	16.2	24.2
4	6	94.67	2.2	8.0

Tableau 2. Répartition des œufs de *C. longispinosus* sur graines d'*Acacia raddiana*.

La distribution observée (Fig. 1) diffère significativement ($\chi^2 = 34,0$; $P = 0,001$) d'une distribution de Poisson ayant la même moyenne. Elle ne diffère pas significativement ($\chi^2 = 3,23$; $P = 0,05$) d'une distribution binomiale négative de mêmes moyenne et variance.

Il existe une corrélation positive hautement significative entre le nombre d'œufs sur une graine et le poids de cette graine ($r = 0,465$; valeur critique à $P = 0,001$ et 1026 d.d.l. $< 0,254$). Cette corrélation est représentée par la figure 4.

2.2. Ponte de *Caryedon mauritanicus* sur *Acacia senegal*

Au total, 659 œufs ont été pondus par les 25 femelles sur les 674 graines, soit en moyenne 0.978 œufs par graine (Tableau 3).

Nbre d'œufs par graine	Nbre de graines	Poids moyen des graines	Distribution de Poisson	Binomiale négative
0	364	70.5	253.5	359.7
1	145	79.8	247.9	153.6
2	75	87.5	121.2	76.1
3	43	91.3	39.5	39.4
4	29	97.6	9.7	20.8
5 à 11	18	101.1	2.2	24.5

Tableau 3. Répartition des œufs de *C. longispinosus* sur graines d'*Acacia raddiana*.

La distribution observée (Fig. 2) diffère significativement ($\chi^2 = 258,1$; $P = 0,001$) d'une distribution de Poisson ayant la même moyenne. Elle ne diffère pas significativement ($\chi^2 = 5,8$; $P = 0,05$) d'une distribution binomiale négative de mêmes moyenne et variance.

Il existe une corrélation positive hautement significative entre le nombre d'œufs sur une graine et le poids de cette graine ($r = 0,381$; valeur critique à $P = 0,001$ et 672 d.d.l. $< 0,254$). Cette corrélation est représentée par la figure 5.

2.3. Ponte de *Caryedon dialii* sur *Dialium guineense*

Au total, 82 œufs ont été pondus par les 6 femelles sur les 70 graines, soit en moyenne 1.171 œufs par graine (Tableau 4).

Nbre d'œufs par graine	Nbre de graines	Poids moyen des graines	Distribution de Poisson	Binomiale négative
0	18	160.4	21.7	22.8
1	33	165.5	25.4	24.5
2	14	177.5	14.9	14.2
3 à 6	5	181.6	8.0	8.5

Tableau 2. Répartition des œufs de *C. longispinosus* sur graines d'*Acacia raddiana*.

La distribution observée (Fig. 3) ne diffère pas significativement ($\chi^2 = 4,1$; $P = 0,05$) d'une distribution de Poisson ayant la même moyenne. Elle ne diffère pas non plus significativement ($\chi^2 = 5,4$; $P = 0,05$) d'une distribution binomiale négative de mêmes moyenne et variance.

Il existe une corrélation positive significative entre le nombre d'œufs sur une graine et le poids de cette graine ($r = 0,285$; valeur critique à $P = 0,05$ et 68 d.d.l.: 0,232). Cette corrélation est représentée par la figure 6.

On constate d'autre part que les 13 graines pesant plus de 184mg (soit 18.6% des graines) portent toutes au moins un œuf.

DISCUSSION

Chez *Caryedon longispinosus* et *C. mauritanicus*, la distribution des œufs est conforme à une distribution binomiale, et non à une distribution de Poisson. Par rapport à cette dernière (distribution au hasard), on observe en effet chez ces deux espèces un excédent de graines ne portant aucun œuf ou plus de deux œufs, et au contraire un déficit de graines portant un ou deux œufs.

Ceci indique que la distribution des œufs sur les graines mises à la disposition des femelles n'est pas régulière, car dans ce cas les femelles auraient tendance à ne déposer qu'un seul œuf par graine. Un tel comportement est associé à la possibilité d'identification des graines portant déjà un œuf, éventuellement grâce à une phéromone de marquage des œufs. Il a été mis en évidence chez certains Bruchidae, comme *Callosobruchus maculatus* (F.), la bruche du niébé (MESSINA & RENWICK, 1985).

On constate d'autre part que la ponte ne se fait pas au hasard sur l'ensemble des graines, puisque certaines graines sont préférées à d'autres. L'examen des pontes en fonction du poids des graines montre que ce sont, chez les deux espèces, les graines les plus lourdes qui reçoivent un nombre anormalement élevé d'œufs.

La distribution des œufs de *C. dialii* n'est différente ni d'une distribution de Poisson, ni d'une distribution binomiale négative. Cette absence de significativité est peut-être liée à la faiblesse des effectifs. Cependant, l'examen de la figure 3 révèle un excédent de graines ne portant qu'un œuf, et un déficit de graines ne portant aucun œuf ou plus de deux œufs. Ceci semble indiquer chez les femelles de *C. dialii* une certaine capacité de discrimination des graines portant déjà un œuf. Peut intervenir également le fait que les graines de *D. guineense* présentent un éventail de poids beaucoup plus réduit que dans le cas des acacias: en l'absence de graines très petites ou très grosses, les pontes se répartissent davantage sur l'ensemble des graines que dans le cas de *C. longispinosus* et *C. mauritanicus*.

BIBLIOGRAPHIE

- DELGADO C., COUTURIER G., DELOBEL A., 1997. - Oviposition of seed-beetle *Caryoborus serripes* (Sturm)(Coleoptera: Bruchidae) on palm (*Astrocaryum chambira*) fruits under natural conditions in Peru. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 33 : 405-409.
- DELOBEL A., 1981. - The distribution of the eggs of the sorghum shootfly, *Atherigona soccata* Rondani (Diptera: Muscidae). *Insect Science and its Application*, 2: 63-66.
- DELOBEL A., TRAN M. & SEMBENE M., 2000. - Influence du choix alimentaire sur la fécondité et le développement larvaire des *Caryedon* des Légumineuses (Coléoptères Bruchidae) au Sénégal. *Annales de la Société entomologique de France*, 105 (1): 000-000.
- DELOBEL A., DELOBEL H., TRAN M., SEMBÈNE M. & HAN H.S., 1995. - Observations sur les relations trophiques entre les bruches du genre *Caryedon* (Coléoptères, Bruchidae) et leurs plantes hôtes sauvages au Sénégal. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire Cheikh Anta Diop, Dakar, série A*, 48 : 79-88.
- DESOUHANT E., DEBOUZIE D., MENU F., 1998. - Oviposition patterns of phytophagous insects: on the importance of host population heterogeneity. *Oecologia*, 114: 382-388.
- JOHNSON C.D., 1988. - The possible beginning of adaptation to a new host by bruchid beetles in Venezuela. *Biotropica*, 20 : 80-81.
- MBATA G.N., 1992. - Egg distribution on seeds by *Callosobruchus subinnotatus* (Pic.) (Coleoptera: Bruchidae). *Journal of stored Products Research*, 28: 301-305.
- PESSON P., 1980. - A propos de l'instinct botanique des insectes : un aspect de la co-évolution des plantes et des insectes. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 16 : 435-452.
- RAINA A.K. . 1971. - Comparative resistance to three species of *Callosobruchus* in a strain of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Journal of stored Products Research*, 7: 213-216.
- SIEMENS D. JOHNSON C.D. & WOODMAN R.L., 1991. - Determinants of host range in bruchid beetles. *Ecology*, 72 : 1560-1566.
- SOUTHWOOD T.R.E., 1966. - *Ecological Methods*. Methuen, London.
- WADLEY F.M., 1950. - Notes on the form of distribution of insect and plant populations. *Annals of the entomological Society of America*, 43: 581-586.
- MESSINA F.J. & RENWICK J.A.A., 1985. - Mechanism of egg recognition by the cowpea weevil *Callosobruchus maculatus*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 37: 241-245.

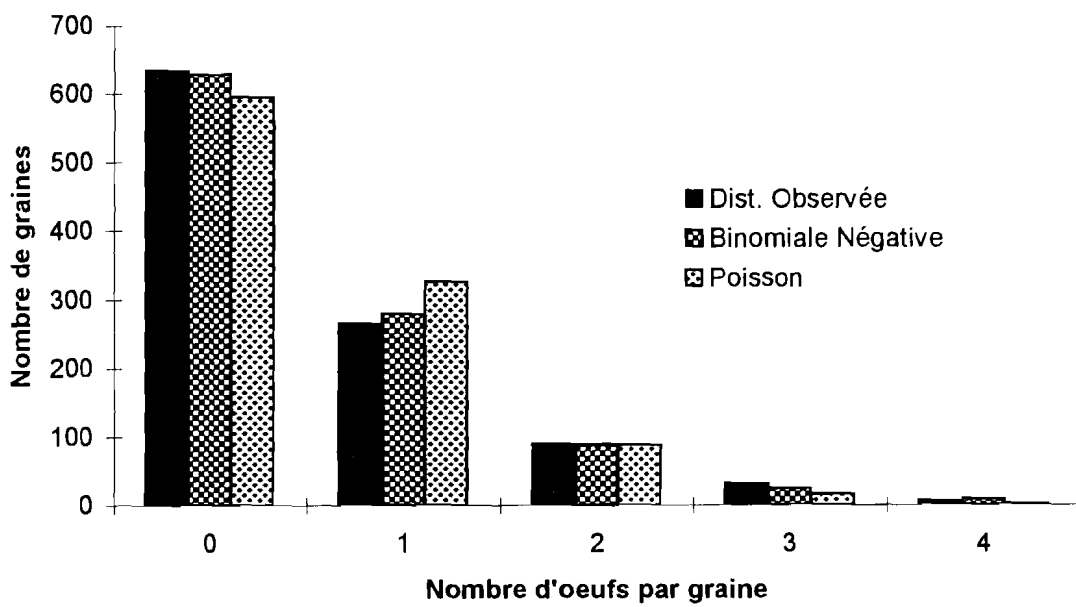


Fig. 1. - Distribution des pontes de 25 femelles de *Caryedon longispinosus* sur 1028 graines de *Acacia raddiana*, comparée aux distributions de Poisson et binomiale négative.

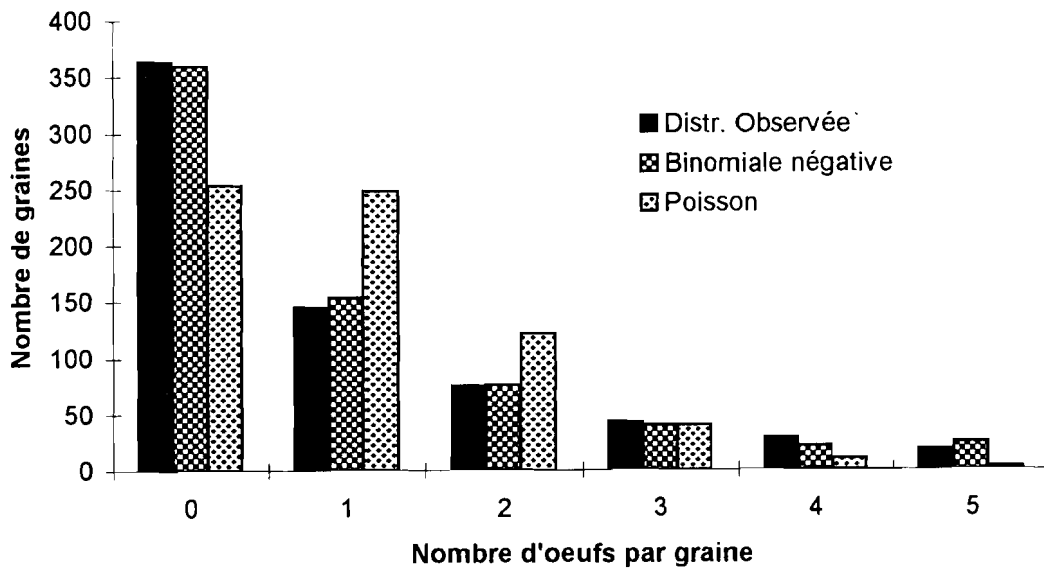


Fig. 2. - Distribution des pontes de 25 femelles de *Caryedon mauritanicus* sur 674 graines de *Acacia senegal*, comparée aux distributions de Poisson et binomiale négative.

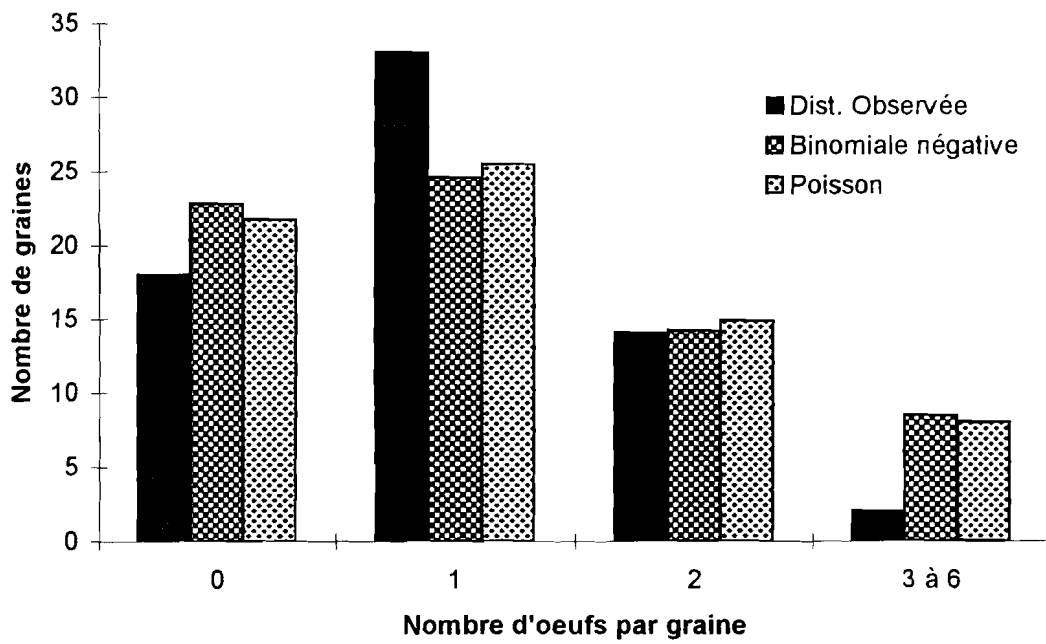


Fig. 3. - Distribution des pontes de 6 femelles de *Caryedon dialii* sur 70 graines de *Dialium guineense*, comparée aux distributions de Poisson et binomiale négative.

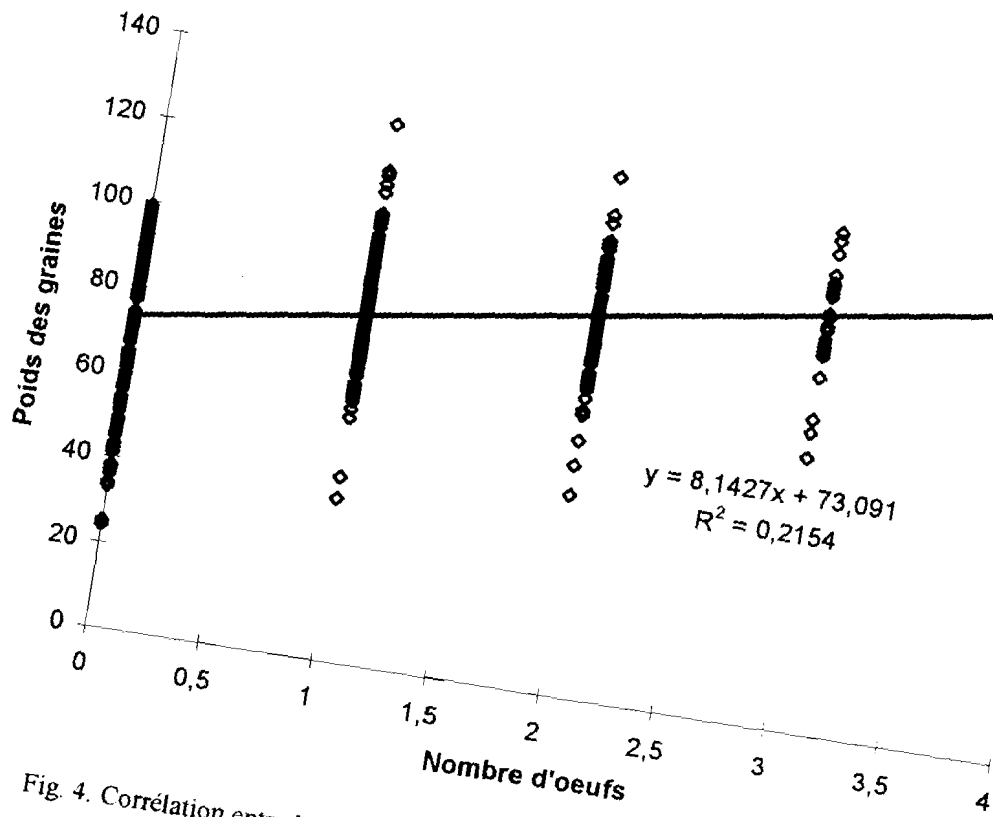


Fig. 4. Corrélation entre le poids des graines de *Acacia raddiana* et le nombre d'œufs déposés par *Carvedon longispinosus*.

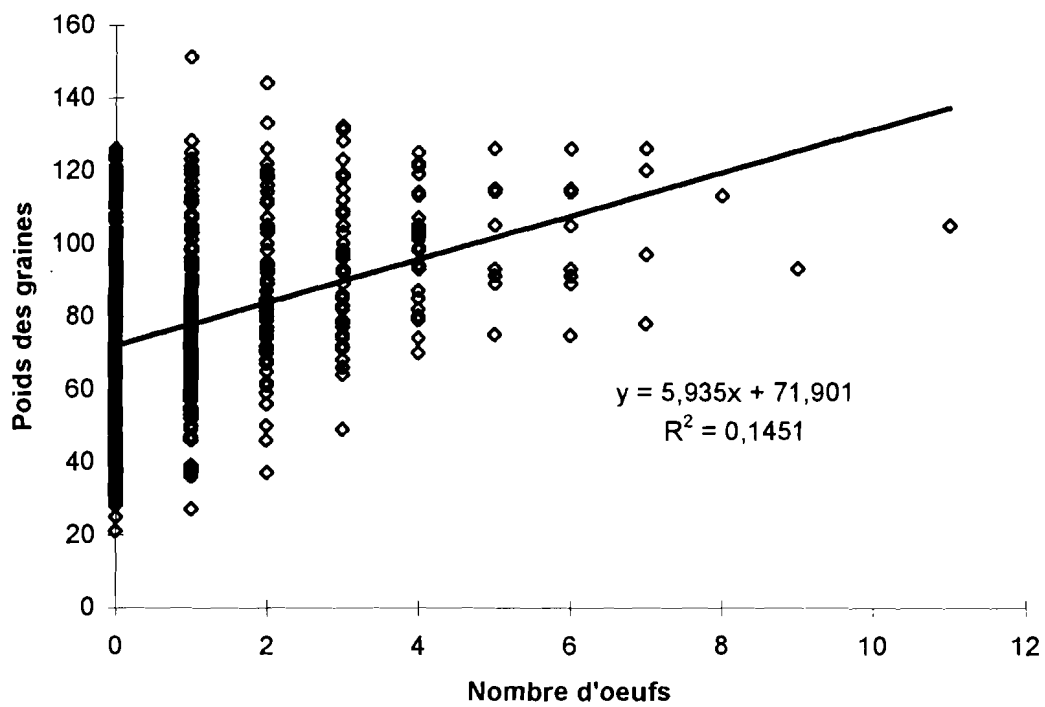


Fig. 5. - Corrélation entre le poids des graines de *Acacia senegal* et le nombre d'œufs déposés par *Caryedon mauritanicus*

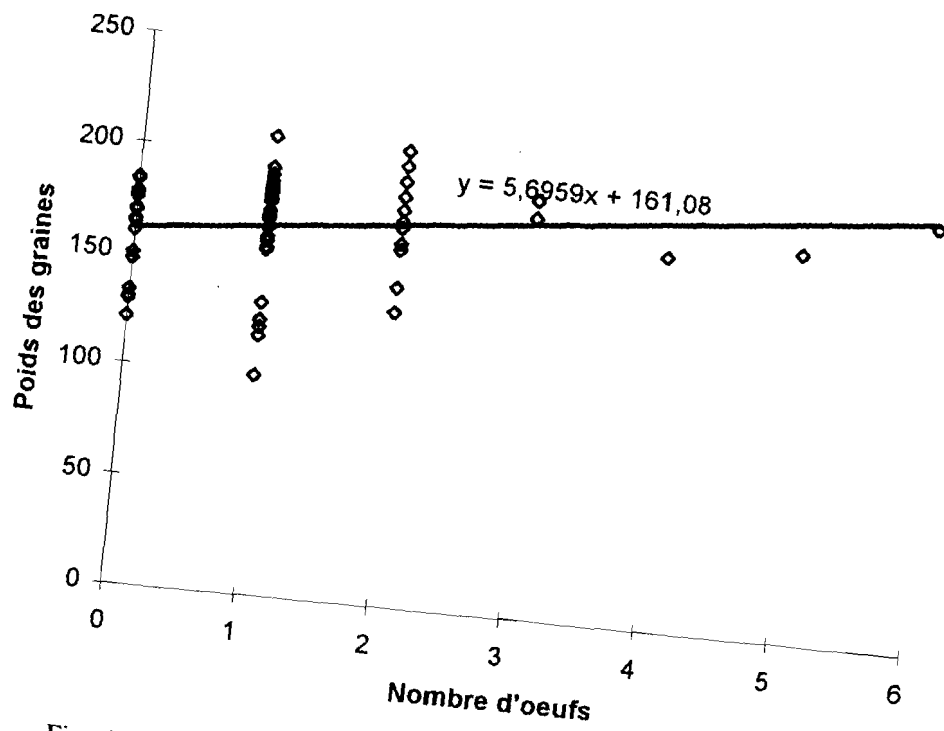


Fig. 6. - Corrélation entre le poids des graines de *Dialium guineense* et le nombre d'œufs déposés par *Caryedon dialii*.

ANNEXE 1: AJUSTEMENT DES TERMES D'UNE DISTRIBUTION OBSERVEE A UNE DISTRIBUTION DE POISSON

MODALITES PRATIQUES DE CALCUL

Soit 70 graines de *Dialium guineense* portant de 0 à 6 œufs de *Caryedon dialii*, soit au total 82 œufs, selon la distribution suivante (colonnes 1, 2 et 3).

	Nbre de graines	Nbre d'œufs par graine	Nbre total d'œufs	Probabilité P	Nbre théor. d'œufs		N obs.	N. théor	khi2
	18	0	0	0,3099	21,69		18	21,69467	0,629
	33	1	33	0,3630	25,41		33	25,41376	2,264
	14	2	28	0,2126	14,89		14	14,8852	0,052
	2	3	6	0,0830	5,81		5	8,00637	1,128
	1	4	4	0,0243	1,70				
	1	5	5	0,0056	0,40				
	1	6	6	0,0011	0,08				
Total	N =70		82	0,9997	69,91		70	70	4,075

La densité moyenne d'œufs est :

$$m = 82/70 \text{ soit } m = 1,171429$$

D'où

$$e^{-m} = 0,309924$$

La colonne 4 donne les probabilités pour une graine de porter 1, 2, 3, 4, 5 ou 6 œufs si ceux-ci sont distribués selon une loi de Poisson de moyenne 1,171429:

$$P0 = e^{-m}$$

$$P1 = P0 \times m$$

$$P2 = P0/2 \times m^2$$

$$P3 = P0/6 \times m^3, \text{ etc..}$$

Les nombres théoriques de graines portant 0, 1, 2, etc. œufs sont obtenus en multipliant chaque probabilité par le nombre total de graines:

$$\text{soit colonne 5} = \text{colonne 4} \times N$$

Le test de χ^2 se fait sur la base de la somme des $[(\text{valeur observée} - \text{valeur calculée})^2 / \text{valeur calculée}]$, avec $n-2$ degrés de liberté. Ici, $\chi^2 = 4,075$, inférieur à la valeur limite pour $P=0,05$ (7,81).

NB: les nombres calculés sont regroupés de manière à n'avoir aucun effectif inférieur à 5.

Conclusion: la distribution observée ne diffère pas d'une distribution de Poisson ayant la même moyenne, 1,171.

ANNEXE 2: AJUSTEMENT DES TERMES D'UNE DISTRIBUTION OBSERVÉE À UNE DISTRIBUTION BINOMIALE NÉGATIVE (D'APRÈS BLISS, 1953)

CARACTERISTIQUES DE LA BINOMIALE NEGATIVE (BN)

Elle est complètement définie par sa moyenne arithmétique m et un exposant positif, k

Alors que dans la distribution binomiale on a $(p+q)^n$, avec $q + p = 1$, dans la distribution binomiale négative on a $(q - p)^k$, avec $q = p + 1$

La probabilité qu'une unité x contienne 0, 1, 2 etc individus est

$$P_x = \frac{1}{q^k} \cdot \frac{p}{q} \cdot \frac{(k+x-1)}{x!(k-1)!} \quad \text{Eq. 1}$$

La moyenne m n'est pas constante comme dans une distribution de Poisson, mais varie de manière continue en une distribution proportionnelle à celle de χ^2 .

Quand la variance de la BN approche de la moyenne, $k \rightarrow \infty$ et $p \rightarrow 0$; elle tend vers une distribution de Poisson

Quand la sur-dispersion augmente, $k \rightarrow 0$

Exemple:

Nombre d'individus par feuille (x)	Feuilles examinées (f)	Fréquences cumulées (Ax)	Fréquences espérées (ϕ)	$(f - \phi)^2 / \phi$
0	70	80	69,49	0,004
1	38	42	37,60	0,004
2	17	25	20,10	0,478
3	10	15	10,70	0,046
4	9	6	5,69	1,925
5	3	3	3,02	
6	2	1	1,60	0,027
7	1		0,85	
8 et +	0		0,95	
Total	150 = N		150,00	2,484 = χ^2

$$S(fx) = 172, \quad S(fx^2) = 536, \quad S(fx^3) = 2170$$

$$\bar{x} = 1,14667 \text{ (d'après Eq 2) et } s^2 = 2,27365 \text{ (d'après Eq. 4)}$$

CALCUL DE K

1^{ère} méthode: k_1

La plus simple. Elle est valable pour des faibles valeurs de m quand $k/m > 6$, pour des valeurs élevées de m quand $k > 13$, pour des valeurs intermédiaires quand $(k+m)(k+2)/m > 15$

Le calcul est basé sur les valeurs de la moyenne et de la variance:

$$\bar{x} = S(fx) / N \quad \text{Eq. 2}$$

$$k_1 = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}} \quad \text{Eq. 3}$$

$$\text{avec } s^2 = \frac{S(\bar{x}^2) - S^2(\bar{x}) / N}{N - 1} \quad \text{Eq. 4}$$

Dans l'exemple, $k_1 = 1,16670$. $(k+m)(k+2)/m$ vaut 6,39, donc cette méthode ne convient pas

2^{ème} méthode: k_2

Le calcul de k_2 est basé sur le rapport du nombre d'unités au nombre d'unités sans individus (f_0). Cette méthode est valable quand au moins 1/3 des unités est vide, mais si la moyenne est inférieure à 10, il faut davantage d'unités vides, de manière que $(m+0,17) (P_0-0,32)$ soit $>0,20$.

On utilise la valeur k_1 obtenue précédemment comme valeur d'essai selon la formule

$$k_2 \log(1 + \bar{x} / k_2) = \log(N / f_0) \quad \text{Eq 5}$$

On choisit une autre valeur de manière à encadrer le terme à droite

k'	$1 + \bar{x} / k'$	$k' \log(1 + \bar{x} / k')$
1	2.14667	0.331767
0.98	2.17007	0.329744

Par interpolation à partir de $k = 0.98$, on a $k'_3 = 0.98 + 0.02 (0.330993 - 0.329744) / (0.331765 - 0.329744) = 0.992$, ce qui est une légère surestimation de la valeur recherchée

0.992	2.15592	0.330962
-------	---------	----------

Par interpolation entre k'_1 et k'_3 , on obtient $k'_2 = 0.99231$

3^{ème} méthode:

Méthode du maximum de vraisemblance. Elle est valable dans tous les cas.

On calcule des scores (z_i) à partir de valeurs d'essai de k'_i , choisies de manière qu'elles encadrent l'estimation recherchée de k pour laquelle $z = 0$ dans l'équation

$$z_i = S \left(\frac{Ax}{k'_i + x} \right) - N \ln \left(1 + \frac{\bar{x}}{k'_i} \right) \quad \text{Eq 6}$$

On note en face de chaque x la fréquence accumulée Ax dans toutes les unités contenant plus de x organismes. On multiplie par $1 / (k'_i + x)$ les termes Ax , on fait la somme S .

On calcule le premier score z_1 avec la première valeur d'essai k'_1 .

basée habituellement sur le k de l'équation 3. La seconde valeur d'essai, k'_2 dépend du signe de z_1 . S'il est positif $k'_2 > k'_1$, s'il est négatif, $k'_2 < k'_1$. La troisième valeur d'essai, k'_3 , est obtenue par interpolation linéaire pour $z = 0$, mais le z_3 calculé est rarement égal à 0. Il vaut mieux calculer un z_4 avec un signe opposé à celui de z_3 en choisissant k'_4 à environ la même distance que k'_3 au-delà d'un nouveau k' pour $z = 0$. Le k final peut alors être interpolé, et une meilleure estimation de sa variance être obtenue.

Dans l'exemple, $A_0 = 150 - 70 = 80$, $A_1 = 80 - 38 = 42$. On démarre avec la valeur d'essai $k'_1 = 1.0$, et on obtient le tableau suivant

	$k'_1 = 1.0$	$k'_2 = 1.05$	$k'_3 = 1.026$	$k'_4 = 1.023$
$S\{ A_x / (k'_i + x) \}$	114.9262	110.4045	112.5247	112.7961
$-N \ln(1 + \bar{x} / k)$	-114.5875	-110.7227	-112.5432	-112.7752
z_i	0.3387	-0.3182	-0.0185	0.0209

(puisque z_1 était positif, on a augmenté k' à 1.05, ce qui a donné un z_2 négatif. Par interpolation entre eux pour $z = 0$, on a eu $k'_3 = 1.0 + (0.3387 \times 0.05) / (0.3387 + 0.3183) = 1.026$, qui à son tour, a donné $z_3 = -0.185$. Par interpolation linéaire entre z_1 et z_3 , pour $z = 0$, on a eu $k' = 1.0247$. De manière à obtenir un score positif voisin de zéro, on a choisi une nouvelle valeur $k'_4 = 1.023$. L'interpolation entre z_3 et z_4 , donne l'estimation finale $k = 1.02459$).

CALCUL DES VARIANCES DE \bar{X} ET DE K

La variance de la moyenne \bar{x} est:

$$V(\bar{x}) = \left(m + \frac{m^2}{k} \right) / N$$

Dans l'exemple, c'est $(1.14667 + 1.28330) / 150 = 0.01620$

La variance de k dépend de la méthode d'estimation.

1^{ère} méthode:

$$V(k_1) = 2k(k+1) / NR^2 \text{ avec } R = x / (k + x)$$

2^{ème} méthode:

$$V(k_2) = \frac{(1-R)^{-k} - 1 - kR}{N[-\ln(1-R) - R]^2}$$

3^{ème} méthode:

$$V(k_1) = (k'_3 - k'_4) / (z_3 - z_4)$$

TEST D'ACCORD AVEC UNE DISTRIBUTION OBSERVEE

Les fréquences espérées sont calculées à partir de $x = 0$.

$$\phi_0 = N / q^k$$

Les fréquences suivantes sont données par

$$\phi_x = [(k + x - 1) R / x] \cdot \phi_{x-1}$$

L'accord entre f et ϕ est facilement testé par un χ^2 , avec

$$\chi^2 = S \{ (f - \phi)^2 / \phi \}$$

Le nombre de degrés de liberté est égal au nombre de ratios additionnés moins 3. Comme d'habitude, on regroupe les fréquences avec de faibles probabilités de manière qu'il n'y ait autant que possible aucune valeur espérée inférieure à 5.

Si le χ^2 montre un bon accord entre les fréquences comparées, il n'y a pas besoin d'autre test.

Dans l'exemple, $\chi^2 = 2.484$ avec 3 ddl et $P = 0.48$, ce qui indique un bon accord avec la BN.

TESTS GENERAUX (Anscombe)

Les critères T et U utilisent la meilleure valeur de k, celle obtenue par la méthode 3.

T est la différence entre le moment d'ordre 3 de l'échantillon et la valeur prédite pour un BN ayant les deux premiers moments (x et s^2) du même échantillon.

$$T = \frac{[x^3]}{N} - s^2 \left\{ \frac{2s^2}{\bar{x}} - 1 \right\} \quad \text{Eq. 13}$$

$$\text{avec } [x^3] = S \{ f(x - \bar{x})^3 \} = S(fx^3) - 3\bar{x} S(fx^2) + 2\bar{x}^2 S(fx) \quad \text{Eq. 14}$$

On détermine le degré de significativité de la différence T par comparaison avec son écart-type V(T):

$$V(T) = 2m(k+1)p^2q^2[2(3+5p)+3kp]/N \quad \text{Eq. 15}$$

Dans l'exemple, on a $\left[x^3 \right] = 778.47$ (Eq. 14), et donc un moment d'ordre 3 observé de 5.1898. La valeur du moment d'ordre 3 estimée à partir des moments d'ordre 1 et 2 est de 6,7429, donc d'après Eq. 13, $T = -1,553$. Comme sa variance d'après Eq. 15 est 4,1272, l'écart-type de T, 2,032, ne révèle pas de désaccord avec la BN.

ETUDE DU CHOIX DU SITE DE PONTE CHEZ LE GENRE *CARYEDON*: INFLUENCE DE LA POSITION DE LA GOUSSE

Les tests sont effectués dans une cage grillagée de 66 x 64 cm et 120 cm de hauteur. Une partie des gousses est placée au sol, dans deux bacs de 31 x 42 cm contenant du sable fin. L'autre partie est accrochée au grillage au plafond de la cage

On utilise deux fois 5 gousses de Bauhinia, 2 de Cassia, 2 de Piliostigma, 3 de Tamarindus, 2 de Prosopis. Deux ou trois couples âgés de moins de 3 jours sont introduits dans la cage, sans nourriture, pendant 3 ou 4 jours

1. *Caryedon serratus*

Souche Bauhinia élevée sur graines de Bauhinia

Couples	Emerg.	début	fin	Bauhinia		Cassia		Piliostigma		Prosopis		Tamarindus	
				Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas
3	31/5	1/6	4/6	0	0	0	10	0	2	0	0	0	1
3	15/6	16/6	21/6	0	13	14	13	0	9	0	4	0	18
3	20/6	21/6	24/6	0	0	32	2	1	0	1	1	1	6
3	27/6	28/6	1/7	2	2	1	6	1	13	2	1	1	5
2	12/5	12/5	14/5	0	0	7	0	0	0	3	3	0	6
3	15/5	17/5	20/5	0	1	3	12	1	0	3	10	1	4
3	19/5	20/5	23/5	2	1	7	11	8	1	0	2	0	2
3	24/5	25/5	28/5	0	24	27	1	0	8	0	0	3	4
3	30/6	1/7	5/7	3	1	5	9	6	2	0	1	0	4

Les gousses placées en hauteur reçoivent en moyenne 3.0 œufs par essai, celles placées sur le sable en moyenne 4.73 œufs. L'effet de la position n'est pas significatif.

La nature de la gousse a un effet significatif ($P < 0.05$) sur le choix des femelles de *C. serratus*. On obtient les groupes suivants ($P < 0.05$):

	Nb moyen d'œufs par essai	
Prosopis	1.7	a
Bauhinia	2.7	a
Pilio	2.9	a
Tama	3.1	a
Cassia	8.9	b

Il faut noter que les gousses de Cassia sont cassées, et que la grande majorité des œufs sont déposés au niveau de la cassure (voir le chapitre "Influence de l'état de la gousse")

2. *Caryedon crampeli*

Souche crampeli élevée au labo sur graines de Bauhinia

Couples	Emerg.	début	fin	Bauhinia		Cassia		Piliostigma		Prosopis		Tamarindus	
				Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas	Haut	Bas
3	25/5	25/5	28/5	0	0	0	23	1	6	1	2	0	0
3	26/5	28/5	31/5	0	4	1	8	0	4	2	4	0	1
3	8/7	9/7	12/7	0	2	0	45	10	36	2	5	0	0
3	8/7	9/7	12/7	0	0	0	26	5	10	1	7	0	2
2	12/5	12/5	14/5	0	0	0	1	0	3	3	11	0	0
3	12/5	14/5	17/5	15	2	0	11	7	0	8	22	0	0
3	15/5	17/5	20/5	3	24	0	12	0	0	5	11	0	0
3	19/5	20/5	23/5	1	3	0	10	0	1	1	48	0	0

3	23/5	25/5	28/5	0	10	0	27	0	2	13	43	0	0
3	30/6	1/7	5/7	15	19	0	2	0	0	2	1	0	1

Les gousses placées en hauteur reçoivent en moyenne 8.98 œufs par essai, celles placées sur le sable en moyenne 1.92 œufs. L'effet de la position est hautement significatif ($P < 0.001$).

La nature de la gousse a un effet significatif ($P < 0.01$) sur le choix des femelles de *C. crampeli*. On obtient les groupes suivants ($P < 0.05$):

Nb moyen d'œufs par essai		
Tama	0.2	a
Pilio	4.25	ab
Bauhinia	4.9	ab
Cassia	8.3	b
Prosopis	9.6	b

D'autre part, il existe une interaction significative ($P < 0.05$) entre effet de la position et effet de la plante, c'est-à-dire que la réaction de *crampeli* à la position de la gousse dépend de la nature de celle-ci

	Nb moyen d'œufs par essai		
	Haut	Bas	
Tama	0	0.4	N.S.
Pilio	2.3	6.2	N.S.
Bauhinia	3.4	6.4	N.S.
Cassia	0.1	16.5	**
Prosopis	3.8	15.4	**

ETUDE DU CHOIX DU SITE DE PONTE CHEZ *CARYEDON SERRATUS*: INFLUENCE DE L' ETAT DE LA GOUSSE

1. Gousses de *Bauhinia*:

Les tests sont effectués dans des cages grillagées de 50 x 30 cm et 40 cm de hauteur.

Des couples de la souche *Bauhinia* élevée sur gousses de *Bauhinia* sont utilisés. On place 4 couples par cage contenant 8 gousses de *Bauhinia*: 4 gousses mûres depuis peu, de couleur brun-rouge brillant et 4 gousses mûres depuis plus longtemps, de couleur brun-noir mat. Les couples sont laissés 4 jours dans la cage. Deux répétitions sont effectuées.

	Gousses fraîches	Gousses mûres
Cage 1	5	0
	12	1
	17	0
	5	0
Cage 2	0	24
	13	15
	10	4
	10	37
Total	72	81

Il n'y a pas de différence significative entre les deux types de gousses.

2. Gousses de *Tamarindus*:

Les tests sont effectués dans des cages grillagées de 50 x 30 cm et 40 cm de hauteur. On utilise des couples de souche tamarin, élevés sur gousses de *Tamarindus*. On place 4 couples par cage contenant chacune 4 gousses de tamarin: 2 gousses entières et 2 gousses dont la coque est fendillée. Les couples sont laissés 4 jours dans la cage. 5 répétitions sont effectuées.

	Gousses intactes (œufs en surface)	Gousses fendillées	
		œufs à l'intérieur	œufs en surface
Cage 1	6	18	0
	14	66	0
Cage 2	0	115	0
	0	20	0
Cage 3	0	23	3
	1	82	0
Cage 4	0	21	0
	7	54	0
Cage 5	12	64	7
	0	83	0
Total	40	546	10

Il y a une nette préférence des femelles pour la ponte à l'intérieur des gousses présentant des fissures: les œufs sont très majoritairement pondus à l'intérieur des gousses.

3. Gousses de *Cassia*:

Les tests sont effectués dans une cage grillagée de 66 x 64 cm et 120 cm de hauteur. Une partie des gousses est placée au sol, dans deux bacs de 31 x 42 cm contenant du sable fin. L'autre partie est accrochée au grillage au plafond de la cage.

On utilise deux fois (au sol et en hauteur) 5 gousses de *Bauhinia*, 2 de *Cassia*, 2 de *Piliostigma*, 3 de *Tamarindus*, 2 de *Prosopis*. Deux ou trois couples âgés de moins de 3 jours sont introduits dans la cage, sans nourriture, pendant 3 jours

	Position dans la cage			
	Haut		Bas	
	Surface	Cassure	Surface	Cassure
Cage 1	0	0	0	10
Cage 2	1	13	0	13
Cage 3	1	31	2	0
Cage 4	0	1	1	5
Total	2	45	3	28

On constate que les femelles pondent préférentiellement au niveau où la gousse est cassée, dans le parenchyme spongieux qui entoure les graines. Lorsque l'œuf est pondu en surface, c'est généralement dans des irrégularités de la cuticule, ou dans des blessures occasionnées par des chenilles.

Note: dans une autre expérience, où les femelles sont maintenues jusqu'à leur mort dans des cages plus petites, on n'obtient pas de différence entre le nombre d'œufs déposés en surface des gousses ou au niveau de la cassure.

Femelle n°	Gousses de <i>Cassia</i>	
	surface	cassure
1	2	15
2	108	3
3	13	21
4	0	0
5	10	29
6	17	20
7	0	6
8	12	26
9	2	15
10	1	1
11	0	13
12	0	58
13	0	0
14	3	14
15	23	8
16	27	6
17	15	8
18	29	16
19	4	9
20	4	0
Total	270	268

**ETUDE DU CHOIX DU SITE DE PONTE CHEZ *CARYEDON SERRATUS*:
INFLUENCE DE LA NATURE DE LA GOUSSE**

Les tests ont été effectués avec des individus appartenant à la souche *Piliostigma* (larves récoltées dans la nature dans des gousses de *Piliostigma*), élevés au laboratoire dans des gousses. Les cocons ont été maintenus en présence de gousses de *Piliostigma* jusqu'à l'émergence des adultes.

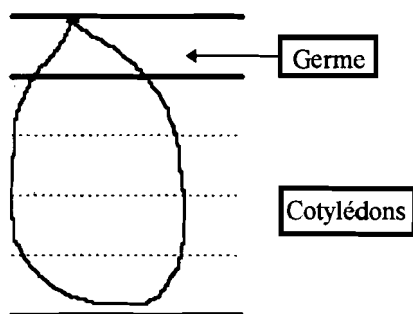
Un couple est placé dans une cage grillagée de 50 x 30 cm et 40 cm de hauteur, en présence de 2 gousses de *Bauhinia*, 2 gousses de *Cassia*, 1 gousse de *Piliostigma*, 2 gousses de *Tamarin* accrochées au plafond de la cage. En outre, 10 gousses d'arachide ont été placées dans un couvercle de boîte de Pétri au fond de la cage. Les couples sont laissés sans nourriture ni eau jusqu'à leur mort.

Femelle N°	Œufs déposés sur gousses de					Total
	<i>Bauhinia</i> (2)	<i>Cassia</i> (2)	<i>Pilio</i> (1)	<i>Tamarin</i> (2)	Arachide (10)	
1	0	17	0	27	1	45
2	0	111	8	110	0	229
3	0	34	39	26	0	99
4	0	0	18	130	0	148
5	2	39	5	2	0	48
6	0	37	8	5	0	50
7	0	6	28	8	3	45
8	0	38	16	12	0	66
9	0	17	8	7	35	67
10	0	2	17	28	0	47
11	0	13	1	5	0	19
12	0	58	7	2	0	67
13	0	0	13	8	0	21
14	0	17	2	3	0	22
15	0	31	10	19	0	60
16	1	33	26	11	0	71
17	0	23	19	38	0	80
18	0	45	62	28	13	148
20	0	13	18	44	0	75
21	0	4	12	0	0	16
	3	538	317	513	52	1423

Les gousses préférées sont celles de *Cassia*, suivies par le *tamarin*. Les gousses de *Piliostigma*, qui sont les gousses d'origine de la souche, ne viennent qu'en 3ème choix.

EFFET DE LA POSITION DE L'OEUF DE *C. SERRATUS* SUR LA SURVIE LARVAIRE CAS DE LA GRAINE D'ARACHIDE

Méthode: On laisse des femelles pondre pendant une nuit sur des lots de graines. Le lendemain matin, on ne laisse qu'un oeuf par graine, et on note sa position. Pour cela, la graine est divisée mentalement en 5 tronçons égaux, selon le schéma ci-dessous.



Si l'oeuf est déposé dans le 1/5ème apical (zone du germe), la graine est placée dans le lot G

Si l'oeuf est déposé dans les 4/5ème distaux (zone des cotylédons), la graine est placée dans le lot C

Les graines, portant chacune un seul oeuf, sont incubées individuellement. Au bout de 45 jours, on note le devenir des larves de *C. serratus*. Deux cas sont observés: soit la larve est morte au premier stade, soit elle a poursuivi son développement jusqu'au 4ème stade et s'est généralement nymphosée.

Résultats: 247 oeufs ont été suivis (sur 247 graines): 94 avaient été pondus dans la zone apicale de la graine (zone du germe), 143 dans la zone des cotylédons. Les résultats des différentes répétitions sont donnés au tableau I.

Tableau I. - Survie des larves de *C. serratus* en fonction de la position de l'oeuf sur la graine d'arachide.

Position	Nombre d'oeufs	Larves mortes	Larves survivantes
G	24	6	18
G	22	4	18
G	24	8	16
G	24	5	19
C	24	1	23
C	24	0	24
C	23	4	19
C	24	1	23
C	24	4	20
C	24	0	24

Analyse: Les deux variables (position de l'oeuf et survie de la larve) sont quantitatives et aléatoires. L'analyse se fait donc par un test de χ^2 à 1 degré de liberté:

	Mortes	Vivantes	
Germe	23	71	94
Cotylédons	10	133	143
	33	204	237

La valeur du χ^2 est de 14,451. La probabilité correspondante est inférieure à 0,001.

Conclusion: les variables "position de l'oeuf" et "survie larvaire" ne sont pas indépendantes. En d'autres termes, la position de l'oeuf influe sur la survie de la larve au premier stade. Sur les 94 oeufs pondus au niveau du germe, on note 23 larves mortes au premier stade, soit 24,4% de mortalité. Par contre, sur les 143 oeufs pondus dans la zone des cotylédons, la mortalité n'est que de 6,9%.