

Recherches sur *Oryctes rhinoceros* L.

C. HAMMES
P. MONSARRAT
Entomologistes de l'ORSTOM

SOMMAIRE

- Première partie.* — Généralités sur les îles Wallis.
Deuxième partie. — Etudes de l'action de *Rhabdionvirus oryctes* (Huger) sur les populations d'oryctes rhinocéros (L.) à l'île Wallis.
Troisième partie. — Comparaison du niveau des dégâts causés au cocotier par *Oryctes rhinoceros* avant et après l'introduction de *Rhabdionvirus oryctes* à Wallis.

Première partie

GÉNÉRALITÉS SUR LES ILES WALLIS

C. HAMMES

Situé à 1 150 miles de Nouméa et seulement à 180 des Samoa, le Territoire de Wallis et Futuna est composé de l'île Uvéa ou Wallis à laquelle sont rattachées les îles Horn (Futuna et Alofi).

Les 6 000 habitants de l'île Wallis (dont la surface est de 75 km²) sont regroupés sur la côte Est et Sud de l'île où se trouvent tous les villages ; cette population est composée de Polynésiens venus de Tonga au XII^e et XIII^e siècles. Wallis desservie maintenant par une liaison aérienne régulière, est restée longtemps isolée et n'a jamais été peuplée de colons européens ; aucune plantation industrielle de cocotier n'y a été réalisée comme aux Nouvelles-Hébrides ou aux Samoa.

On peut donc considérer la cocoteraie comme naturelle, en équilibre avec les différents types de végétation auxquels elle se trouve associée. Comme le remarque J. BARRAU (1963), le paysage agricole de Wallis apparaît aujourd'hui tel que le virent les premiers missionnaires maristes il y a maintenant 130 ans ; Wallis reste comme un exemple d'agriculture polynésienne typique, demeurée quasiment intacte après plus d'un siècle de contact avec la civilisation européenne (fig. 2).

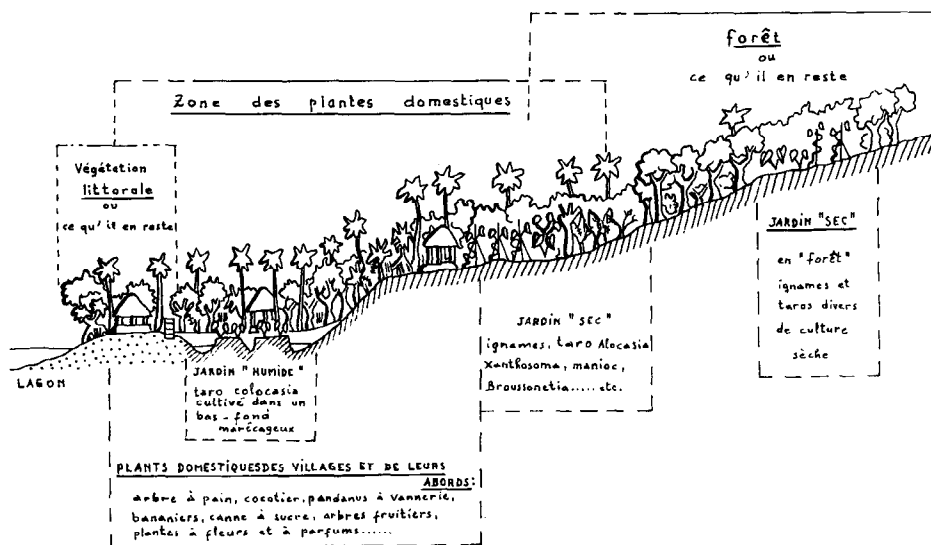


Fig. 2. — Schéma de l'utilisation des terres à l'île Uvéa ou Wallis. (D'après J. Barrau.)

Plus de la moitié de la surface de l'île est occupée par le cocotier ; le Wallisien ne lui apporte pas pour autant le moindre soin et le considère comme une plante de cueillette au même titre que l'arbre à pain (*Artocarpus altilis*) qui, en d'autres îles de Polynésie, occupe également un rang de plante cultivée.

Le cocotier joue cependant un rôle essentiel dans l'équilibre alimentaire de la population : les noix font l'objet d'une consommation quotidienne, constituent à certaine saison de l'année, une réserve non négligeable d'eau potable et restent l'élément de base pour l'élevage traditionnel du porc.

Sous cette cocoteraie, d'importantes surfaces sont occupées par les cultures vivrières, jardins secs ou humides à l'entretien desquels le Wallisien passe une grande partie de son temps. Toutes les transitions entre la cocoteraie pure et la cocoteraie en mélange avec la forêt sont présentes à Wallis. Ce peuplement plus qu'irrational, à de nombreux points de vues, présente au contraire un intérêt scientifique certain pour des études sur *Oryctes rhinoceros*.

L'*Oryctes rhinoceros* est apparu à Wallis en 1931, certainement en provenance des Samoa où il était installé depuis 1909.

Le point de départ de l'infestation fut la région du quai de débarquement, et en quelques années, l'*Oryctes* gagna toute la surface de l'île. Toutefois entre 1931 et 1939, l'application de mesures prophylactiques et d'un programme de rajeunissement de la cocoteraie sous le contrôle de résidents français particulièrement énergiques, contribua à maintenir les dégâts à des niveaux économiquement tolérables. A partir de 1939, l'abandon de ces mesures s'est traduit par une aggravation de la situation qui revêtait ces dernières années un caractère catastrophique ; on pouvait considérer en effet qu'une bonne partie de la cocoteraie était perdue alors que le reste était gravement menacé.

1. L'ILE WALLIS : SOLS, CLIMAT, VÉGÉTATION ET AGRICULTURE

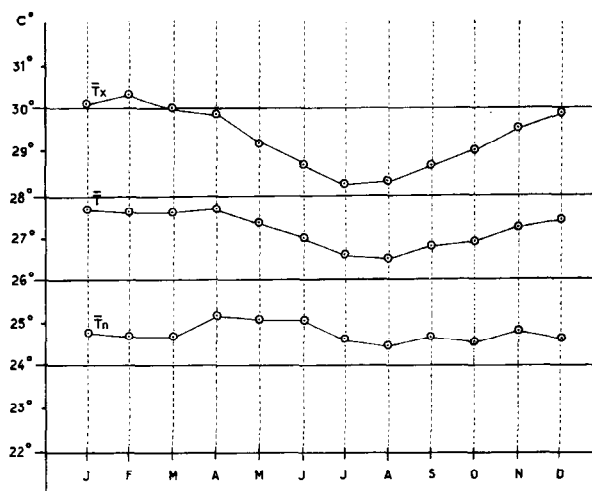
1.1. LE CLIMAT

Par 13°17' S et 176°10' W, l'île Wallis se trouve dans la zone équatoriale à climat chaud et humide et à ciel généralement nuageux. Des cyclones se forment dans cette région ; ils peuvent parfois revêtir un caractère désastreux pour le pays comme en janvier 1958 et plus récemment, en janvier 1966.

L'alizé vient heureusement tempérer cette île pendant plus de la moitié de l'année, ce qui explique en partie le regroupement de la population sur la côte Est.

Au point de vue de la température, la variation diurne est caractérisée par sa faible amplitude ; l'amplitude moyenne n'est pas inférieure à 3° en juin-juillet et n'excède jamais 5° en février. Les températures moyennes présentent un maximum en janvier et un minimum en août ; elles oscillent entre 27°07 et 26°05, soit un écart moyen très faible de 1°02. Les températures maximales moyennes

varient entre 30°04 en février et 28°05 en juillet-août ; tandis que les températures minimales moyennes se situent entre 24°05 en août et 25°02 en avril (fig. 3).



\bar{T}_x = Valeurs maximales moyennes

\bar{T} = Valeurs moyennes : $\frac{1}{4} (\bar{T}_n + T_{09} + T_{12} + T_{18})$

\bar{T}_n = Valeurs minimales moyennes

Fig. 3. — La température de l'air à Mata Utu (île Wallis) Moyennes de 1950-1964

L'humidité relative de l'air à Wallis est généralement très élevée ; elle oscille autour de 82% en présentant un minimum en juillet et un maximum en mars, avec un écart entre les maximums et les minimums de l'ordre de 3%. Il est très rare que l'humidité de l'air descende en dessous de 50% ; un tel fait n'a été observé que trois fois en quinze ans (fig. 4).

La pluviosité moyenne de l'année est de 2 742 mm. Elle subit une variation annuelle passant par un maximum en janvier-février-mars et un minimum en juillet-août-septembre. D'avril à septembre, la hauteur moyenne des précipitations n'excède pas 175 mm, d'octobre à mars elle est supérieure à 250 mm. La hauteur annuelle des précipitations n'a été en quinze ans, que deux fois inférieure à deux mètres et quatre fois supérieure à trois mètres.

Ce climat convient donc aux plantes ombrophiles présentant des exigences élevées en eau tout au long de l'année tels que la vanille, le cacao ou le poivre ; théoriquement, le cocotier n'est pas dans des conditions optimales.

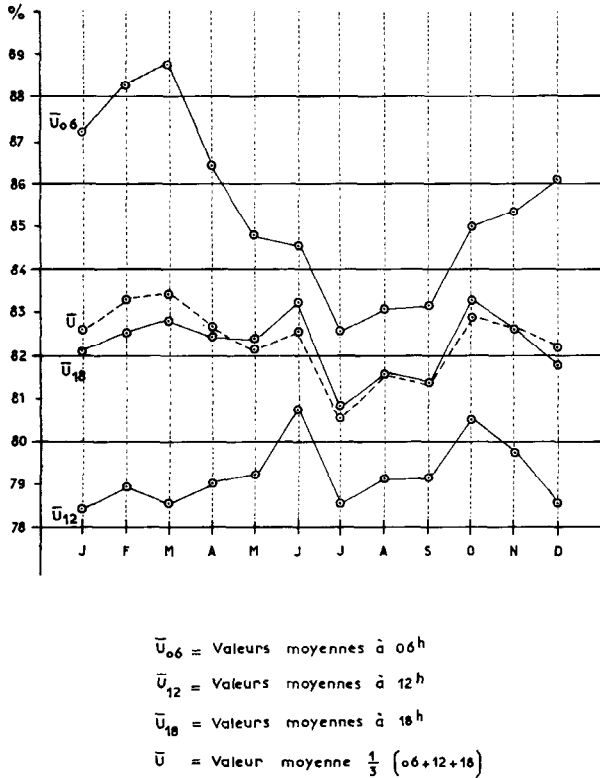


Fig. 4. — L'humidité relative de l'air à Mata Utu (île Wallis). Moyennes de 1950-1964

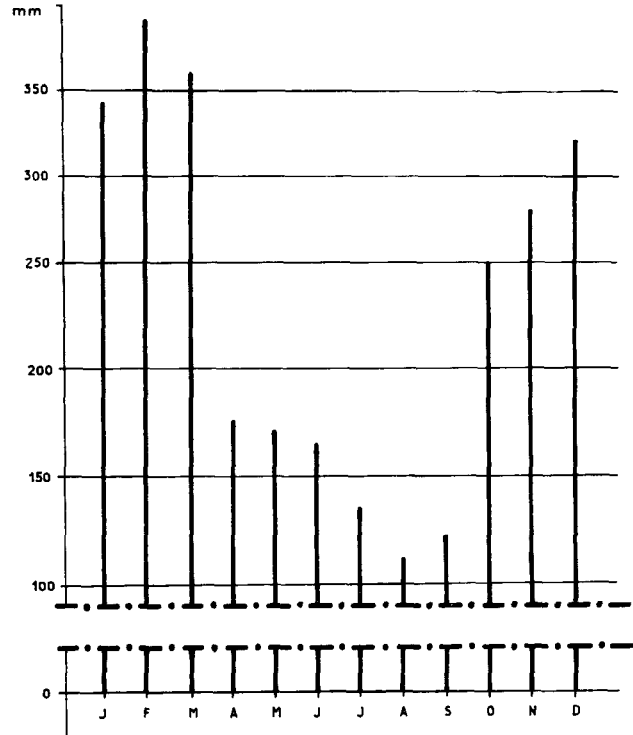


Fig. 5. — Total mensuel des pluies à Mata Utu (île Wallis). Moyennes de 1950-1964

1.2. LES SOLS

Wallis est une île d'origine plutonienne entourée d'une barrière madréporique. Le volcanisme de type hawaïen a donné naissance à des basaltes de type franc et à des laves bulleuses dont les coulées fluides ont conféré au relief un caractère peu accentué, l'île culmine à 144 m au mont Lulufakahega.

Le littoral est caractérisé par des plages calcaires soulevées à un niveau de 1,5 m à 2 m, par suite d'un abaissement du niveau de base. Ces plages sont bien développées au nord de l'île et de part et d'autre de Mata-Utu ; elles atteignent plusieurs kilomètres de longueur et deux cents ou trois cents mètres de largeur.

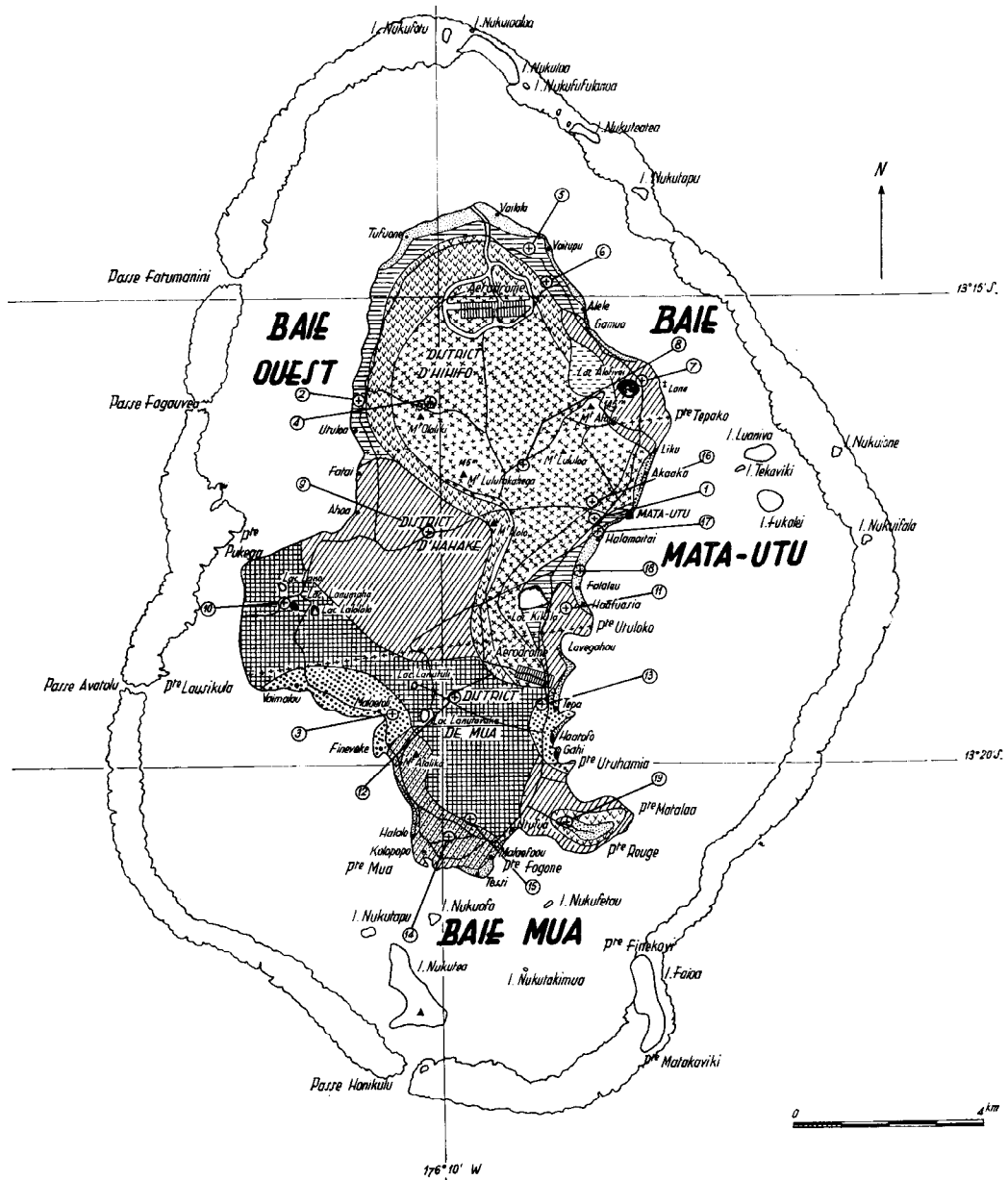
En 1960, TERCINIER a établi une carte pédologique de l'île que nous reproduisons ici. Cet auteur distingue quatre principaux types de sols (fig. 6).

(1) Les sols calcimorphes des plages soulevées, formés de sables calcaires d'origine corallienne ; il assimile à ces sols les sols hydromorphes à gley qui constituent en zone côtière, de nombreux marécages formés par les résurgences de la nappe : c'est la région des tarodières irriguées.


(2) Les sols ferrallitiques fortement lessivés qui prédominent dans le nord de l'île, au niveau du désert d'Hihifo.

(3) Les sols ferrallitiques peu lessivés, plus ou moins humifères et pierreux. Cette zone bien exploitée, possède un bon potentiel agricole.

(4) Les sols juvéniles, riches en débris de roche plus ou moins altérés ; ils s'étendent au sud de l'île, sur une région plus ou moins exploitée et recouverte de quelques lambeaux forestiers.



A: SOLS CALCIMORPHES

 *Sableux de plages soulevées et sablo limoneux hydromorphes à gley.*

B: SOLS FERRALITIQUES









-  *Brun beige à beige rougeâtre "lessivés."*
-  *Brun beige "humifères."*
-  *Brun chocolat humifères peu lessivés.*
-  *Brun rouge non pierneux.*
-  *Brun rouge pierneux.*

Fig. 6. — Iles Wallis (Uvéa)

C: SOLS JUVENILES

-  *Noirs à couverture pierneuse de laves bulleuses.*
 -  *Brun foncé, parfois plus ou moins rougeâtres, riches en débris de roche en cours d'altération.*
 -  *Parasquelettiques de fortes pentes.*
- ⊙ Emplacement de prélèvement et N° de référence des profils de sols étudiés.

1.3. LA VÉGÉTATION

La végétation est étroitement liée à la nature pédologique de l'île. Une population élevée, répartie uniquement sur la côte est, a cependant contribué à étendre la zone des cultures vivrières à des terrains à potentiel agricole très médiocre (au niveau de Mata-Utu) (fig.7).

Nous nous bornerons ici à ne définir que très brièvement les différentes zones de végétation ; nous y reviendrons plus en détail au moment de la définition des différents types de cocoteraies.

On peut donc distinguer à Wallis, les types de végétations suivants :

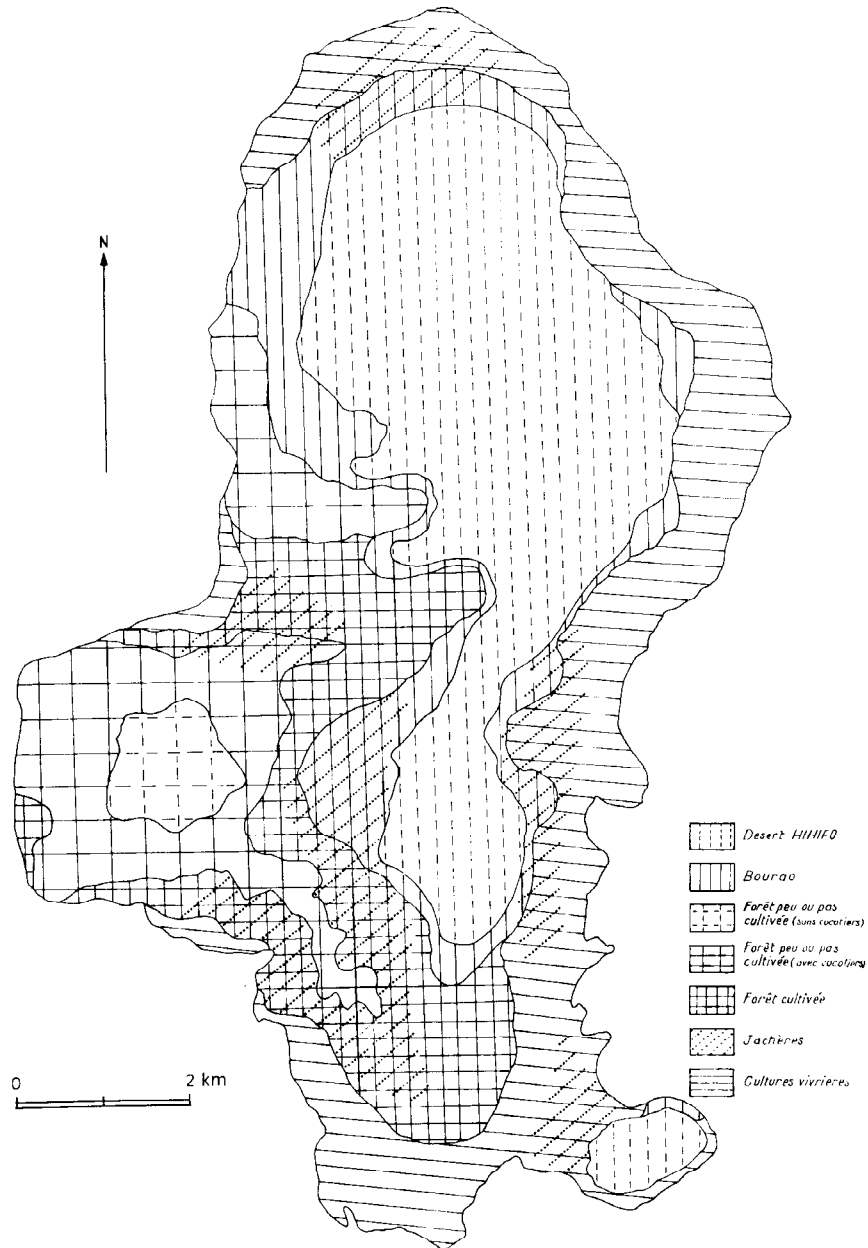


Fig. 7. — Carte des zones de végétation et des types de cocoteraies

1.3.1. La zone des villages et des cultures vivrières à caractère permanent

Elle se situe tout autour de l'île et plus spécialement sur la côte Est et au Sud où elle atteint plusieurs kilomètres de large. Le cocotier y est bien entendu présent à des densités variables et souvent trop faibles. L'*Oryctes* et le dernier cyclone y ont fait de tels ravages, que dans la région de Mata-Utu, la cocoteraie est en voie de disparition.

1.3.2. La zone de forêt plus ou moins cultivée

Elle occupe toute la partie Sud et Ouest de l'île. Plus on s'éloigne des villages, plus cette région reprend son caractère primitif de forêt. Le sol n'y est cultivé que périodiquement et les jachères peuvent durer plus de cinq ans.

Il subsiste dans cette région des restes de forêt où le cocotier peut parfois être absent.

1.3.3. La zone du Bourao, *Pariti tiliaceum* (L.)

Elle correspond plus exactement à la transition entre les sols ferrallitiques peu lessivés et la région du désert d'Hihifo. On y trouve également quelques *Pandanus*; le cocotier y végète moins bien. Notons également que le *Bourao* a tendance à envahir de nombreuses jachères dans les autres zones.

1.3.4. Le désert d'Hihifo

Il occupe le centre de la partie nord de l'île. C'est une lande à *Gleichenia dichotoma* dominée par quelques *Bourao*, *Pandanus* et des arbustes à feuilles coriaces du type *Scaevola* sp. Le cocotier y est absent.

Selon GAUDILLOT, qui a procédé à une enquête agronomique en 1959, 31% des sols sont cultivables, 25% sont occupés par des villages et des cultures vivrières; 30% des sols constituent une réserve forestière peu entamée et correspondent aux meilleurs sols de l'île; enfin, 14% des sols sont médiocres et leur mise en valeur est aléatoire.

2. LA COCOTERAIE WALLISIENNE

La cocoteraie couvre plus de la moitié de la surface de l'île, soit plus de 3 500 hectares sur les 4 500 cultivés. Elle s'étend sur les régions côtières et pénètre plus à l'intérieur dans le sud de l'île.

Mise à part la faible proportion de cocotiers mélangés à la forêt non dégradée, le reste de la cocoteraie est associé à des cultures vivrières. Cette agriculture polynésienne étant basée sur un système de jachères, de grandes surfaces se trouvent abandonnées pour des périodes pouvant dépasser cinq ans; elles sont alors envahies par une brousse épaisse, composée principalement de lianes en forêt et de *Bourao* en zone plus habitée.

Quel que soit donc le mode d'occupation de la terre, le cocotier se trouve toujours concurrencé par d'autres espèces végétales. Rien n'est plus irrationnel au point de vue agronomique; nous avons

trouvé seulement deux plantations propres dont la strate sous-jacente était traitée en pâturage (soit une surface de 8 hectares). Au point de vue de la densité des plantations, rien de rationnel non plus: dans les zones fortement éprouvées par l'*Oryctes*, les vieux cocotiers ne sont pas remplacés et la cocoteraie régresse sous l'effet combiné de l'*Oryctes*, des rongeurs, et des prélèvements de palmes vertes couramment pratiqués par la population.

Pour ce qui nous concerne, la cocoteraie wallisienne telle qu'elle se présente aujourd'hui a l'avantage de grouper sur une surface restreinte, une certaine variété de conditions écologiques au point de vue de la densité en cocotier, de la strate sous-jacente, de l'accessibilité des gîtes.

Avant d'aborder le problème de la répartition des dégâts causés par les *Oryctes*, il est indispensable de définir préalablement les différents types de cocoteraies rencontrées à Wallis.

2.1. LA COCOTERAIE SUR CULTURES VIVRIÈRES

Elle est caractéristique de la région côtière des villages; au sud, dans la région de Mua, elle peut atteindre plus de 2 km de largeur. La strate sous-jacente est composée des plantes domestiques classiques des régions tropicales:

Le taro: on trouve à Wallis de nombreuses espèces de taro dont principalement:

— *Colocasia esculenta* (L.) Schott, «talo» dans les jardins humides;

— *Alocasia macrorrhiza* Schott, «kapé»;

— *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott, «talo numea» introduit par les Européens en jardin sec.

Parmi les plantes basses, on rencontre aussi:

— la patate douce: *Ipomea batatas* (L.) Lam. «kumala»;

— le manioc: *Manihot utilissima* Lour (introduit);

— et enfin l'igname: *Dioscorea alata* (Lour) Burk. «ufi» avec de nombreuses variétés sauvages.

Les espèces occupant la strate supérieure sont:

— les bananiers, largement hybridés et diversifiés en de nombreuses variétés: *Musa* sp.;

— l'arbre à pain: *Artocarpus altilis* (Parkinson) Fosberg, «mei»;

— les citrus;

— le mûrier à papier: *Broussonetia papyrifera* (Ventenat) dont l'écorce sert à fabriquer les «tapas» (vêtements cérémoniels).

En période de jachère, à part les arbres à pain et les citrus qui subsistent alors, on voit se développer une «brousse» composée principalement des espèces suivantes:

Stachytarpheta jamaicensis (L.) Vahl, herbe bleue, «vao papalagi»;

Mimosa pudica (L.), la sensitive, «malu aloi»;

Cassia occidentalis, fausse pistache, «motui»;

Solanum torvum (Swartz), «fausse aubergine»;

Gerbera manghas, faux manguiers, «leva»;

Pandanus sp., «fa».

Dans l'ensemble de cette région, la cocoteraie est âgée et de densité très variable. Les derniers essais

de rajeunissement datent d'il y a une vingtaine d'années.

2.2. LA COCOTERAIE EN FORÊT TRÈS DÉGRADÉE

Cette zone se situe directement en arrière de la zone des plantes domestiques ; la forêt n'y est plus guère représentée que par quelques grandes espèces isolées. La strate sous-jacente est composée des mêmes espèces que précédemment.

Elle correspond au deuxième type de culture traditionnelle : certaines parties de la forêt sont périodiquement brûlées puis défrichées ; la première année, les Wallisiens plantent l'igname et parfois le « Kapé » (gros taro) qui peut demeurer en place la deuxième année ; la troisième année, ils plantent le manioc et les bananes. Au bout de cinq ans environ, ces zones restent en jachères ; les lianes de forêt recouvrent alors très rapidement les sols en même temps que l'herbe bleue et la sensitive. Après deux ou trois ans, la brousse est devenue plus épaisse encore ; on y retrouve les espèces suivantes :

Morinda citrifolia (L.), fromager, « nonu » ;
Passiflora sp., « pasio » ;
Psidium goayava (L.), goyavier, « vi papalagi » ;
Sida acuta (Burm), herbe à balais, « tae puaka » ;
Pariti tiliaceum (L.), Bourao, « fau ».

Dans cette zone de terres souvent riches, la cocoteraie est généralement assez belle, mais d'un accès difficile en période de jachère.

2.3. COCOTERAIE EN FORÊT

Cette partie de l'île est caractérisée par des densités de cocotiers très variables. Les lianes et les quelques grands arbres qui se multiplient dans cette forêt en concurrençant très sérieusement le cocotier, ne sont pas sans rappeler la forêt équatoriale secondaire africaine ; le cocotier est absent dans plusieurs parties de cette forêt.

Manuscrit reçu au SCD, le 4 septembre 1973.

Deuxième partie
ÉTUDE DE L'ACTION
DE RHABDIONVIRUS ORYCTES (HUGER)
SUR LES POPULATIONS
D'ORYCTES RHINOCEROS (L.)
A L'ILE WALLIS
C. HAMMES

RÉSUMÉ

Le problème des *Oryctes rhinoceros* (L.) dont les dégâts sont très importants dans les cocoteraies des îles du Pacifique où ce dynaste a été introduit, a fait l'objet d'une étude dans le cadre de l'île Wallis. La superficie réduite et la grande diversité des cocoteraies de cette île en font un milieu écologiquement fermé, fort propice à l'étude de ce ravageur et des dégâts qu'il causait.

Après avoir mis en évidence l'importance du problème par l'établissement d'une carte des dégâts et la recherche des facteurs qui les conditionnent, nous avons abordé l'étude des populations de cet insecte qui présentaient dans leur structure, une certaine similitude avec les populations humaines et ne pouvaient par ailleurs, être rattachées à aucun type de populations d'insecte connu; la mise au point de techniques originales s'inspirant des méthodes d'analyse utilisées en démographie humaine a fait apparaître le caractère stationnaire des populations d'*Oryctes* en conditions normales, et permis de dresser des sortes de tables de vie théoriques définissant globalement les taux de survie.

Ce n'est qu'à l'issue de ce travail que nous avons envisagé l'introduction de *Rhabdionvirus oryctes* (Huger) dont l'incidence sur les *Oryctes rhinoceros* aux Samoa occidentales n'avait pas été clairement définie. Cet agent microbiologique, nouveau dans l'écosystème des *Oryctes* à Wallis, a provoqué dans l'année qui a suivi son introduction, de profondes modifications qui ont abouti à une réduction de 60 à 80% des populations adultes.

ABSTRACT

The problem of the *Oryctes rhinoceros* (L.), which causes important havoc in the coco-nut palm fields

of the Pacific islands where this dynastes has been introduced, has been studied within the bounds of Wallis Island. The reduced area and the large diversity of the coco-nut palm fields of this island made it a closed ecological environment, very favourable to the study of this ravager and the damage it causes.

After revealing the importance of the problem by the drawing up of a damage map and searching the conditioning factors, we dealt with the study of the population of this insect, which showed in their structure a certain similarity with human populations; and, besides, could not be connected to any type of known insect population. The formulation of original techniques inspired by analytical methods used in human demography showed the stationary character of the *Oryctes* populations under normal conditions, and enabled the compilation of kinds of tables of theoretic life defining the survival rate in bulk.

Only at the end of this study have we thought of the introduction of *Rhabdionvirus oryctes* (Huger), whose incidence upon the *Oryctes rhinoceros* in the western Samoas Island has not been clearly explained. This microbiological agent, new in the *Oryctes* ecosystem in Wallis Island, has caused deep modifications which resulted in a 60 to 80% reduction in the adult population in the year following its introduction.

INTRODUCTION

La présence d'*Oryctes rhinoceros* dans un certain nombre d'îles du Pacifique, constitue toujours un problème entomologique de première importance, que l'économie de ces îles soit orientée vers la production du coprah destiné à l'exportation ou qu'elle reste au contraire essentiellement traditionnelle, comme c'est le cas de Wallis.

Ce parasite introduit dans le Pacifique en 1909 aux Samoa occidentales, fut étudié dès 1912 par FRIEDERICH et JEPSON qui surent en définir la biologie et préconisèrent l'application de méthodes de lutte.

Depuis cette époque, son extension dans le Pacifique a suscité un certain nombre d'études conduisant à une bonne connaissance des grandes lignes de la biologie de cet insecte. L'*Oryctes rhinoceros*, en dépit de cet intérêt que lui portent les entomologistes, reste un parasite difficile à contrôler par les moyens

de lutte classiques : la lutte chimique, pas plus que les mesures de lutte prophylactique, n'ont donné de résultats probants, ceci en raison d'aspects particuliers de la biologie et du comportement des adultes. Seule la lutte biologique pour autant que l'on puisse disposer d'un agent susceptible d'assurer un contrôle satisfaisant, serait en mesure de neutraliser les facteurs entravant l'action des autres méthodes de lutte.

Dans cette optique, un certain nombre de prédateurs parasites et maladies, ont été recensés dans différents pays où ils semblaient assurer une action non négligeable sur les populations d'*Oryctes* ; malheureusement aucun de ces agents introduits dans les îles du Pacifique, n'a contribué de manière efficace aux contrôles du parasite, et ce n'est qu'en 1968 que fut tentée l'introduction aux Samoa occidentales, du virus découvert par HUGER.

Cette opération s'inscrivant dans un vaste programme de lutte contre les *Oryctes*, sous l'égide de la Commission du Pacifique sud et de la FAO, devait donner un résultat apparemment satisfaisant, sans qu'il fut possible de définir, en l'absence de techniques d'études des populations, le rôle exact de cette maladie à virus.

Il convenait donc d'aborder préalablement le problème des niveaux de populations de manière à pouvoir contrôler l'action de tout facteur nouveau agissant sur les *Oryctes*.

Entre 1967 et 1970, l'étude de ces populations a été conduite dans le cadre de l'île Wallis (fig. 1) qui constitue en raison de sa faible superficie, une sorte de « cage d'élevage » très favorable à ce genre d'études. Des techniques originales de recensement direct des populations ont permis de définir de façon suffisamment précise, les niveaux de populations et les taux de survie qui les caractérisent, en même temps qu'elles mettaient en évidence leurs aspects particuliers.

Ce n'est qu'à l'issue de ce travail qu'il nous apparut opportun d'envisager le problème de la lutte biologique et d'introduire dans ce milieu écologique bien défini, un facteur de réduction nouveau : *Rhabdionvirus oryctes*¹ fut ainsi introduit à Wallis en octobre 1970 et son effet sur les populations d'*Oryctes* contrôlé jusqu'en février 1972.

1. ORYCTES RHINOCEROS

1.1. BIOLOGIE DE L'INSECTE

Ce Scarabéid appartient à la tribu des *Oryctini* et à la sous-famille des *Dynastinae*.

Le genre *Oryctes* contient 42 espèces, presque toutes originaires d'Afrique et de Madagascar : parmi les 25 espèces qui attaquent les palmiers, 15 d'entre elles sont des ravageurs plus ou moins dangereux du

cocotier, dont principalement *Oryctes rhinoceros* qui lui est pratiquement inféodé (LEPESME, 1947).

Oryctes rhinoceros, originaire d'Asie du sud-est, peut être considéré comme indigène aux Indes, à Ceylan, en Malaisie, dans la péninsule indochinoise, en Chine du Sud et en Indonésie.

Ce parasite souvent limité dans son milieu d'origine par des facteurs plus ou moins connus, s'est révélé beaucoup plus dangereux dans les régions qu'il gagna ensuite. Sa progression à partir des Samoa qu'il avait atteint en 1909, devait se poursuivre en dépit des contrôles phytosanitaires qui s'instaurèrent : il atteignait Wallis en 1931, la Nouvelle-Bretagne en 1942, Tonga en 1951 et Fiji en 1952. Plus récemment, il a été signalé en 1963 aux îles Tokelau.

Vers l'ouest, il faut noter l'arrivée d'*Oryctes rhinoceros* à l'île Maurice en 1962 et il n'est pas exclu que celui-ci puisse gagner Madagascar, les Comores et l'Afrique orientale.

1.1.1. Développement

Le cycle de cet insecte comprend un stade œuf, trois stades larvaires, un stade nymphe et le stade adulte.

La quasi totalité de la vie de l'insecte se passe dans les troncs ou tas de matières végétales en décomposition ; seul l'adulte est susceptible de quitter ces gîtes pour aller se nourrir dans la couronne des cocotiers vivants qu'il endommage.

Les œufs sont déposés en plusieurs fois par la femelle dans les bois en décomposition ; lorsque la texture du substrat le permet, ils sont agglutinés dans une sorte de conglomérat fabriqué par la femelle. La taille des œufs varie de 2,5 à 4 mm ; ils sont de couleur blanchâtre et peuvent jaunir avant l'éclosion.

Au bout de 13 jours, une jeune larve éclot ; le développement larvaire comprend trois stades dont les durées respectives sont de 19 jours environ pour le premier stade, de 21 jours pour le deuxième, le troisième stade beaucoup plus long, peut durer de 30 à 60 jours, parfois plus, si les conditions sont défavorables.

Les larves des trois stades peuvent se distinguer par les dimensions des capsules céphaliques.

GRESSIT (1953) en donne les mensurations suivantes :

	L 1	L 2	L 3
Largeur de la capsule céphalique (mm)	2,5-3,1	5-6	9,5-11,2
Longueur	2,8-3,3	5,1-6,8	11-12,2

Ce même auteur donne une description complète de la morphologie et de l'anatomie de ces larves.

A la fin du troisième stade, la larve cesse de se nourrir, elle prend une teinte jaunâtre et se plisse : c'est la pré-nymphe. En moins de 8 jours, la mue nymphale a lieu.

¹ Le nom de *Rhabdionvirus* est aujourd'hui abandonné.

La nymphe est enfermée dans une chambre nymphale dont les parois sont constituées de substrat tassé. Au bout de 20 jours, un jeune adulte éclot. Ce jeune adulte reste encore dans la chambre nymphale pendant 17 à 22 jours, après quoi il est capable de creuser son chemin pour sortir du gîte et prendre son vol à la tombée de la nuit pour gagner la couronne des cocotiers à la recherche de nourriture.

La vie de l'insecte est donc partagée entre deux types de gîtes que l'on pourrait qualifier de reproduction et d'alimentation.

Les gîtes de reproduction correspondent théoriquement à un très grand nombre de possibilités. En dehors du cocotier en décomposition, qui reste le gîte préférentiel, de nombreux autres bois peuvent également convenir : nous ne citerons que le châtaignier de Tahiti (*Inocarpus fagiferus*) et les *Pandanus* ; les terreaux et matières végétales en décomposition constituent également des gîtes de reproduction satisfaisants. Suivant les types de végétation, les gîtes secondaires peuvent être amenés à jouer un rôle plus ou moins important dans les niveaux de population ; à l'île Wallis, les troncs et souches de cocotiers restent les gîtes principaux, les autres catégories n'intervenant que de façon négligeable.

1.1.2. Dégâts

C'est cependant le comportement alimentaire de l'adulte qui fait de l'*Oryctes* un sérieux ravageur du cocotier : lorsque celui-ci atteint la couronne des cocotiers, il pénètre latéralement à la base d'une palme médiane ou supérieure et descend ensuite par la surface supérieure du pétiole jusque dans le cœur du cocotier où les jeunes palmes sont étroitement imbriquées les unes dans les autres. L'*Oryctes* ne mange pas les feuilles, il se contente de les mâcher pour en extraire le jus. La figure 8 illustre le type de dégâts que l'on peut observer après le passage d'un adulte.

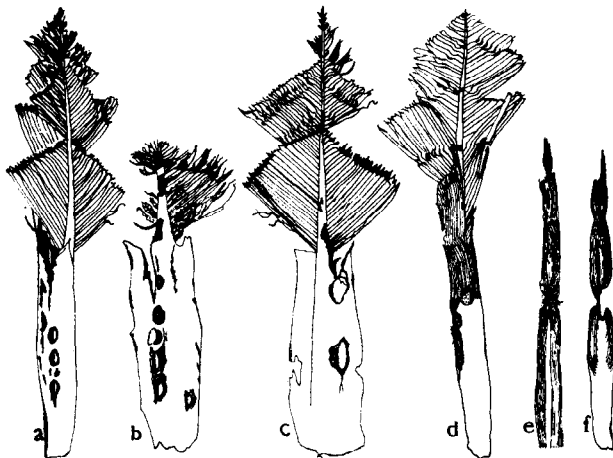


Fig. 8. — Dissection d'une couronne montrant le cheminement de l'adulte d'*Oryctes* (in GRESSITT)
a : portion centrale. — b, c : palmes externes. — d : 3^e palme. — e : 5^e et 6^e palmes (croissance arrêtée). — f : 4^e palme

HINKLEY (1966) affirme que l'*Oryctes* se nourrit une fois par mois et qu'à cette occasion, il endommage en moyenne, 2 à 3 palmes.

A Wallis, nous avons considéré les attaques sur 20 cocotiers dans deux biotopes et noté les fréquences de ces attaques en fonction du nombre de feuilles endommagées. Les résultats figurent au tableau suivant :

Nombre de feuilles attaquées	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Fréquence des attaques	37	25	18	8	7	3	0	1	1

Le plus fréquemment, ce n'est donc qu'une seule feuille qui est attaquée. Dans le cas de deux feuilles, il est probable qu'il ne s'agit le plus souvent que d'une seule attaque. Au niveau de trois feuilles successives attaquées, il est difficile de dire s'il s'agit d'une ou de deux attaques. Le chiffre de deux feuilles endommagées par attaque, semble donc correspondre à une évaluation moyenne des intensités d'attaques.

Pour mettre en évidence de façon plus précise le mécanisme des dégâts, nous avons emprunté à FRÉMOND le schéma du développement de la feuille de cocotier et de l'inflorescence qui lui correspond (Tableau I).

La jeune feuille met près de trois ans avant d'entrer dans sa phase d'élongation rapide et de s'épanouir ; elle reste verte ensuite pendant deux ans. Ce même auteur admet que le rythme moyen de sortie des palmes est de 9 à 12 par an, suivant l'état physiologique du cocotier.

Quelques mesures effectuées à Wallis en 1968 dans les mêmes biotopes donnent les résultats suivants :

	Nombre moyen de palmes par cocotier	Durée de l'expérience	Nombre moyen de palmes sorties
Malaetoli	23,9	12 mois	11,2
Lavengahau	23	9 mois	8,6

Les cocotiers de l'île Wallis semblent donc se développer de façon normale, puisque le nombre moyen de palmes sorties en un an est peu différent de 12. De même, on peut retenir le chiffre de 24 ou 25, pour le nombre moyen de palmes vertes par cocotier.

L'image des dégâts observés sur un cocotier correspond donc à des dégâts s'échelonnant sur deux ans.

On admet généralement que l'attaque, de l'adulte d'*Oryctes* intervient sur les ébauches foliaires se

TABLEAU I

ÉTUDE CHRONOLOGIQUE DU DÉVELOPPEMENT D'UNE FEUILLE
ET DE L'INFLORESCENCE QUI LUI CORRESPOND
(aménagé d'après FRÉMOND)

	Temps écoulé	Evolution de l'inflorescence	Evolution de la feuille	
	1 ^{er} mois		1 ^{re} ébauche décelable, feuille juvénile n° 1	phase juvénile
Période où l' <i>Oryctes</i> cause des dégâts	4 ^e mois	1 ^{re} ébauche décelable		
	14 ^e mois	Différenciation de la spathe externe		
	20 ^e mois	Différenciation de la spathe interne		
	24 ^e mois		24 ^e feuille juvénile	
	26 ^e mois	Ebauche de la fleur femelle		↑ élongation rapide ↓
	27 ^e mois	Ebauche de la fleur mâle		
Apparition des dégâts	30 ^e mois			↑
	31 ^e mois		1 ^{re} feuille ouverte	
	37 ^e mois	Ouverture de l'inflorescence	8 ^e feuille ouverte	
	42 ^e mois	Début de la formation de l'endosperme de la noix		phase adulte
	49 ^e mois	Maturité des noix		
	52-58 ^e mois		22 à 30 feuilles ouvertes et dernière feuille vivante	

situant entre le 20^e et le 27^e mois de leur développement. Le dégât n'apparaît donc qu'au 30^e mois, c'est-à-dire au plus tôt après 4 mois et au plus tard après 11 mois.

Les dégâts observés sur un cocotier ont donc été causés pendant une période allant de 4 à 35 mois auparavant.

Cette notion de dégâts n'est pas seulement liée à la phénologie du cocotier ; elle dépend aussi de la densité en cocotiers qui constitue dans le cadre de l'île Wallis, une des principales sources de variation des dégâts.

Si par exemple, on considère une population de 10 *Oryctes* à l'hectare, on peut admettre que 20 nouvelles palmes seront attaquées chaque mois. Si la densité en cocotiers est de 150 à l'hectare, il sortira en moyenne 150 nouvelles palmes chaque mois et 20 d'entre elles seront attaquées, soit 7,5%. Si la densité est de 100 cocotiers à l'hectare, ce même pourcentage de palmes attaquées pour une population d'adultes identique, sera de 20% ; pour une densité de 50 cocotiers à l'hectare, ce pourcentage passera à 40%.

Le mécanisme des attaques relève cependant de processus plus compliqués que ceux que nous venons de définir, puisqu'une palme peut être attaquée plusieurs fois et que réciproquement, la population d'adultes d'un temps *t* peut intervenir sur un certain nombre de palmes d'ordres différents : une définition plus complète de ces phénomènes sera envisagée ultérieurement.

1.2. LE PROBLÈME *Oryctes*

1.2.1. Les méthodes d'échantillonnage

Depuis plusieurs années, les chercheurs du projet de lutte contre l'*Oryctes* FSNU/CPS procèdent à des évaluations de dégâts dans les différents territoires du Pacifique. Par ces méthodes indirectes, HINKLEY (1966) en particulier, est arrivé à évaluer les populations d'adultes avec une certaine rigueur dans les cocoteraies industrielles.

Si, par ailleurs, dans l'abondante littérature relative aux *Oryctes*, un certain nombre de relevés numériques ont été mentionnés, aucun d'entre eux ne pouvait constituer un échantillonnage de population.

Le problème à résoudre dans ce cas particulier est en effet de rattacher à une population larvaire et nymphale (fixée dans les gîtes de reproduction où les œufs dont elle est issue ont été pondus), une population d'adultes susceptible au contraire de migrations plus ou moins importantes. A cette particularité liée à la biologie de l'insecte, vient s'ajouter la grande hétérogénéité de la cocoteraie wallisienne.

Ces éléments nous ont amenés à apporter un certain nombre de restrictions quant à l'utilisation des méthodes indirectes et à mettre en évidence l'intérêt des méthodes directes qui ont l'avantage de mesurer intégralement la population présente sur une aire donnée en faisant la synthèse des populations larvaires fixes et des populations d'adultes susceptibles de se déplacer.

(a) *Les méthodes indirectes*

Lecture de l'ensemble des palmes

C'est la mesure de la moyenne des attaques pendant deux ans ; cette mesure n'est pas représentative de la population à un moment donné ; elle est 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 un intervalle de un an peuvent donner une idée de la tendance de la population dans les trois années précédentes, mais jamais un chiffre précis.

Lecture des dernières palmes

Les dégâts mesurés remontent à plusieurs mois, cette mesure ne peut être considérée comme un échantillonnage, en effet, même en mesurant la dernière ou les deux dernières palmes sorties, si l'on considère que l'*Oryctes* peut endommager deux palmes lors de l'attaque, il est extrêmement difficile de rattacher ces dégâts à une attaque ayant eu lieu à un moment donné, car l'*Oryctes* n'endommage pas toujours les mêmes ébauches foliaires en creusant sa galerie et l'erreur de lecture peut ainsi être de plusieurs mois.

(b) *Les méthodes directes*

Comptages au sol et dans les couronnes

La méthode consiste à procéder, sur une aire bien déterminée, à une prospection systématique de tous les gîtes de reproduction 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 susceptible de constituer un échantillonnage et cependant sa fiabilité n'est pas évidente car, outre qu'elle est évidemment plus fastidieuse que le comptage des dégâts, elle comporte des risques d'erreur par défaut. La prospection d'adultes dans les couronnes permet de mesurer la fraction complémentaire de population en période d'alimentation.

(c) *Intérêt des différentes méthodes dans le cadre 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 les recensements de population ; dans les grandes cocoteraies industrielles, la mesure des dégâts peut cependant permettre d'évaluer avec une certaine rigueur, les populations réelles ; à Wallis, l'âge, la densité 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 d'échantillonnage dans les gîtes de reproduction ; l'emploi des méthodes

indirectes n'est souhaitable que pour les mesures moyennes de tendance, ceci pour des périodes toujours relativement anciennes ; elles ont de ce fait un caractère complémentaire.

1.2.2. *Les dégâts d'Oryctes*

Après un premier comptage sur toute la surface de l'île, nous avons conclu que le niveau des attaques était principalement lié à la densité en cocotier et au degré de couverture du sol ; ces premières constatations nous ont amené, avant d'établir la carte des dégâts, à définir préalablement les différents types de cocoteraies et à effectuer plusieurs prélèvements dans les endroits qui nous sont apparus comme représentatifs de la région. Sur les 30 stations retenues à cet effet, la densité par hectare des cocotiers a été mesurée, puis sur un hectare, 20 cocotiers ont été choisis au hasard ; sur ces 20 individus, on a mesuré le nombre de palmes vertes, le nombre de palmes endommagées par l'*Oryctes*. Le pourcentage de cocotiers attaqués figure également, mais cette mesure ne saurait donner avec assez de précision, une idée des dégâts.

(a) *Les résultats*

Ces mesures ont servi à l'établissement en février 1967, de la carte des dégâts (fig. 9).

Cette carte des dégâts se superpose assez étroitement à la carte des différents types de cocoteraies.

La région de Mata Utu est la plus attaquée (91% des palmes attaquées), de Liku à Aka Aka ; au nord et au sud de cette région, le pourcentage de palmes attaquées passe à 80%, mais la cocoteraie peut être considérée comme perdue. Dans cette zone, seule la plantation de l'évêché (Lano) menée rationnellement, n'a que 31% de ses palmes endommagées ; c'est un exemple de la manière dont pourrait se comporter une cocoteraie bien entretenue en face de populations élevées d'*Oryctes*.

Au nord, les dégâts sont moins importants (75%) avec une zone bien préservée au bord de mer.

Au sud de Mata Utu, on passe brusquement au niveau de Falaleu, à une région de cocoteraie plus dense et plus jeune, avec d'importantes surfaces de jachère où les dégâts sont moins élevés. Au niveau de Lavengahau, la bande de culture est limitée par le désert d'Hihifo ; la présence de villages entraîne une augmentation des attaques d'*Oryctes*. A l'exception de Tapa (cocoteraie d'une vingtaine d'années normalement dense) et de Utufua (cocoteraie jeune et très dense), on observe une recrudescence des dégâts au sud, deuxième région de peuplement important.

Pour des conditions identiques à celles de Mata Utu du point de vue des gîtes larvaires, on peut attribuer les 60% de dégâts de la région de Mua au fait que la cocoteraie bien qu'âgée, y est mieux conservée et plus dense que dans la précédente région.

La côte ouest peu habitée, constitue la zone de forêt cultivée bien préservée de l'*Oryctes*, avec des dégâts se situant entre 6 et 15%. Au niveau de la mission de Malaetoli, l'implantation de cultures vivrières à caractère permanent et le débroussaie de

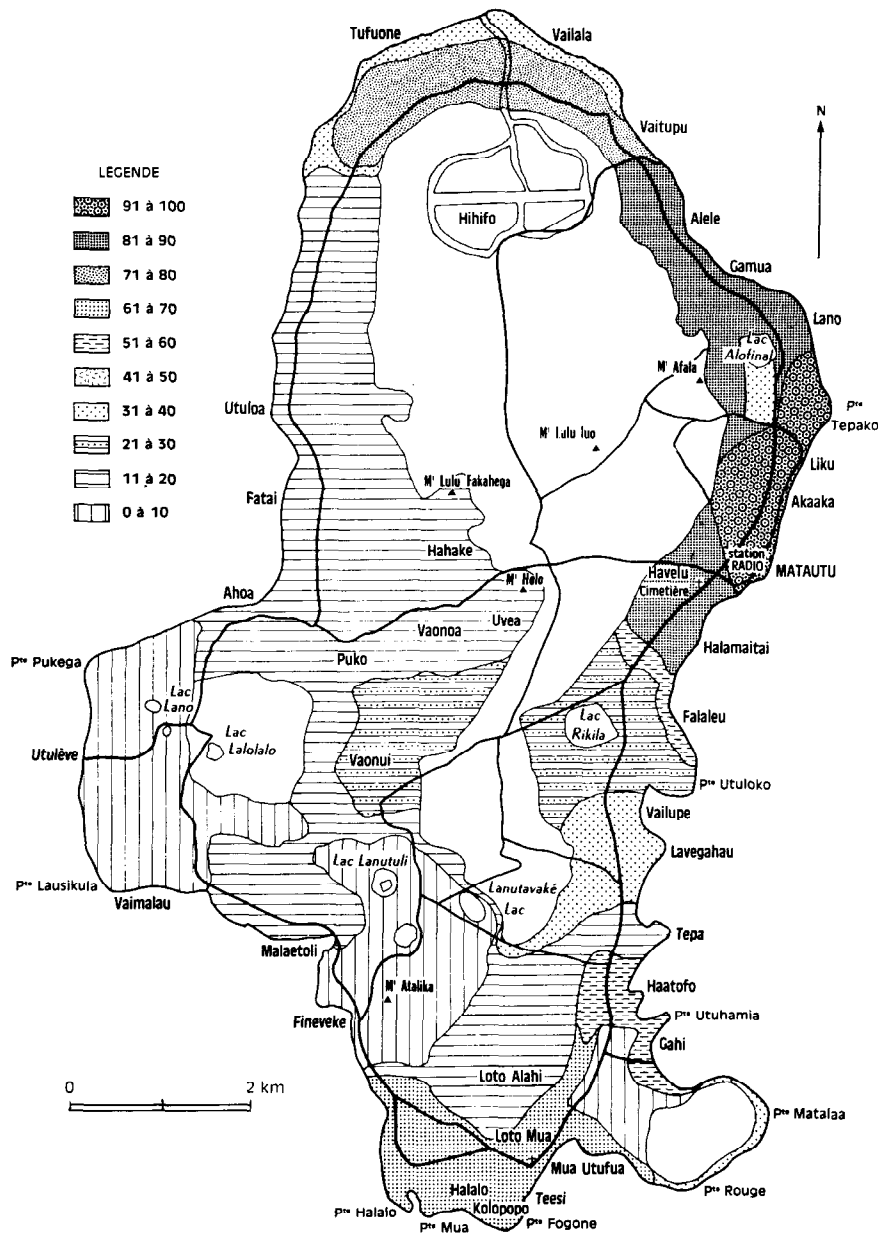


Fig. 9. — Carte des dégâts d'*Oryctes*. Pourcentage de palmes attaquées. Janvier 1967

la forêt pour l'installation de pâturage, ont amené les dégâts à 19%.

Au nord de Malaetoli, on retrouve le même type de cocoteraie en forêt avec de vieilles jachères et quelques cultures de taro et de manioc. Dans la région du lac Lalolalo, la forêt est assez bien conservée pour que le cocotier n'y ait pu s'introduire. A Utulevé, la forêt atteint le bord de mer ; la cocoteraie assez dense à ce niveau, peut y être considérée comme naturelle.

La zone de bourao au nord d'Utuloa est également très bien préservée en raison de son éloignement des habitations, des difficultés d'accès et des qualités médiocres de ses sols qui n'ont pas encouragé les Wallisiens à y entreprendre des cultures.

Puis on repasse au nord, sans aucune transition, à une région plus attaquée correspondant aux premiers villages. Reste la région de Vaonui, également isolée, mais à densité des cocotiers plus faible et de ce fait plus fortement éprouvée par l'*Oryctes*.

(b) *Facteurs conditionnant l'importance des dégâts*

Selon les différents auteurs, quatre facteurs semblent conditionner l'importance des dégâts à Wallis :

- La densité des gîtes larvaires,
- La densité en cocotiers,
- L'accessibilité des gîtes,
- La silhouette des cocotiers.

La densité des gîtes larvaires

Les deux régions les plus atteintes sont les deux zones « urbaines » de l'île. Les gîtes larvaires sont en effet très nombreux dans les villages, ils sont composés principalement de souches de cocotiers de troncs morts dressés, abandonnés ou érigés en barrière à cochons, de débris végétaux en décomposition et de tas de terreau.

La densité en cocotiers

La relation entre les dégâts et la densité en cocotiers est évidente en particulier sur la côte est où les conditions, en ce qui concerne les gîtes larvaires, sont sensiblement identiques en tous les points, mais où la densité en cocotiers détermine le niveau des attaques. Les endroits où des tentatives de rajeunissement de la cocoteraie ont été entreprises sont mieux préservés de l'*Oryctes*, comme par exemple, à Haafuasiasia, où l'on passe brusquement d'une zone de cocoteraie vieille (70% de dégâts) et dégradée, à une zone de jeune cocoteraie normalement dense (25% de dégâts).

L'exemple le plus typique de « protection » contre l'*Oryctes* par l'augmentation de la densité en cocotier est constitué par la cocoteraie de Utufua où, pour une densité de 300 cocotiers à l'hectare, 7% seulement des palmes portent les signes caractéristiques du passage de l'*Oryctes* ; une telle cocoteraie a toutefois le double inconvénient de ne produire aucune noix et de ne permettre aucune culture sous son couvert.

Accessibilité des gîtes

Le degré de couverture du sol joue également un rôle important. La carte des dégâts se superpose assez exactement à la carte des jachères. On peut distinguer deux types de jachères :

Les jachères de forêt où l'on peut considérer le sol comme parfaitement recouvert par une végétation à base de lianes, et les jachères de la zone de bourao où la couverture végétale moins efficace est plutôt composée de « sensitive » et « d'herbe bleue ». Au nord (Vailala Vaitupu) et au niveau de Lavengahau, dans la zone de bourao, les dégâts sont relativement plus importants que dans les régions avoisinantes.

En forêt par contre, les zones de jachères constituent une barrière efficace contre *Oryctes*.

COHIC dans son rapport de 1959, notait que les cocoteraies en bordure de forêt, étaient plus attaquées, la forêt constituant un réservoir à *Oryctes*. Nos observations ont montré au contraire, que la forêt pouvait être considérée comme un milieu difficilement accessible pour l'*Oryctes*, c'est en réalité, une question de densité de la strate inférieure.

Au niveau de Malaetoli, nous avons procédé en février 1967, à un comptage en partant du bord de mer et en allant jusqu'à la forêt.

Au bord de mer, la cocoteraie est vieille et peu dense, donc plus attaquée que l'ensemble de cette région. 39% des palmes sont endommagées à cet endroit. On passe ensuite à un terrain planté de bananiers et dont une partie est maintenant en jachère (lianes et passiflores), le sol est très caillouteux. Les dégâts sont moindres (9,2%) principalement à cause de la jachère et des cailloux interdisant la formation des gîtes.

La région suivante est constituée par une vieille jachère servant de prairie où domine l'herbe bleue et la sensitive ; un certain nombre de souches pourrissent ; les dégâts sont plus élevés (17,8%).

Enfin, une surface de 2 hectares se trouve directement en contact avec la forêt ; la cocoteraie est jeune et dense et la strate sous-jacente traitée en prairie ; 13,5% des palmes sont attaquées.

En aucun cas, on ne note une recrudescence des dégâts à la lisière de la forêt. La forêt n'en reste pas moins un réservoir à *Oryctes*, mais il semble qu'à Wallis, les populations soient toujours moins élevées en forêt qu'en zone cultivée, ce qui n'est pas toujours le cas en cocoteraie industrielle.

La silhouette des cocotiers

Les adultes, lors de leur vol alimentaire, répondent vraisemblablement à un stimulus visuel provoqué par la silhouette du cocotier à la manière du Hanneton d'Europe. On peut noter que partout, les cocotiers les plus hauts, les plus isolés ou placés sur une forte pente, sont les plus attaqués.

Les adultes d'*Oryctes* dont le vol est crépusculaire, s'abattent sur les premiers arbres qui se présentent à eux ou sur les plus visibles. Dans les cocoteraies très denses (Utufua), les sujets en bordure de zone dégagée (route) sont les plus atteints ; l'*Oryctes* ne pénètre que très peu à l'intérieur de la cocoteraie dont les couronnes forment une masse végétale compacte ; dans une cocoteraie dense et homogène, les quelques individus de plus petite taille sont les plus attaqués, parce que mieux perceptibles en-dessous du niveau moyen des couronnes.

Dans le cadre de Wallis, une mesure intéressante pour le maintien de la cocoteraie devant les attaques d'*Oryctes*, consisterait à procéder à un rajeunissement de la cocoteraie par plantation rationnelle (9 m par 9 m) de manière à constituer pour l'avenir, des vastes zones homogènes où l'*Oryctes* ne pénétrerait pas ou peu.

COHIC notait également que les cocoteraies du bord de mer étaient moins attaquées que celles des zones intérieures.

Nous avons effectué des comptages en trois points de l'île : Malaetoli, Tapa, Vailala.

A Malaetoli, c'est justement la zone de bord de mer qui se trouve être la plus atteinte.

A Tapa, on n'observe aucune différence entre les 50 m de cocoteraie de bord de mer et la cocoteraie en culture vivrière qui lui succède immédiatement.

A Vailala, l'expérience est significative : cette région nord se trouve directement exposée au vent toute l'année, ce qui empêche les *Oryctes* d'atteindre aisément le bord de mer. Les 50 m de prairie se trouvant au

bord de mer sont donc préservés ; à cette étroite bande, succède une autre bande plus attaquée (46%), après quoi, la cocoteraie disparaît pratiquement pour réapparaître plus loin avec 70% de palmes attaquées.

(c) Evolution des dégâts entre février 1967 et juillet 1970

Une nouvelle carte des dégâts a été dressée en juillet 1970 selon le même principe que celle de 1967 (fig. 10).

Elle présente dans son ensemble, un aspect analogue à la précédente avec la même différenciation très nette entre les zones de villages et les zones de forêts.

Localement, des modifications plus importantes ont pu se produire, mais elles sont toujours le résultat de l'action de l'homme : par exemple, les remises en culture de zones de jachères entre le mont Holo et la région Ahoa ; au niveau du mont Holo, un débroussaillage systématique a été entrepris pour la création d'une station d'élevage : la création de cette

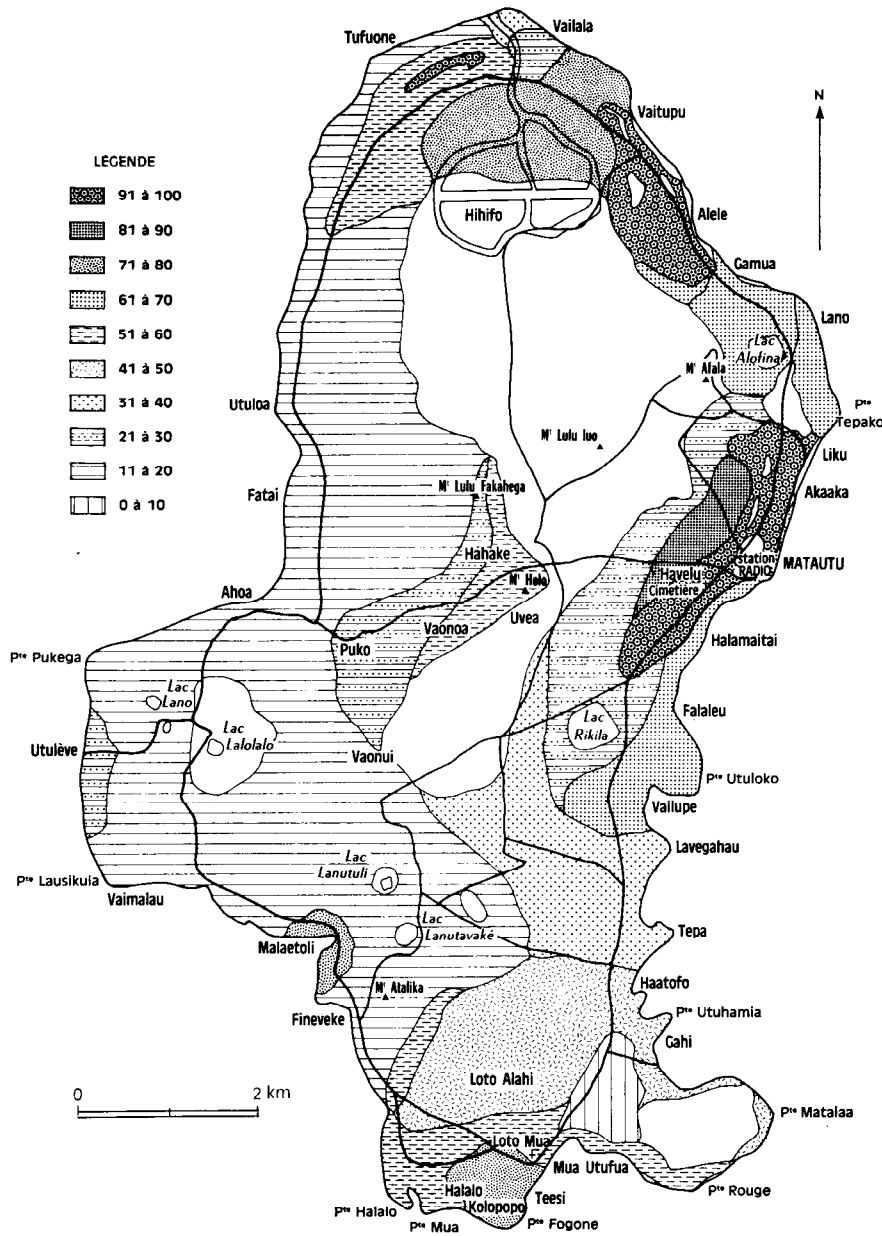


Fig. 10. — Carte des dégâts d'*Oryctes*. Pourcentage des palmes attaquées. Juillet 1970

ferme modèle a entraîné une forte recrudescence des dégâts qui sont passés en trois ans, de 20% à 60% de palmes attaquées.

Le phénomène le plus intéressant reste cependant, en zone de forêt et de cultures temporaires, le passage des dégâts de moins de 10% en 1967 à plus de 10% en 1970. Il traduit une dégradation lente de la cocoteraie qui ne correspond pas obligatoirement à une augmentation des populations d'*Oryctes*. En effet, si dans une cocoteraie entretenue et rajeunie, les dégâts devraient rester constants, il n'en est pas de même dans une cocoteraie traditionnelle où la plupart des cocotiers vieillissants ne sont jamais remplacés et où la régénération naturelle reste difficile en raison de la strate sous-jacente très dense.

2. LES POPULATIONS D'ORYCTES RHINOCEROS A L'ILE WALLIS

L'approche du problème des dégâts a montré combien l'emploi des méthodes indirectes s'avérait délicat ; il est apparu préférable d'utiliser dans le

cadre de cette étude, les méthodes directes d'échantillonnage. Elles consistent principalement en des recensements de populations sur des surfaces déterminées et dans différents types de gîtes, effectués à intervalles réguliers.

Cette méthode a l'avantage de donner une mesure absolue de la population puisque tous les gîtes de reproduction de la surface envisagée (le quart d'hectares) sont visités et que tous les stades d'*Oryctes* présents sont recensés.

Les populations d'œufs, de larves et de nymphes sont ainsi contrôlés de façon intégrale ; quant aux populations d'adultes, une partie seulement en est recensée, car elles sont susceptibles de se déplacer pour s'alimenter dans les couronnes des cocotiers.

2.1. LES NIVEAUX DE POPULATIONS

2.1.1. Résultats des recensements

Au tableau ci-après, figurent les résultats des prospections, les chiffres obtenus constituent la mesure absolue de la population dans les gîtes de reproduction au moment du prélèvement.

TABLEAU II

Lieu	Surface (m ²)	Nombre de gîtes utilisables	Nombre de gîtes utilisés	Nombre d'œufs	Nombre de L1	Nombre de L2	Nombre de L3	Nombre de nymphes	Nombre de mâles	Nombre de femelles	Nombre d'adultes	Nombre de L3 par hectare	Nombre d'individus par hectare	Nombre d'adultes par hectare
Lavengahau cultures vivrières	2 500	18	12	196	98	84	190	4	0	12	12	785	2 438	48
Mua cultures vivrières	2 500	36	24	270	180	48	156	0	6	12	18	650	2 800	72
Lano	2 500	21	13	21	13	37	30	12	2	1	3	487	1 618	12
Tepa jachère	2 500	7	1	55	0	5	26	0	2	3	5	104	364	20
Mont Holo jachère en forêt	2 500	3	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4	4
Lahakau cultures vivrières en forêt	2 500	9	4	20	0	2	43	0	1	2	3	172	272	12
Malaetoli	2 500	9	4	10	2	7	25	0	3	1	4	100	235	16
Hihifo toafa	10 000	25	1	0	0	0	11	0	0	0	0	11	11	0

Les différentes colonnes indiquent respectivement :

- Le lieu de prélèvement ;
- La surface prospectée (généralement 2 500 m²) ;
- Le nombre de gîtes utilisables, c'est-à-dire toutes les souches, tas de terreau et troncs morts présentant un degré de pourriture apparaissant comme satisfaisant pour abriter un stade quelconque de l'insecte ;
- Le nombre de gîtes utilisés, c'est-à-dire parmi les gîtes présumés convenables, le nombre de gîtes effectivement visités ;
- Le nombre d'œufs de larves, du premier, deuxième et troisième stade ;

- Le nombre de nymphes et d'adultes.

Puis, par extrapolation :

- Le nombre de larves du troisième stade à l'hectare ;
- Le nombre total d'individus de tous les stades à l'hectare ;
- Le nombre d'adultes au sol à l'hectare ; ce chiffre ne représentant environ que les deux tiers de la population.

2.1.2. Définition des niveaux de populations

Notons tout d'abord que les populations sont réparties de façon beaucoup plus homogène que les

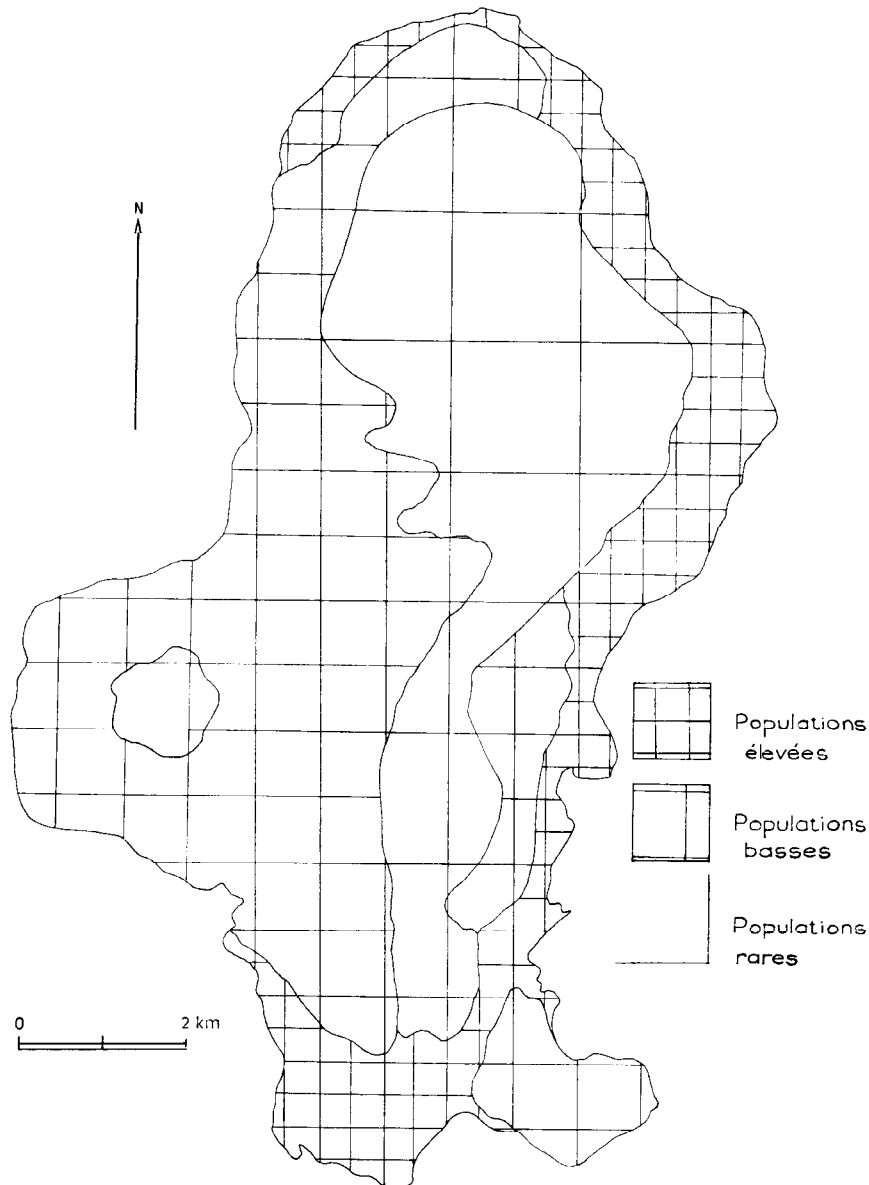


Fig. 11. — Carte des populations d'*Oryctes*

dégâts ; en effet, dans ce cas, deux facteurs interviennent seulement : la quantité de gîtes et leur accessibilité.

Ces populations peuvent être réparties en trois groupes principaux (fig. 11) :

- Les zones de populations élevées,
- Les zones de populations basses,
- Les zones de populations rares.

Les zones de populations élevées

Elles correspondent à la frange côtière est et sud occupée par les villages. Dans cette région, les gîtes abondent ; ils sont principalement constitués de troncs de cocotiers pourrissant au sol ou debout. Parmi les autres essences susceptibles d'abriter des *Oryctes*, c'est le plus souvent dans les souches de châtaignier de Tahiti (*Inocarpus fagiferus* Parkins) que l'on rencontre des larves ; les troncs de bananiers entreposés en tas ou en fosse forment une sorte de terreau également favorable au développement des *Oryctes*.

La caractéristique de cette région par rapport aux autres, reste le grand nombre de gîtes de reproduction accessibles, les cultures vivrières permanentes favorisent cet état de chose.

Les populations de 2 000 à 3 000 individus à l'hectare, avec de 600 à 800 larves du troisième stade et de 50 à 70 adultes, caractérisent cette zone.

Les régions de Lavenghau et de Mua sont représentatives de ces conditions. A noter que la région des dégâts les plus élevés, ne correspond pas à celle où le plus grand nombre d'adultes ont été récoltés.

En effet, la région de Lavenghau et Mata Utu où les dégâts sont de l'ordre de 80% de palmes endommagées et plus, ont des populations d'adultes de l'ordre de 50 *Oryctes* à l'hectare, alors que la région de Mua avec 70 *Oryctes* à l'hectare, présente une cocoteraie moins endommagée (60%).

Ceci s'explique par le fait que la cocoteraie dans le sud de l'île est mieux conservée et plus vaste que celle de la région actuellement en voie de disparition.

Les zones de populations basses

Elles couvrent d'importantes surfaces correspondant aux zones de jachères et de forêt ; les gîtes sont parfois aussi nombreux que dans les villages, mais ils restent inaccessibles en raison de l'abondante couverture végétale se développant au sol ; seuls les débroussaiges en vue de plantations peuvent les mettre à nu. Le plus souvent, les troncs morts, dressés, restent les seuls à contenir des *Oryctes*.

Dans les jachères proches des villages (Tepa et Vailala), les populations sont de l'ordre de 200 à 400 individus à l'hectare, avec 10 à 20 *Oryctes* adultes. Selon HINKLEY, ces quantités d'adultes sont déjà largement suffisantes pour entraîner la dégradation d'une cocoteraie normalement dense. Dans le cas de Wallis, c'est effectivement la densité en cocotiers qui détermine à ce niveau l'importance des dégâts.

Ainsi, pour des populations identiques, les dégâts sont plus élevés à Vailala qu'à Tepa, car la première cocoteraie est âgée et claire, alors que la deuxième est beaucoup plus jeune et dense.

En forêt, les populations sont sensiblement plus basses, d'autant plus que les gîtes deviennent de plus en plus rares ou inaccessibles (mont Holo). Les quantités d'adultes sont également plus faibles (moins de 10 à l'hectare).

Les zones de populations rares

Au centre de l'île s'étend une vaste zone appelée désert ou « toafa » où le cocotier est absent ; seuls les *Pandanus* largement utilisés dans l'artisanat local y sont répandus.

Le bois de *Pandanus* en décomposition peut abriter des larves d'*Oryctes* qui y trouvent une nourriture apparemment satisfaisante ; il en est de même pour les ébauches foliaires de cet arbre qui sont acceptées par les adultes en élevage.

Au cours des échantillonnages effectués dans cette région, nous n'avons pas trouvé d'adultes, mais seulement quelques larves ; il est douteux que le cycle complet de l'insecte puisse s'effectuer normalement dans cette partie de l'île.

2.1.3. Répartition des populations dans l'espace

Une population d'*Oryctes* est caractérisée par deux composantes :

— Une composante fixée correspondant à la population larvaire et nymphale demeurant dans les gîtes où les œufs dont elle est issue ont été pondus ;

— Une composante mobile constituée par les adultes qui sont au contraire susceptibles de se déplacer entre les gîtes de reproduction et les gîtes d'alimentation.

Si les renseignements recueillis par recensement des œufs, des larves et des nymphes, correspondent à une mesure absolue de la population, il n'en est pas de même pour les adultes où seule, la fraction de population en période d'accouplement ou de ponte est mesurée.

Il convient donc d'évaluer parallèlement les quantités d'adultes en période d'alimentation et de les rattacher à la population échantillonnée.

L'observation du comportement des adultes (HINKLEY, 1966) montre que ceux-ci passent un tiers de leur vie en période d'alimentation et deux tiers dans les gîtes de reproduction. La prise de nourriture et la ponte se font en plusieurs fois et cet auteur considère que l'adulte se nourrit en moyenne une fois par mois et reste une dizaine de jours dans la couronne des cocotiers avant de retourner dans les gîtes de reproduction. La population recueillie dans un échantillonnage devrait donc correspondre aux deux tiers de la population totale d'adultes, le reste se trouvant dans les couronnes des cocotiers.

Une étude de la répartition des populations d'adultes a été entreprise à Wallis, en 1967, où une expérience de « hand-picking » menée dans la jeune cocoteraie d'Havelu est venue compléter les observations de populations faites dans les cultures vivrières voisines.

Deux opérations de hand-picking ont été menées, à 10 jours d'intervalle, sur les 100 cocotiers couvrant une surface de un hectare : 26 adultes (15 mâles et

11 femelles), puis 21 adultes (14 mâles et 9 femelles) ont été respectivement capturés.

Ensuite, un ramassage quotidien sur les 100 cocotiers pendant quatre jours a donné les résultats suivants :

Date	Nombre de cocotiers escaladés	Nombre d'adultes	Mâles	Femelles
7 février 1967	100	4	2	2
8 février 1967	100	9	3	6
9 février 1967	100	1	0	1
10 février 1967	100	4	2	2
Moyenne par jour		4,5	1,8	2,8

On peut donc admettre que, environ quatre nouveaux *Oryctes* s'abattent chaque soir sur les 100 cocotiers, et que si la population normalement présente dans les couronnes est d'une vingtaine d'adultes, chaque imago reste environ une semaine dans la couronne.

Les captures effectuées au sol à quelques 100 m d'Havelu (Mahima Mahu) font apparaître une population d'adultes au sol beaucoup plus élevée (55 adultes à l'hectare).

Cette première évaluation montre que dans cette zone de culture vivrière, les populations d'adultes seraient de l'ordre de 80 individus à l'hectare, un tiers de cette population se trouvant dans les couronnes et le reste dans les gîtes de ponte et d'accouplement ou, si l'on préfère, l'*Oryctes* passerait plus de un tiers de sa vie imaginale dans les couronnes en période d'alimentation.

2.2. ASPECT DES POPULATIONS

2.2.1. Principales caractéristiques

L'ensemble des comptages effectués sur toute l'île à l'occasion de la mise en évidence des niveaux de populations constitue, si on en fait la somme, l'échantillon de population d'*Oryctes* le plus représentatif que nous avons pu obtenir :

Cœufs	Larves 1 ^{er} stade (L1)	Larves 2 ^e stade (L2)	Larves 3 ^e stade (L3)	Nymphes	Adultes
712	316	283	678	16	50

Il serait vain en effet d'essayer comme l'ont fait certains auteurs, d'obtenir une image représentative des populations en choisissant le gîte comme unité ; il est en effet indispensable d'introduire dans les échantillonnages la notion d'unité de surface et de mesurer les populations en fonction de cette unité utilisée par ailleurs au niveau des dégâts.

Ce type de populations se caractérise principalement par la présence simultanée de tous les stades du développement de l'insecte ; l'importance relative des différentes composantes de cette population fera l'objet d'une étude plus approfondie, le phénomène le plus important à noter étant le chevauchement des générations qui rappelle plus l'aspect d'une population humaine que celui de populations animales classiques. (Fig. 12, pyramide des âges.)

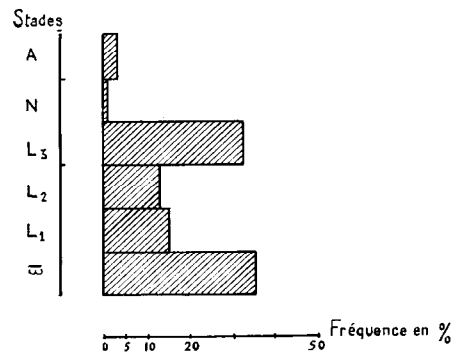


Fig. 12. — Population d'*Oryctes rhinoceros*. Pyramide des âges

Il faut noter également dans cette population, la présence d'un très grand nombre de larves du troisième stade par rapport aux quantités d'adultes et de nymphes ; si les populations d'adultes restent toujours numériquement faibles (moins de 100 à l'hectare), les populations de larves dépassent souvent 1 000.

Au niveau des nymphes, il est intéressant de noter qu'on ne les rencontre qu'exceptionnellement dans les gîtes contenant de très nombreuses larves, même lorsque ceux-ci ne contiennent plus qu'un reliquat de larves du troisième stade.

On peut émettre à ce propos, l'hypothèse qu'une très faible proportion de larves du troisième stade rencontre un milieu favorable à la nymphose, les exigences de celle-ci étant plus étroites que celles des larves. On peut supposer que ce sont alors des facteurs microclimatiques ou nutritionnels qui interviennent.

HINKLEY (1967) attribue ces variations à des phénomènes de malnutrition, terme qui peut apparaître comme satisfaisant, mais qui a cependant le défaut de ne pas donner l'explication du processus et de dire s'il s'agit d'un manque de nourriture classique par défaut, ou d'une mauvaise qualité de la nourriture : jusqu'à ce jour, aucune étude concernant les types de décomposition des bois et les faunes microbiologiques qu'ils sont susceptibles d'abriter, n'a été menée à notre connaissance.

L'illustration de ces conditions particulières à la

nymphose figure au tableau ci-dessous où l'on peut noter la grande quantité de nymphes trouvées dans six troncs morts dressés, alors que la rencontre de nymphes dans les troncs se situant au niveau du sol, est exceptionnel.

Halalo			
1 tronc dressé de 5 m de haut	160 L3	5 mâles	2 femelles
Lano			
1 tronc dressé de 10 m	Partie supérieure 15 œufs 8 L1 2 L2	3 mâles 2 femelles (dont 3 imagos dans leur chambre nymphale)	
1 tronc dressé de 15 m	29 L3 à la base	Partie supérieure 6 L3 et 3N	
1 tronc dressé de 15 m	Partie supérieure 8 L3 2 mâles (âgés)		
1 tronc dressé de 20 m	Partie supérieure 6 œufs 8 L3 1 mâle		
1 tronc déjà abattu	Partie supérieure 1 L3 4PN 2N		

2.2.2. Mise en évidence de plusieurs types de gîtes

Ces observations mettent en évidence la possibilité d'une variation dans le développement des *Oryctes* suivant le type de gîtes.

Il convenait donc de sélectionner de façon arbitraire, dans un premier temps, un certain nombre de types de gîtes considérés comme différents, soit d'un point de vue micro-climatique ou en considérant des types de décomposition des bois.

Les trois types de gîtes sélectionnés sont les suivants :

- (1) Les troncs dressés ;
- (2) Les troncs empilés ;
- (3) Les troncs au sol.

Ces trois types de gîtes sont constitués de bois de cocotier en décomposition. Dans l'ensemble, la décomposition du bois de cocotier dure plusieurs années. Une étude plus détaillée montre que seuls, les troncs au contact du sol ont tendance à se décomposer plus rapidement, car au bout de deux ans, on peut considérer le processus comme accompli.

Dans les autres cas par contre, c'est-à-dire pour les troncs qui ne sont pas en contact avec le sol et les troncs dressés, la période de décomposition dure au moins trois ans.

Les schémas suivants indiquent la progression et la décomposition dans les différents types de souches.

(a) Les troncs dressés

On les trouve en grand nombre surtout dans la zone des villages où la cocoteraie est en régression (fig. 13).

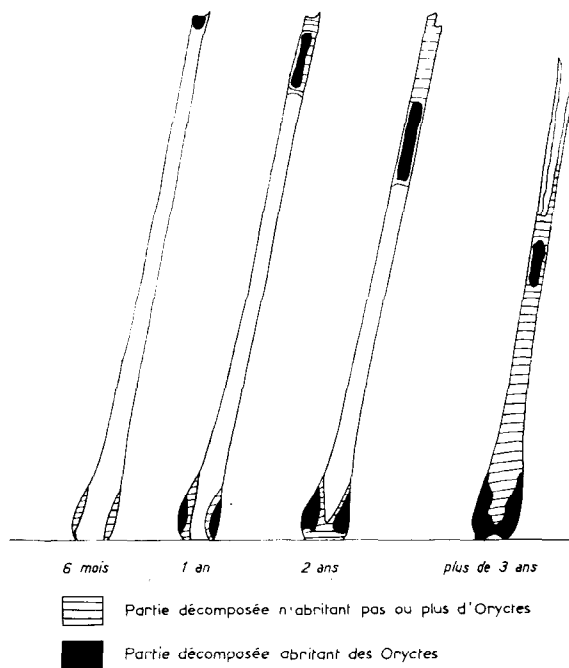


Fig. 13. — Processus de décomposition des troncs dressés

En zone de jachère, les troncs dressés constituent les seuls gîtes visitables par l'*Oryctes* parce que les seuls accessibles.

Le processus de décomposition des troncs dressés est très lent ; il commence par le sommet des troncs parfois lorsqu'il reste encore quelques stipes de vieilles feuilles. On a observé des pontes à ce niveau, mais il est peu probable qu'elles aient pu s'y développer car le degré de pourriture ne devient guère satisfaisant qu'un an plus tard. Le processus de décomposition reste cependant très particulier dans ce type de gîtes : l'extrémité du tronc dont la pourriture a un aspect fibreux, s'élimine très rapidement ; le reste subit ensuite une pourriture sèche partant du haut vers le bas. Dans un tronc mort depuis plusieurs années, la partie supérieure, lorsqu'elle tient encore debout, n'abrite généralement plus d'*Oryctes* ; il faut chercher les nymphes et les larves parfois à 2 mètres au-dessous de ce niveau ; à la partie supérieure ne subsistent plus que les galeries abandonnées des générations antérieures.

(b) Les troncs empilés au voisinage du sol (fig. 14)

Tous ces gîtes ont la particularité de ne pas se trouver en contact avec le sol bien qu'ils soient à sa

proximité directe. Ce genre de gîte est très répandu et se présente sous de nombreuses formes : il peut s'agir de troncs abattus ou tombés, mais qui ne sont pas en contact direct avec le sol ; de troncs abattus, débités pour dégager les surfaces de cultures et empilés en tas, des très nombreuses barrières à cochons qui, en Polynésie sont traditionnellement dressées avec des troncs et souches de cocotiers morts ou abattus.

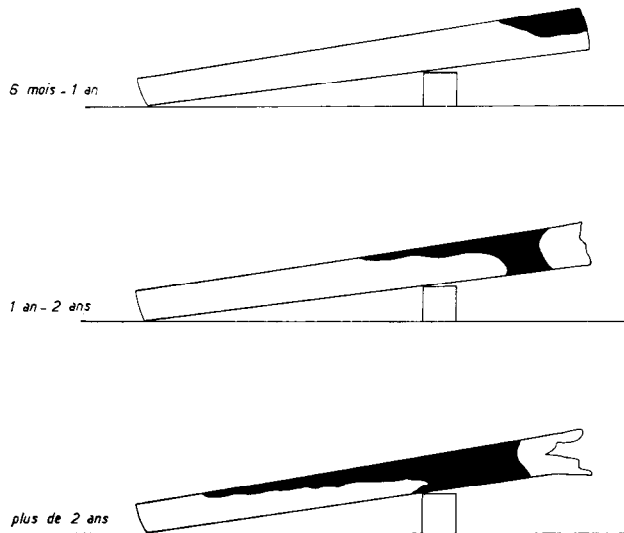


Fig. 14. — Processus de décomposition des troncs empilés

Le processus de décomposition est assez semblable à celui du premier cas, si ce n'est que les parties les plus exposées à la pluie, ont tendance à pourrir en premier ; la pourriture est également sèche.

(c) *Les troncs au contact du sol* (fig. 15)

Ces gîtes sont extrêmement nombreux sur toute l'île, aussi bien en zone de village qu'en région forestière.

Le processus de pourriture des troncs au sol est différent de celui des deux cas précédents. Il est tout d'abord plus rapide en raison d'une humidité toujours élevée ; il débute par les extrémités de la souche en contact avec le sol se dégrade rapidement. La phase fibreuse est très souvent gorgée d'eau, ensuite le tout se transforme en une sorte de terreau ; on n'observe jamais de pourriture du type I.

(d) *Mesures microclimatiques*

L'aspect purement descriptif des observations précédentes a été complété par une série de mesures microclimatiques qui gardent toutefois un caractère partiel en raison de la période trop courte des relevés.

Ceux-ci ont été effectués avec un géothermographe Thies.

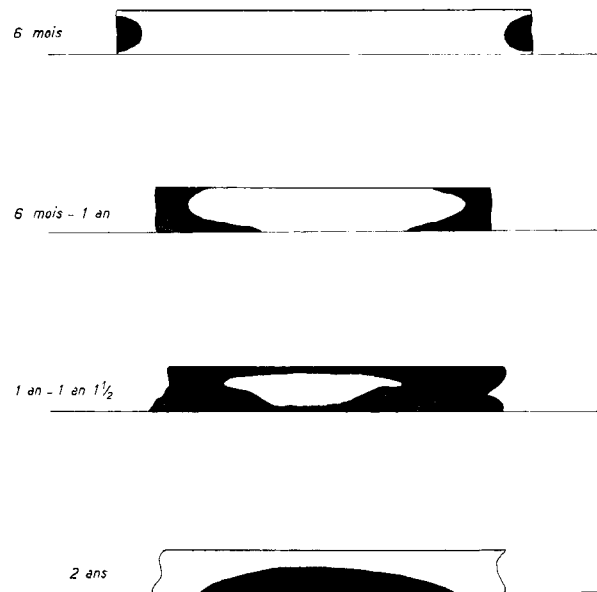


Fig. 15. — Processus de décomposition des troncs au sol

Les mesures ont porté sur les différents types de gîtes : souche au sol, souche à 50 cm du sol. Dans le tronc dressé étudié, un des plongeurs a été placé à la base du tronc et l'autre, d'abord dans la partie supérieure creuse, à 4 mètres, puis à 3,50 mètres dans le bois en décomposition.

L'ensemble des expériences a été mené à Malaetoli, en raison de la facilité de trouver les différents types de gîtes et de la présence à proximité de la zone d'expérimentation, d'un abri météorologique.

Sans vouloir tirer de conclusions de résultats aussi fragmentaires, il est possible cependant de dégager quelques aspects importants.

— C'est dans les souches au sol que la température est la plus élevée et subit le moins de variations au cours de la journée, par rapport à la température extérieure ; les variations se situent autour de 1°.

— Dans les autres cas, la température subit des variations peu différentes de celles des conditions extérieures avec toutefois dans l'ensemble, une légère augmentation de la moyenne des minima.

— L'étude des amplitudes des variations est plus significative : les variations sont en général plus importantes sous abri. Dans les souches au sol, l'amplitude de ces variations n'est que de 1,5°. Ailleurs, elle est toujours inférieure à celle enregistrée sous abri à l'exception de la mesure faite dans la partie supérieure creuse du tronc dressé. Un résultat se serait dégagé de tout ceci si nous avions pu effectuer dans les mêmes conditions, des mesures de degrés hygrométriques. La température doit cependant avoir un rôle indirect sur le développement de l'insecte en agissant sur l'humidité ; dans les souches au sol où la température est constante, l'humidité est généralement élevée et constante, au niveau des

troncs dressés par contre, les variations de température tendent à faire davantage varier le taux d'humidité.

2.2.3. *Présentation des populations sous forme de pyramides des âges*

Dans le but de différencier plusieurs types de

populations résultant des conditions écologiques différentes que nous venons de définir, des relevés ont été effectués dans 100 gîtes de chaque catégorie pris au hasard, sur toute la surface de l'île. Les résultats figurent au tableau ci-après :

	Œufs	L1	L2	L3	Pré-nymphes	Nymphes	Jeunes adultes	Mâles	Femelles	Total adultes
Troncs dressés (100)	221	318	285	786	5	6	2	76	44	121
Troncs empilés au niveau du sol (100)	230	191	202	505	9	18	25	3	9	37
Troncs au sol (100)	324	138	151	408	0	4	0	12	10	22
Population globale	712	316	238	678		16				75

Des pyramides des âges sont obtenues en portant les quantités d'individus recueillis respectivement pour chaque stade (fig. 16). Pour introduire la notion de la durée relative de chaque stade, nous avons transformé ces pyramides en donnant à chaque stade une importance relative correspondant à sa

durée effective à partir de l'échelle figurant en ordonnée. Ainsi apparaissent un certain nombre de phénomènes qui expliquent en partie la prédominance des larves du troisième stade et mettent en valeur les faibles quantités d'adultes obtenues pour un stade aussi long.

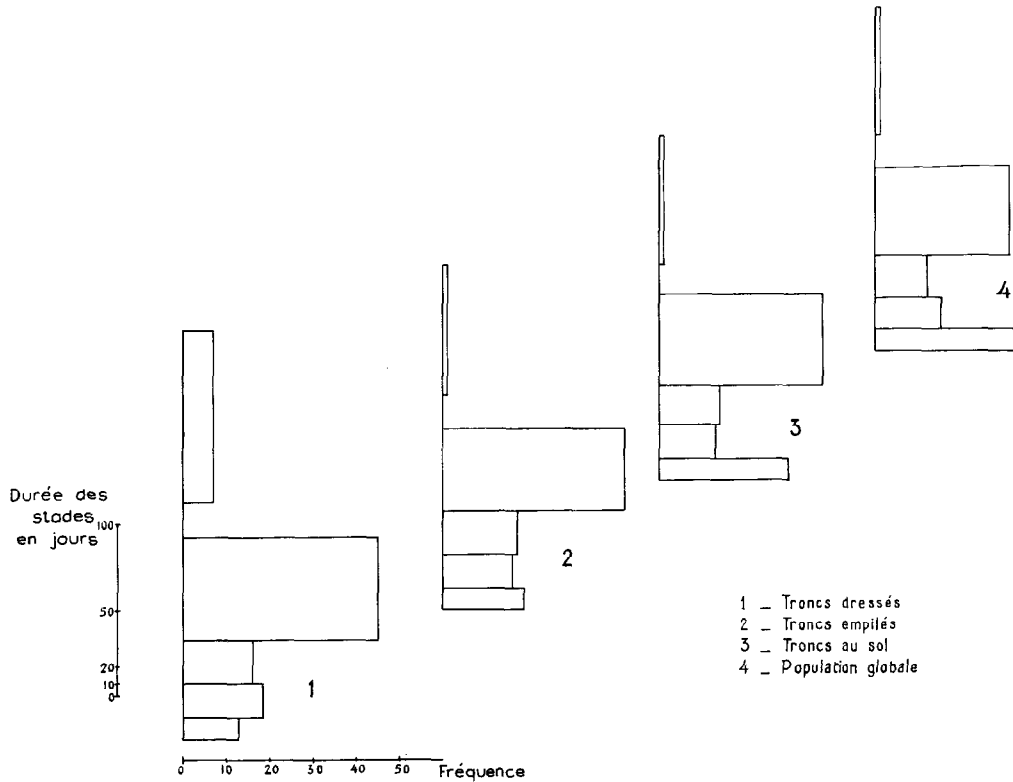


Fig. 16. — Populations d'*Oryctes*. Pyramide des âges

La pyramide présentant le plus de similitude avec celle de la population globale est celle des troncs au sol, parce que ceux-ci correspondent aux gîtes les plus répandus.

En ce qui concerne la nymphose, les résultats viennent corroborer nos hypothèses et ce sont bien les troncs empilés qui apparaissent comme les plus dangereux ; ils partagent certainement ce privilège avec les troncs dressés. De toute manière, la nymphose est un « filtre » à adultes et si les troncs au sol restent pratiquement improductifs, une faible variation dans la mortalité des nymphes au niveau des deux autres catégories de gîtes suffit pour induire une fluctuation au niveau de la population globale.

Au niveau des adultes il est intéressant de noter que les pourcentages de mâles sont :

Troncs dressés : 63%,
Troncs empilés : 25%,
Troncs au sol : 54%.

Les troncs dressés agissent comme d'excellents pièges à mâles, car on trouve généralement plus d'un mâle pour une femelle.

Dans les troncs empilés, c'est le contraire, puisqu'il y a deux fois plus de femelles que de mâles.

Au sol, les sexes sont équitablement répartis.

Ce sont les troncs dressés qui sont les plus visités. Pour ne considérer que les adultes âgés, on a recueilli respectivement 120 adultes dans les troncs dressés, 12 dans les troncs empilés et 22 dans les troncs au sol.

Les œufs

Plus on s'éloigne du sol, moins ils sont en grand nombre. Il y a une sorte de paradoxe entre les faibles quantités d'œufs et le grand nombre de femelles observées dans les troncs dressés ; la dissection des femelles permettrait de savoir si celles-ci sont ou non, en période de ponte et dans quelle proportion. L'accouplement se ferait-il préférentiellement en altitude ? Le phénomène a surtout été observé au niveau du sol parce qu'il est évidemment plus facile de le faire à ce niveau. La femelle quittant la couronne après la prise de nourriture, n'aurait-elle pas tendance à rester en altitude pour l'accouplement et ensuite, pendant la période de maturation des œufs ? Dans cette éventualité, la femelle ne serait attirée par le sol qu'au moment de la ponte seulement. Il n'est pas exclu qu'elle ait tendance à pondre dans les gîtes au sol qui, comme nous l'avons mis en évidence, ne sont pas les plus favorables à la production des adultes. Dans l'ensemble, une grande partie de la population vit donc dans les gîtes se trouvant très au-dessus du sol ; les mâles en particulier visitent peu les gîtes au sol.

2.3. ÉTUDE DES POPULATIONS

2.3.1. Problème de l'échantillonnage

Avant d'aborder une étude plus approfondie des résultats, il convient de se demander quelle est la signification des échantillonnages effectués ; en effet, ceux-ci ont été conduits non pas en raison d'impératifs

statistiques, mais avec les moyens limités dont nous disposions.

Nous analyserons à titre d'exemple, la représentativité d'un échantillonnage mensuel de 40 troncs dressés, en ne retenant que les larves du troisième stade qui sont toujours en nombre élevé.

Soient :

n = nombre d'échantillons = 40

Σx = somme des données = 133

m = moyenne = $\frac{\Sigma x}{n} = 3,35$

Σx^2 = somme des carrés = 1 856

C = terme de correction = $\left(\frac{\Sigma x}{n}\right)^2 = \left(\frac{133}{40}\right)^2 = 442,225$

$\Sigma x^2 - C = 1 856 - 442 = 1 414$

Variance = $s^2 = \frac{\Sigma x^2 - C}{n - 1} = 36,250$

Ecart-type = $s = 6,020$

La variance et l'écart-type étant calculés, l'erreur type ou écart type de la moyenne se définit de la façon suivante :

$$s_m = \sqrt{\frac{s^2}{n}} = \frac{s}{\sqrt{n}} = 0,95$$

L'intervalle de confiance de la moyenne est calculé à l'aide du t des tables de Student-Fischer : il est de 2 pour 95% et de 2,7 pour 99% (pour 39 degrés de liberté).

On a :

$$\delta m = 0,95 \cdot t = 2,57 ; 99\% \\ = 1,90 ; 95\%$$

Les conditions optimales d'un échantillonnage sont donc loin d'être réunies et d'un point de vue statistique, on peut qualifier cet échantillonnage de non représentatif.

A partir de ces données, nous avons calculé quel serait l'effectif nécessaire pour que l'intervalle de confiance soit ramené à un niveau satisfaisant ($\pm 10\%$).

Dans ces conditions, δm passerait de 2 à 0,335 (à 95%), soit un rapport 1,9/0,335 de 5,6, ce qui revient dans le terme $l m \cdot t$ à affecter s_m d'un coefficient de 5,6 :

$$\frac{5,6}{s_m} = \frac{s}{5,6 \sqrt{n}} = \frac{s}{\sqrt{(5,6)^2 \cdot n}}$$

Pour obtenir un intervalle de confiance satisfaisant, le nombre d'échantillons n devrait donc être multiplié par $(5,6)^2$, ce qui correspondrait à un échantillonnage mensuel de 1 300 troncs et à la prospection de plus de 100 hectares ; ceci est tout-à-fait impossible à réaliser sur le plan pratique et entraînerait une perturbation complète des populations, compte-tenu de la faible superficie de l'île.

2.3.2. Recherche d'un indice de stabilité des populations

Si un échantillonnage satisfaisant du point de vue

statistique ne peut guère être obtenu, il est cependant indispensable de définir les principales caractéristiques de ces populations.

A défaut de pouvoir mettre directement en évidence à partir des recensements, les caractères de stabilité découlant des premières observations, il importait de définir un certain nombre d'indices de stabilité

qui indiqueraient la permanence des structures et le maintien des effectifs dans le temps.

A cet effet, nous avons établi les rapports L1/œufs, L2/L1 et L3/L2 sur les populations recueillies respectivement pour les trois types de gîtes, pour les échantillonnages par unité de surface effectués dans un premier temps en juillet 1967, puis entre décembre 1969 et octobre 1970.

TABLEAU III
RAPPORTS L3/L2 ET L2/L1

	100 TD	100 TE	100 TS	US	D 69	J 70	A 70	M 70	S 70	O 70
L2/L1	0,89	1,05	1,09	0,89	0,69	0,69	0,51	0,45	1,00	0,77
L3/L2	2,75	2,50	2,70	2,40	2,80	2,74	2,40	3,00	2,83	3,00
					L3/L2			L2/L1		
(1) Moyenne TS + TE + TD + US					2,79			0,98		
(2) Moyenne décembre 1969 → octobre 1970					2,86			0,67		
(3) Moyenne (1) et (2)					2,4 < 2,72 < 3			0,45 < 0,79 < 1,09		

Le rapport L1/œufs ne présente pas de stabilité, ce qui est normal, puisque l'expérience consistait à mettre en évidence des variations dans le développement des *Oryctes* et que ces variations interviennent principalement au niveau du stade œuf.

L'étude du rapport L3/L2 montre que sa valeur moyenne est respectivement de 2,79 pour les quatre types d'échantillonnages menés en 1967, de 2,86 pour les échantillonnages par unité de surface menés entre décembre 1969 et octobre 1970 et de 2,72 pour l'ensemble des résultats, avec un écart allant de 2,4 à 3, soit $2,72 \pm 12\%$.

Le rapport L2/L1 est de 0,98 dans le premier cas, de 0,67 dans le deuxième et sa valeur moyenne est de 0,79 avec un écart allant de 0,45 à 1,09, soit 43% de sa valeur.

Il ressort de ces observations, que seul le rapport L3/L2 présente un caractère de stabilité satisfaisant, compte tenu des échantillonnages effectués.

Il indique donc une permanence de la structure des populations dans le temps laissant penser que les populations d'*Oryctes* présenteraient des caractères de populations stationnaires définis dans les études classiques de démographie humaine.

2.3.3. Utilité de l'emploi des méthodes d'analyse démographique pour l'étude des populations d'*Oryctes*

L'application des méthodes utilisées habituellement pour l'étude des populations d'insectes se heurte à un certain nombre de difficultés.

L'obtention de tables de vies par les méthodes classiques, semble ici tout à fait impossible, en l'absence de génération ou même de cohortes d'individus; la seule analyse possible relèvera donc de l'utilisation des recensements, c'est-à-dire de l'image d'un ensemble d'individus à des âges variés, comme c'est le cas dans une population humaine. C'est dans l'analyse démographique classique que nous avons cherché une méthode d'étude susceptible de s'adapter à ce type de populations (HAMMES, 1969).

(a) Types de représentation des populations en démographie

La représentation des événements démographiques est constituée par le diagramme de Lexis (PRESSAT, 1961).

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 (fig. 17).

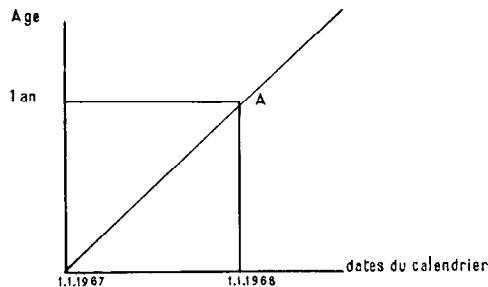


Fig. 17

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'événements démographiques dans un laps de temps donné (fig. 18).

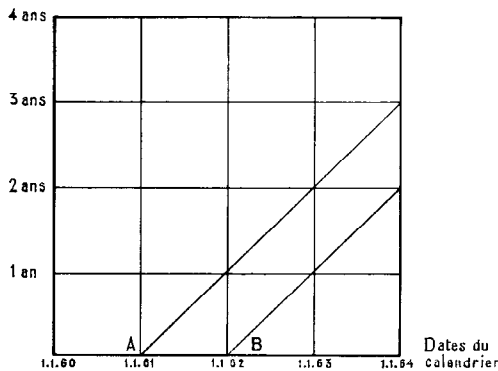


Fig. 18

Il est également utile 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'événements 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 (fig. 19).

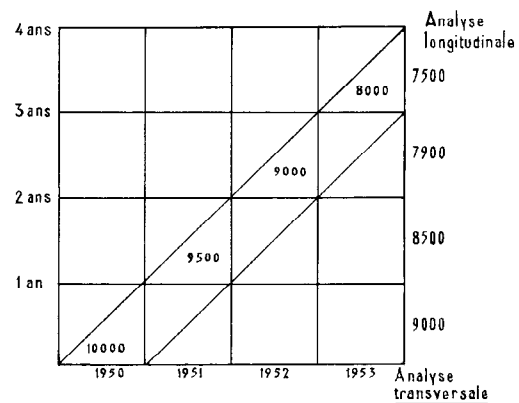


Fig. 19

(b) *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'avère 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 disposerons 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 sera 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.

En admettant que les indices de stabilité que nous avons mis en évidence dans les populations d'*Oryctes* sont suffisants pour pouvoir considérer que celles-ci sont stationnaires, cette hypothèse permettrait d'utiliser les renseignements obtenus au cours des recensements, aussi bien en analyse longitudinale que transversale.

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 apparaît donc que la structure par âge de cette population théorique sera strictement proportionnelle à la durée respective des différents stades.

Elle se présente comme suit :

Œufs	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 œufs 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 (fig. 20).

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

Œufs	L1	L2	L3	Nymphes	Adultes
712	316	283	678	16	70

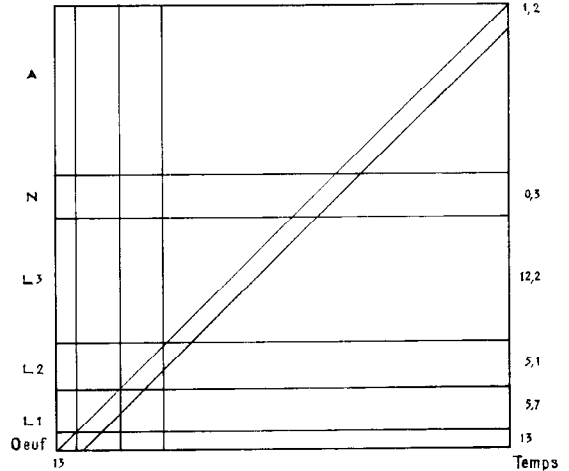


Fig. 20

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

Œufs	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 un œuf 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 œufs, 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. 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 corres-

pond 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 cumulés à chaque stade, ainsi calculés.

Si maintenant nous reprenons la notion de cohorte fictive avec un effectif de départ de 13 œufs, on ne retrouve 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.

Stade	Population théorique	Population réelle	% de mortalité cumulée	Nombre de survivants du début de chaque stade p. 1 000
Œufs	13	13		
			75,2	248
L1	19	5,7		
			75,71	243
L2	21	5,1		
			76,6	234
L3	60	12,2		
			98,5	15
Nymphes	20	0,3		
			98,8	12
Adultes	100	1,2		

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

Dans le cas particulier des *Oryctes*, le simple dépouillement des résultats des échantillonnages ne permettrait pas d'aborder cette question et l'établissement des tables de vie par les voies classiques s'avèrerait 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.

(c) *Application aux types de populations observés à Wallis*

Dans le cas des populations d'*Oryctes* de l'île Wallis, le principal intérêt de cette méthode est de pouvoir établir des sortes de tables de vies théoriques qui permettent dans un premier temps d'aborder d'une manière pertinente, le problème des facteurs conditionnant les niveaux de populations.

Nous avons envisagé l'application de cette méthode aux différents types de populations recueillis : au tableau III figurent d'une part, la population théorique, et d'autre part, les quatre types de populations envisagés : la population globale, les troncs au sol, « empilés » et les troncs dressés. Les populations ont été respectivement ramenées à un effectif de départ de 13 œufs.

Le pourcentage de mortalités cumulés au début de chaque stade calculé suivant la méthode que nous venons d'indiquer, figure entre chaque case.

TABLEAU IV

	Nombre d'œufs	Mortalité	L1	Mortalité cumulée	L2	Mortalité cumulée	L3	Mortalité cumulée	Nymphes	Mortalité cumulée	Adultes
Population théorique	13	0	19	0	21	0	60	0	20	0	100
Population globale	13	75,20	5,70	75,71	5,10	76,60	12,20	98,50	0,30	98,8	
Troncs dressés	13	17,60	18,60	20,00	16,70	23,00	46,20	98,00	0,35	92,90	
Troncs empilés	13	48,90	10,70	49,70	11,40	52,50	28,50	94,95	1,01	97,99	
Troncs au sol	13	76,15	5,13	71,99	6,05	72,82	16,30	99,20	0,16	99,22	

Nous retiendrons la validité du calcul des mortalités, à l'exception de deux cas :

- Troncs au sol : la réduction au niveau des œufs est supérieure à celle observée dans les stades suivants ;
- Troncs dressés : la mortalité au début du stade nymphal est de 98% alors qu'elle n'est plus que de 92,9% au début du stade adulte.

Ces deux cas aberrants sont dus aux faiblesses de l'échantillonnage : pour ce qui est des troncs au sol, il est probable qu'un échantillonnage sur 200 ou 300 troncs, aurait fait apparaître une mortalité compatible avec celle des stades suivants. Pour les troncs dressés, le problème est plus simple puisque l'on sait que les adultes sont attirés par les troncs dressés : le nombre d'adultes recensés dans les troncs dressés correspond donc à un chiffre trop élevé et il est préférable de considérer la mortalité obtenue au début du stade nymphal et de la retenir comme un indice satisfaisant du taux de survie dans ce type de gîtes.

La figure 21 représente l'évolution des populations observées dans les quatre cas. L'effectif de départ qui est de 1 000 œufs, ainsi que le nombre de survivants au début de chaque stade figurent en ordonnée ; une échelle tenant compte de la durée respective des différents stades est représentée en abscisse.

La population 1, dite population globale, résultant

des échantillonnages par unité de surface, donne l'image la plus exacte du taux de survie effectif, celui-ci serait de 1,2% : deux importantes réductions interviennent donc au cours du développement des *Oryctes* : une première réduction au stade œuf, ou peut-être au moment de l'éclosion ; on sait que les jeunes larves du premier stade sont très fragiles. Cette mortalité serait de l'ordre de 75%. L'autre réduction importante interviendrait au moment de la nymphose : nos observations ont montré en effet que la nymphose n'intervient que dans certaines conditions particulières qu'il est difficile de définir ; quoiqu'il en soit, plus de 99% des larves du troisième stade périssent avant de se nymphoser.

En ce qui concerne les populations 2, 3 et 4, on observe surtout une baisse progressive de la mortalité des jeunes stades qui n'atteint que 25% dans le cas des troncs dressés. Notons aussi les mortalités relativement très faibles observées dans les stades larvaires 2 et 3 : il semble qu'elle ne varie guère dans les différents cas, et qu'elle n'ait aucune incidence sur le taux effectif de survie.

Le nombre de survivants au niveau des nymphes est toujours très faible : c'est au niveau des troncs au sol qu'il atteint son chiffre le plus bas, dans les troncs empilés, il est au contraire élevé (5%). Au niveau des troncs dressés, il apparaît comme moyen par rapport au chiffre obtenu dans la population globale.

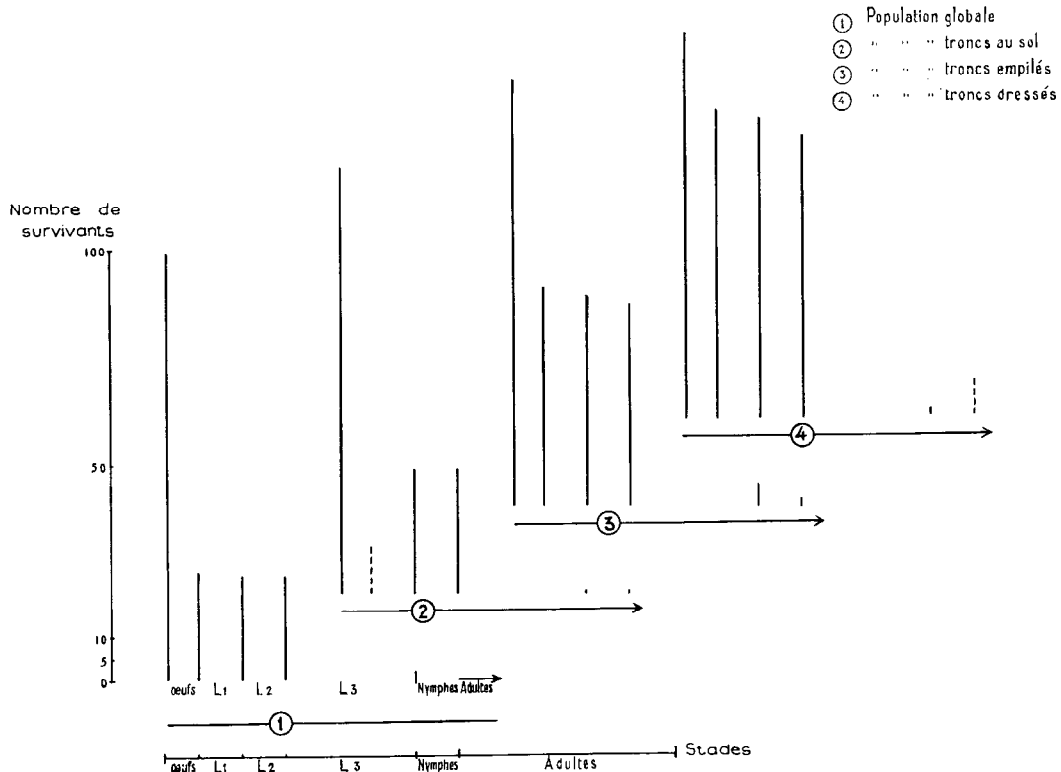


Fig. 21. — Survivants au début de chaque stade

Ce seraient donc les troncs empilés qui apparaîtraient comme les plus dangereux ; les troncs au sol, abritant d'importantes populations seraient moins « productifs » et les troncs dressés très visités par les adultes et contenant de grandes quantités d'œufs resteraient moins dangereux que les troncs empilés.

Cette étude met en évidence un taux de survie qui serait inférieur à 2%. Comme l'a noté HINKLEY (1966), une très faible modification de ce taux de survie peut entraîner d'importantes modifications au niveau des populations.

Il apparaît que ce sont surtout des facteurs abiotiques qui conditionnent les niveaux de populations dans les conditions naturelles et leur confèrent le caractère de stabilité que nous avons pu observer. Seules d'importantes perturbations telles que des cyclones par exemple, peuvent modifier cet équilibre par multiplication des gîtes. L'application stricte de mesures de lutte prophylactique peut par ailleurs, aboutir au résultat inverse par raréfaction des gîtes, encore que ces mesures restent d'un intérêt relatif sur le plan économique.

Parallèlement à ces facteurs abiotiques dont l'étude nécessiterait une connaissance approfondie des processus de décomposition des bois morts et des faunes microbiologiques qui s'y développent à cette occasion, un certain nombre de facteurs biologiques peuvent limiter les populations d'*Oryctes*.

Parmi les facteurs biotiques qui ont surtout retenu l'attention des biologistes, nous noterons principalement à Wallis, la présence de la « guêpe » *Scolia ruficornis* introduite il y a une dizaine d'années : elle est maintenant bien établie dans l'île, mais elle affecte plus particulièrement les aires dégagées et ombragées correspondant généralement aux tas de terreau et de matières végétales en décomposition qui constituent malheureusement une fraction négligeable des gîtes de reproduction et l'incidence du parasite sur les populations larvaires d'*Oryctes* reste de ce fait à peu près nulle.

D'autres agents biologiques tels que *Platymerus laveicoli* au rôle tout aussi relatif n'ont pas été introduits.

Le champignon *Metharrizium anisopliae* est également présent, mais si son effet est radical sur les élevages en laboratoire, il est extrêmement rare de trouver des larves mycosées dans la nature.

Certains auteurs considèrent cependant que ce facteur peut intervenir avec une certaine efficacité. Il a été utilisé dans les cocoteraies des Samoa occidentales. Ce champignon peut effectivement détruire des larves d'*Oryctes* pour autant qu'il soit répandu dans des gîtes bien déterminés et à une concentration suffisante. Il lui manque cependant le pouvoir de dispersion en condition naturelle nécessaire à une utilisation rationnelle pour la lutte biologique, car son effet reste toujours localisé à l'endroit où a été effectué le traitement.

3. CONTROLE BIOLOGIQUE D'ORYCTES RHINOCEROS (L.) PAR RHABDIONVIRUS ORYCTES (HUGER)

Les nombreux travaux effectués jusqu'à ce jour sur les *Oryctes* ont montré combien la lutte contre ce parasite par des méthodes classiques, s'avérait difficile : le seul cas où la lutte par des mesures prophylactiques ait donné un résultat est signalé par DUMBELTON (1952) ; cet auteur cite le cas du royaume de Tonga où l'*Oryctes rhinoceros* fut introduit accidentellement en 1922 dans l'île de Kepoll. Grâce à l'application de mesures très énergiques pendant plusieurs années, l'île fut débarrassée définitivement du parasite en 1929... une nouvelle apparition des *Oryctes* était signalée en 1952 sur l'île de Vavau, qu'il n'a pas été possible de neutraliser par l'application des mêmes mesures.

Seule, la lutte biologique, de par sa nature même, semble présenter des possibilités d'efficacité réelle, pour autant que l'on puisse disposer d'un agent dont le pouvoir infectieux, les conditions de dispersion et de conservation dans la nature apparaissent comme satisfaisantes (SURAM, 1960).

C'est dans cet esprit qu'un certain nombre d'agents, champignons entomophages, prédateurs, parasites, le plus souvent introduits, ont été expérimentés pour la lutte contre les *Oryctes* sans que le rôle d'aucun d'entre eux se révèle intéressant.

En 1963, le Dr HUGER découvrit en Malaisie une nouvelle maladie des *Oryctes* présents dans ce pays où le niveau des attaques reste toujours très inférieur à celui qui est observé dans les îles du Pacifique. Cette maladie étudiée au laboratoire de Darmstadt, fut attribuée à un virus appelé *Rhabdionvirus oryctes* (Huger).

Ce virus fut ensuite introduit en 1966 aux Samoa occidentales dans le cadre du projet FSNU/CPS, de lutte contre *Oryctes rhinoceros*. Depuis cette date, on a observé une amélioration certaine au niveau des dégâts et il semble que les populations d'*Oryctes* se situent maintenant à des niveaux beaucoup plus bas ; certaines recrudescences de dégâts auraient été observées en 1969, mais en l'absence de techniques démographiques appliquées aux populations d'*Oryctes* et par le fait d'expériences simultanées sur *Metarrhizium anisopliae*, il est aussi difficile de juger du rôle exact du *R. virus* que d'émettre, comme cela a déjà été fait, des réserves sur son efficacité.

Il convenait donc de procéder à une nouvelle introduction dans un territoire infesté : c'est ce qui a été réalisé en septembre 1970 à l'île Wallis où nous disposons de méthodes d'étude des populations mises au point pendant plus de trois ans ; en outre, l'île Wallis, par sa faible superficie (75 km²) et les fortes populations d'*Oryctes* qu'elle renferme, semblait constituer un milieu particulièrement adapté à ce genre d'expérience.

3.1. RHABDIONVIRUS ORYCTES

3.1.1. Historique et caractéristiques du virus

Cette maladie des *Oryctes rhinoceros* fut détectée pour la première fois par HUGER (1966) en Malaisie, dans l'Etat de Johore en 1963, l'agent en fut décrit par ce même auteur comme un nouveau virus : *Rhabdionvirus oryctes* (Huger).

MARECHALL (1963) montrait que le virus était constitué de bâtonnets de 170 à 210 m μ de long, par 70 m μ de large, qui se multiplient principalement dans les cellules des tissus adipeux. Il peut aussi se présenter sous forme de provirus sphérique, correspondant à une forme immature.

Dans les cellules de certaines parties du tube digestif, HUGER a trouvé des inclusions dont les noyaux contenaient des particules de virus, ce qui apparenterait cette infection à d'autres, trouvées chez les insectes et l'inclurait dans les polyédroses nucléaires.

Ce virus est très infectieux pour les larves d'*Oryctes*, qu'elles soient contaminées par infection intra-hémocélique ou par absorption de nourriture infectieuse ; les expériences menées par HUGER à Darmstadt et par MARECHALL à Apia, ont montré que les larves infectées par voie orale présentaient des symptômes aussi rapidement que celles qui avaient été infectées par voie intra-hémocélique. Ces auteurs pensent que le tube digestif contribue activement à faire passer le virus dans l'hémocèle, puis dans les tissus adipeux.

Comme cela est commun chez les viroses d'insectes, les adultes sont résistants au virus, mêmes à de fortes doses ; ils gardent cependant la faculté de transmettre la maladie à leur descendance.

Rhabdionvirus oryctes a été introduit aux Samoa occidentales en 1966 et répandu dans la nature à Upolu et Manono en avril 1967. Entre temps, le D^r MARECHALL montrait que le virus perdait son pouvoir infectieux en moins d'un mois, lorsqu'il était répandu dans la nature et ne trouvait pas de larves saines pour se multiplier. Cette perte de virulence était d'autre part, mise en évidence par le D^r HUGER au laboratoire de Darmstadt sur du matériel conservé dans de la sciure de bois en décomposition :

Temps de conservation du matériel viral à 25° (en jours)	Pourcentage de morts sous l'effet du virus	Total pour entraîner la mort des larves (en jours)	Temps moyen pour entraîner la mort des larves (en jours)
Matériel frais	100	44	30
5	100	119	50
10	70 (reste mort par <i>M. anisopliae</i>)	135	55
15	10 (reste mort par <i>M. anisopliae</i>)	150	95

Dans le courant de 1968, un certain nombre de larves apparemment virosées, étaient récoltées dans la nature en dehors des endroits où avait été réalisée l'introduction (HUGER, 1969) ; ces cas restaient cependant douteux. La première réinfestation obtenue en laboratoire avec des larves malades récoltées dans la nature, fut réalisée en 1969 ; les examens des tissus prélevés révélèrent la présence du virus. Des larves malades ont ensuite été retrouvées sur toute la surface de l'île d'Upolu, ce qui montrait que la dispersion du virus avait été très rapide ; en admettant que le virus soit principalement véhiculé par les adultes d'*Oryctes*, le problème du rayon de vol des adultes était remis en question.

A partir de cette époque, de nombreuses larves malades étaient retrouvées dans les gîtes de reproduction, ce qui semblait traduire un taux d'infestation important si l'on considère qu'en conditions normales, malgré les importantes réductions qui interviennent, il est cependant rare de rencontrer des cadavres de larves dans les échantillonnages.

Une forte baisse de populations est intervenue à cette époque, et les palmes sorties fin 1969 portaient moins d'incisions que les précédentes. Cependant, en l'absence de techniques permettant l'évaluation des populations, cette première expérience n'a pu être considérée comme probante et l'effet du *R. virus* sur les populations d'*Oryctes*, sans être mis systématiquement en doute, demandait à être réétudié dans une autre île.

3.1.2. Symptômes de la maladie

La prise de nourriture cesse pendant 8 à 10 jours, les larves sont caractérisées par une diarrhée persistante et l'abdomen prend une couleur laiteuse et cirreuse.

A la dissection de la larve, on peut observer une dégradation progressive des tissus adipeux.

Selon MARECHALL, si l'infection est légère, il n'y a pas arrêt de la prise de nourriture, mais le tube digestif est légèrement vitreux. Les principaux troubles sont cependant observés au niveau des mues qui sont plus ou moins perturbées ; parfois les larves peuvent cependant se développer normalement jusqu'au stade adulte. Auquel cas, l'adulte peut être considéré comme porteur de la maladie ; plus souvent les mues se font difficilement, l'exuvie reste attachée au thorax et l'adulte est mal formé ; parfois il peut cependant être normal et se comporter par la suite de manière compétitive par rapport à des adultes sains.

3.1.3. Multiplication du virus en laboratoire

Une souche de virus nous est parvenue à Wallis en août 1970 (HAMMES, 1971), elle avait été fournie par le projet de lutte contre *Oryctes* d'Apia. Cette souche était constituée par deux boîtes en plastique, remplies d'un terreau préalablement stérilisé, auquel on avait incorporé par broyage 4 larves virosées. 4 autres larves saines avaient été placées dans chaque boîte afin qu'elles contractent la maladie.

Lors de la réception du colis, dans la première boîte,

2 larves étaient mortes apparemment de virose, une autre présentait les symptômes de la maladie et la quatrième semblait saine.

Dans la deuxième boîte, 2 larves étaient apparemment mortes de *Metarrhizium anisopliae* alors que les 2 autres présentaient les symptômes de la virose. Il fallait donc multiplier cette souche de manière à être en possession d'un matériel infectieux suffisant pour ensemercer 25 pièges préparés dans la nature ; pour cela, nous avons procédé à la multiplication du virus en laboratoire, d'après les indications du Dr MARSCHALL, qui utilise 1/20 de larve virosée pour une larve placée en boîte individuelle. Nous avons alors procédé de deux manières différentes : en plaçant les larves soit en boîtes individuelles, soit par groupes de 20 en seaux.

Notons que la principale difficulté pour la mise en route d'un élevage est la lutte contre *Metarrhizium anisopliae* ; TULLEN-KOGDER (1968) recommande à cet effet l'usage d'un fongicide doux tel que le Captane qu'il faut incorporer au milieu d'élevage ; étant dans l'impossibilité de nous procurer ce produit, nous avons été amenés à faire des essais avec un fongicide classique tel que le Cuprosan ; le résultat a été satisfaisant puisque seulement un très faible pourcentage de larves sont mortes de *M. anisopliae* et que dans la majorité des cas, ce produit assure une

protection suffisante pour laisser à la virose le temps de se manifester et de faire périr les larves.

Notons également que les meilleurs résultats sont obtenus avec des jeunes larves du troisième stade ; si on utilise des larves du troisième stade âgées, celles-ci ne montrent plus les symptômes de la virose ; il arrive même qu'elles se nymphosent ; il est probable en effet que les vieilles L3 ne se nourrissent plus ou si peu qu'elles n'absorbent pas assez de virus pour qu'il y ait infection.

Les résultats des expériences menées dans les seaux par groupes de 20 larves du troisième stade, bien que satisfaisants dans leur ensemble, ne sont guère significatifs en raison des phénomènes de cannibalisme qui interviennent alors. Seules les expériences en boîtes individuelles donnent une idée satisfaisante des processus d'infection.

L'expérience en laboratoire porte sur 120 larves du troisième stade nourries en boîtes individuelles dans un milieu contenant 1/20 de larves virosées et 0,5 gramme de Cuprosan par boîte. Deux séries de témoins de 20 larves chacune permettent de suivre l'évolution des larves en conditions normales (T1) et dans un milieu où l'on a seulement ajouté du Cuprosan (T2). Dans tous les cas, le milieu est constitué par du bois de cocotiers en décomposition récupéré dans les gîtes de reproduction des *Oryctes* (Tab. V).

TABLEAU V

T1		Sans virus — Sans Cuprosan																			
Nombre de jours		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Nombre de survivants		20	20	12	12	12	4	2	2	2	1	1	1	0							
T2		Sans virus — Avec Cuprosan																			
Nombre de jours		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Nombre de survivants		20	20	20	20	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19	19
Série de 120 larves		1/20 ^e de larve virosée + 0,5 g de Cuprosan par boîte																			
Nombre de jours		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Nombre de survivants		120	120	120	120	120	115	113	112	89	75	79	71	57	43	33	23	12	8	3	0
Nombre de larves saines		115	108	62	55	33	6	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

On observe tout d'abord en conditions normales, une très forte mortalité due probablement à *Metarhizium anisopliae* (T1), bien que les larves mortes ne présentent pas toujours les symptômes caractéristiques de la mycose. L'addition de fongicide au milieu alimentaire assure une excellente protection contre ce champignon (T2) puisqu'au bout de 18 jours, une larve seulement avait péri.

Dans le troisième cas on peut noter la destruction totale des larves en 20 jours ; au bout de 8 jours, toutes les larves montraient les symptômes de la virose et les premiers décès intervenaient à partir du sixième jour ; à partir du huitième jour, la mortalité était très élevée.

A la figure 22 sont représentés les différents taux de mortalité et de morbidité cumulés pour ces différents cas.

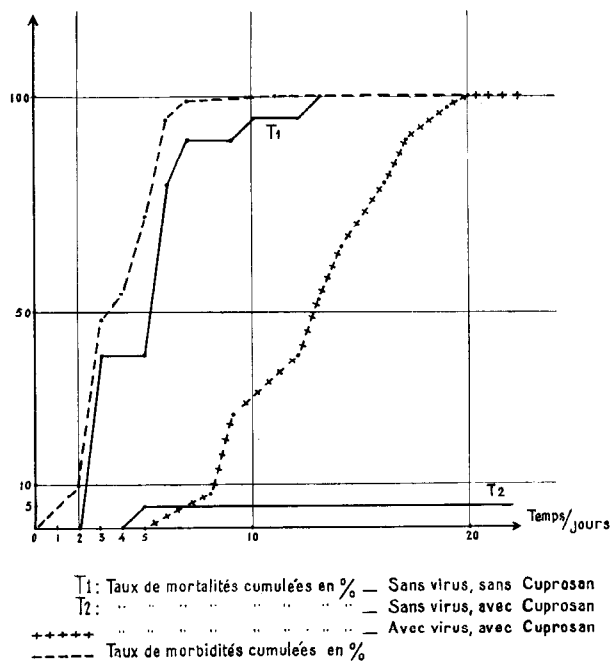


Fig. 22. — Effet de *Rhabdionvirus Oryctes* en laboratoire

Ces résultats correspondant à ceux qui avaient été obtenus dans les laboratoires d'Apia : si l'efficacité du virus en laboratoire ne fait aucun doute, il faudra cependant étudier son comportement dans la nature, car *M. anisopliae* semble encore plus efficace en laboratoire en exterminant toutes les larves en 14 jours.

3.2. DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX

3.2.1. Les foyers de dispersion dans la nature

Compte tenu des travaux effectués aux Samoa occidentales et des quelques résultats obtenus dans

ce pays, un certain nombre d'éventualités se présenteraient quant aux modalités d'introduction du virus *Oryctes* à Wallis.

Il était tout d'abord possible d'introduire le virus d'une façon massive sur toute la surface de l'île ; cette méthode qui aurait certainement assuré un maximum de chances de succès avait cependant l'inconvénient de créer une situation identique à celle des Samoa occidentales, c'est-à-dire l'impossibilité de contrôler et de mesurer les phénomènes épidémiologiques ; seul le résultat, c'est-à-dire l'efficacité ou la non efficacité de l'agent aurait été mis en évidence au niveau des couronnes.

Une autre éventualité était d'introduire le virus sur un ou plusieurs des petits îlots qui se trouvent à l'intérieur ou au bord du récif à des distances allant de 1 à 3 km de l'île principale. Il aurait été intéressant dans ce cas de savoir dans quelles conditions le virus serait transporté sur l'île principale ; cette solution, quoique intéressante, a également été écartée, car les conditions de diffusion du virus risquaient d'être délicates et nous ignorions combien de temps il aurait fallu avant que l'on retrouve la maladie sur l'île.

La solution que nous avons retenue consistait à introduire le virus d'*Oryctes* en un point de l'île où l'on aurait préparé une série de pièges pour sa multiplication.

Cette solution présente l'avantage de pouvoir étudier les phénomènes de diffusion du virus sur l'île et sur les îlots du lagon ; d'autre part, les populations d'*Oryctes* plus élevées sur l'île que sur les îlots correspondent à autant de facteurs favorables à une installation et une diffusion rapide ; une série de mesures à des distances croissantes du point d'introduction permettant ultérieurement de matérialiser la progression de l'épizootie.

Vingt-cinq pièges ou foyers de multiplication ont été disposés dans le nord de l'île, parallèlement au terrain d'aviation Hihifo, dans une cocoteraie assez âgée et fortement endommagée, quoique relativement conservée ; la strate sous-jacente correspond à la zone de bourrao et de jachères ; de nombreuses cultures vivrières se trouvent à moins de 1 km et les villages de Vaitupu et Vailala à 2 km.

3.2.2. Les pièges

Il s'agit de favoriser le développement des *Oryctes* de tous les stades dans des sites préférentiels où l'on aura préalablement introduit le virus. Aux Samoa occidentales, en raison de la difficulté de trouver des souches en décomposition, ces pièges sont constitués par des troncs de cocotiers débités en billes de 1,30 m empilés de manière à former une sorte de réceptacle où est placée de la sciure de bois plus ou moins décomposée. Ce piège ainsi réalisé fonctionne normalement pourvu que l'on attende que la sciure soit en décomposition ; il est alors visité par les adultes d'*Oryctes* qui viennent y pondre. En principe, les larves qui s'y développent contractent la maladie assurée ainsi la multiplication de la souche, et la conservation de sa virulence. Les adultes lors de leurs déplacements ultérieurs, se chargent de transporter

le virus dans d'autres sites d'alimentation ou de reproduction, ce problème de transmission du virus restant à éclaircir.

A Wallis, les pièges sont identiques à ceux des Samoa occidentales si ce n'est que le bois utilisé pour leur confection est du cocotier en décomposition pouvant éventuellement renfermer des larves. D'autre part, ces pièges sont remplis de souches et terreau provenant également de gîtes de reproduction. Ces pièges présentent quelques avantages par rapport à ceux des Samoa ; ils contiennent en particulier toute une gamme de cocotiers à des degrés de décomposition différente leur assurant une attractivité plus longue car il se trouve toujours une partie de ces pièges qui présente les conditions optimales d'attractivité et de développement des larves. Ces pièges, au nombre de 25, ont été placés en ligne à 50 m de distance à un endroit où l'île ne dépasse guère 3 km de large.

3.2.3. Ensemencement des pièges

MARSCHALL considère que pour un piège dont la capacité est environ de 1 m³, l'équivalent de 4 larves virosées mélangées à l'ensemble du milieu alimentaire suffit pour assurer une infestation dans des conditions satisfaisantes ; c'est cette concentration qui a été utilisée à Wallis. Il est indispensable de s'assurer avant l'ensemencement que les pièges contiennent des larves vivantes et saines ou qu'au moins, ils sont visités par les adultes. Compte tenu des observations faites sur la conservation de la pathogénéité du virus, il apparaît comme indispensable de procéder à des réensemencements systématiques des pièges tous les deux mois par exemple, afin de maintenir la virulence des foyers d'infection au cas où des larves saines n'auraient pas contracté la maladie et où la virulence du pathogène serait venue à s'atténuer.

A Wallis, nous avons commencé à ensemenecer les pièges au début de septembre et fin septembre tous les pièges étaient ensemencés. Depuis cette date, un autre épandage de virus aux concentrations indiquées, a été fait dans les 25 pièges en novembre ; nous avons procédé ainsi par réensemencement tous les deux mois jusqu'en juin 1971.

3.2.4. Principe des contrôles de populations

L'île a été divisée en quatre zones plus ou moins éloignées des foyers de dispersion :

Zone I : Nord de l'île ; c'est la région où ont été implantés les pièges et où a été effectuée l'introduction du virus.

Zone II : Centre est de l'île : région de villages et de cultures permanente.

Zone III : Centre ouest de l'île : région forestière peu cultivée aux cocoteraies bien conservées.

Zone IV : Sud de l'île : région de forte densité humaine aux cultures vivrières le plus souvent permanentes ; point le plus éloigné des foyers de dispersion.

Ces quatre régions étant délimitées, un certain

nombre de relevés mensuels de populations y ont été effectués entre décembre 1970 et février 1972. Ils comportent pour chaque zone :

— recensements dans 10 troncs au sol
 » 10 troncs empilés
 » 10 troncs dressés
 sur un quart d'hectare.

3.3. LES RÉSULTATS

3.3.1. Premières observations

— Au niveau des pièges

Une première visite des pièges en novembre 1970 soit un mois après l'épandage du virus, a montré que de nombreux adultes séjournaient dans les pièges. On y a trouvé des adultes, des œufs, des jeunes stades larvaires et des larves du troisième stade présentant des malformations au niveau de l'abdomen et des segments thoraciques, probablement dus à l'absorption du virus ; ces phénomènes de malformations des larves sont mentionnés par MARSCHALL ; cet auteur considère en effet que lorsque les quantités de virus absorbées sont insuffisantes pour entraîner la mort des larves, celles-ci peuvent subir des malformations et des troubles de la mue ; lorsqu'elles arrivent cependant à se nymphoser et à donner un adulte, celui-ci serait vecteur du virus.

— Dans la nature

Des prospections dans tous les types de gîtes ont été faites sur la totalité de l'île : elles ont permis de constater que le virus en moins de deux mois s'était installé dans toute l'île. En effet, des larves malades ont été retrouvées en faible quantité. Notons que ces larves prélevées et mises en élevage en laboratoire ont, le plus souvent, pu passer au troisième stade avec une disparition des symptômes ; un petit nombre de larves sont mortes avant de passer au troisième stade et des réinfestations de larves saines ont permis de montrer qu'il s'agissait bien de la virose. Aucune baisse de population n'a alors été observée, sauf peut-être dans le village de Falaleu où nous avions récolté, deux mois auparavant, de grandes quantités de larves, alors qu'à l'occasion d'un deuxième passage nous n'avions trouvé que peu de larves pour la plupart du deuxième stade et le plus souvent virosées.

Il apparaît donc que le virus s'est propagé très rapidement (ce qui correspond aux observations faites aux Samoa).

Le pourcentage de larves malades reste faible ; par exemple, lors d'un recensement sur 2 500 m² dans le village d'Haafuasias, en novembre, a donné les résultats suivants :

Stade larvaire	L1	L2	L3
Nombre total de larves	13	62	116
Nombre de larves malades	0	18	0

Le fait que seulement des larves du deuxième stade soient affectées, montre que le taux d'infestation était à cette époque encore faible, ce qui devait correspondre à une incidence infectieuse également faible.

Pour ce qui est du mode de dispersion du virus, ce point n'avait guère pu être éclairci par les chercheurs d'Apia ; ceux-ci pensent cependant que ce sont les adultes qui transportent le virus. Malgré les précautions prises, il n'est pas exclu que l'homme agisse également comme vecteur. Parmi la faune associée aux *Oryctes*, il faudrait noter la présence à Wallis, de la guêpe *Scolia* bien installée dans toute l'île, et qui pourrait également agir comme vecteur du virus ; dans ce cas elle devrait plutôt transporter la maladie dans certains types de gîtes seulement, car on sait que cette Scoliidé n'affectionne que les tas de terreau et les gîtes au sol, au niveau de surfaces bien dégagées. Nos observations personnelles semblent plutôt plaider en faveur du transport du virus par les adultes ; en effet, toutes les larves virosées ont été pratiquement retrouvées dans des troncs dressés. Ce phénomène s'explique très bien si l'on se réfère aux observations qui ont été faites sur les différents types de gîtes.

Les recensements de populations effectués en 1968 à Wallis, sur trois catégories de gîtes considérées comme typiques, montraient que les quantités d'adultes recueillies dans les trois cas différaient de manière significative :

Type de gîte	Troncs au sol	Troncs empilés	Troncs dressés
Adultes recueillis dans 100 gîtes	22	37	121

Les troncs dressés sont donc cinq fois plus visités par les adultes que les autres troncs des autres catégories.

La présence de larves virosées dans les troncs dressés indique la relation entre les adultes et la propagation de la virose ; le taux d'infestation des larves malades restant encore faible, la probabilité de rencontre de larves malades est donc cinq fois plus élevée dans les troncs dressés qu'ailleurs.

3.3.2. Présentation des résultats sous forme d'histogrammes

Parmi les relevés effectués dans les quatre zones de l'île entre décembre 1970 et février 1972, nous avons porté à la figure 23 ceux qui concernent les quatre types d'échantillonnage pour la zone I et à la figure 24 ceux qui concernent les échantillonnages par unité de surface pour les quatre zones.

La baisse des populations apparaît clairement par simple observation de ces histogrammes ; il semble

cependant qu'elle soit intervenue plus rapidement dans les zones I et III.

La zone I correspond en effet à la partie de l'île où il a été procédé à l'introduction du virus, alors qu'au niveau de la zone III le phénomène pourrait être expliqué par le fait que la majorité des gîtes de cette région est composée de troncs dressés, les autres étant recouverts de végétation. On sait par ailleurs, que les troncs dressés sont plus visités par les adultes que les autres gîtes et cette modification plus rapide des niveaux de populations prouverait que les adultes peuvent être considérés comme les principaux vecteurs du virus.

L'étude des modifications de population peut cependant apparaître comme aléatoire après les réserves que nous avons faites sur la représentativité des échantillonnages et il conviendra plutôt de se préoccuper dans un premier temps des modifications de structure des populations.

3.3.3. Mise en évidence des modifications de structures des populations

L'étude des populations entre décembre 1969 et octobre 1970 a montré que le seul indice de stabilité dont on pouvait tenir compte était le rapport L3/L2,

Les modifications de ce rapport après l'introduction, seront donc particulièrement significatives (fig. 25). On voit que ce rapport augmente dans un premier temps pour tomber en avril 1971 à une valeur très inférieure à celle qui lui correspondait l'année précédente à la même époque. Le rapport continue ensuite à fluctuer à des niveaux plus bas que l'année précédente.

L'augmentation du rapport traduit une baisse des larves du deuxième stade affectées en premier par la virose ; la chute brutale enregistrée ensuite indique les premiers effets du virus sur les larves du troisième stade ; cette progression peut être considérée comme normale pour ce type d'affection.

Les fluctuations du rapport à partir de mai 1971, montrent la persistance d'une mortalité élevée au niveau des larves du troisième stade, en accord avec les observations faites sur le terrain ; il n'est pas rare en effet que les larves du deuxième stade présentant les symptômes de la virose parviennent à passer au troisième stade avec parfois, disparition des symptômes. Les larves du troisième stade au contraire, lorsqu'elles contractent la maladie, meurent le plus généralement avant la nymphose.

L'étude du rapport L2/L1 est moins significative (Tabl. VI). Elle a été conduite de façon sommaire sur 40 troncs dressés, échantillonnés chaque mois dans les quatre zones ; les observations relatives aux mesures effectuées en 1969, 1970 et sur les moyennes de 100 gîtes, figurent à la partie supérieure du tableau.

Parmi les variations qu'il est permis de noter après l'introduction du virus, il faut noter l'augmentation du rapport à partir de juillet 1971 indiquant une recrudescence de la mortalité des larves du premier stade ou une baisse de celles-ci en nombre. Il est en effet probable que le virus ait d'abord agi sur les

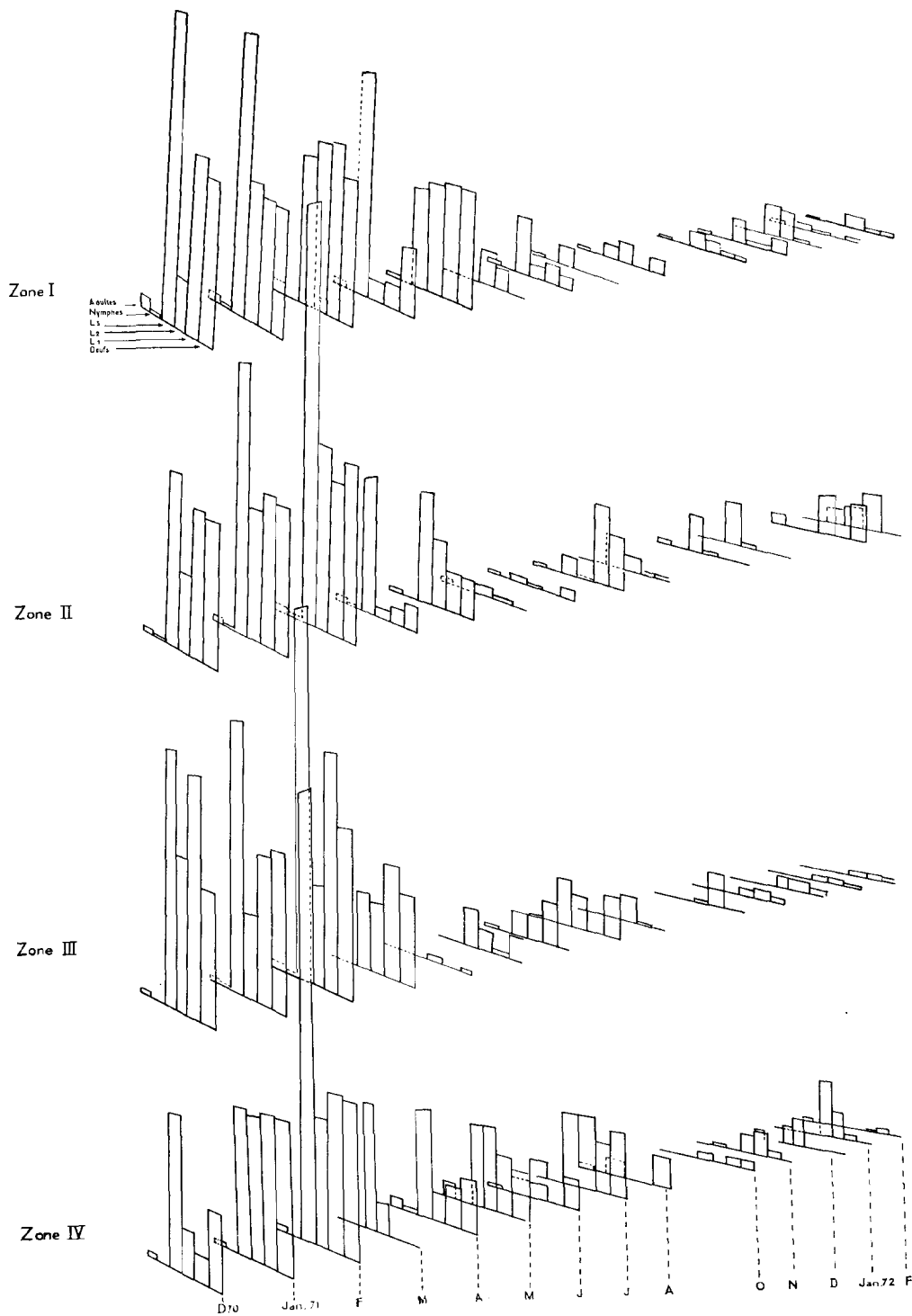


Fig. 23. — Echantillonnage par unité de surface

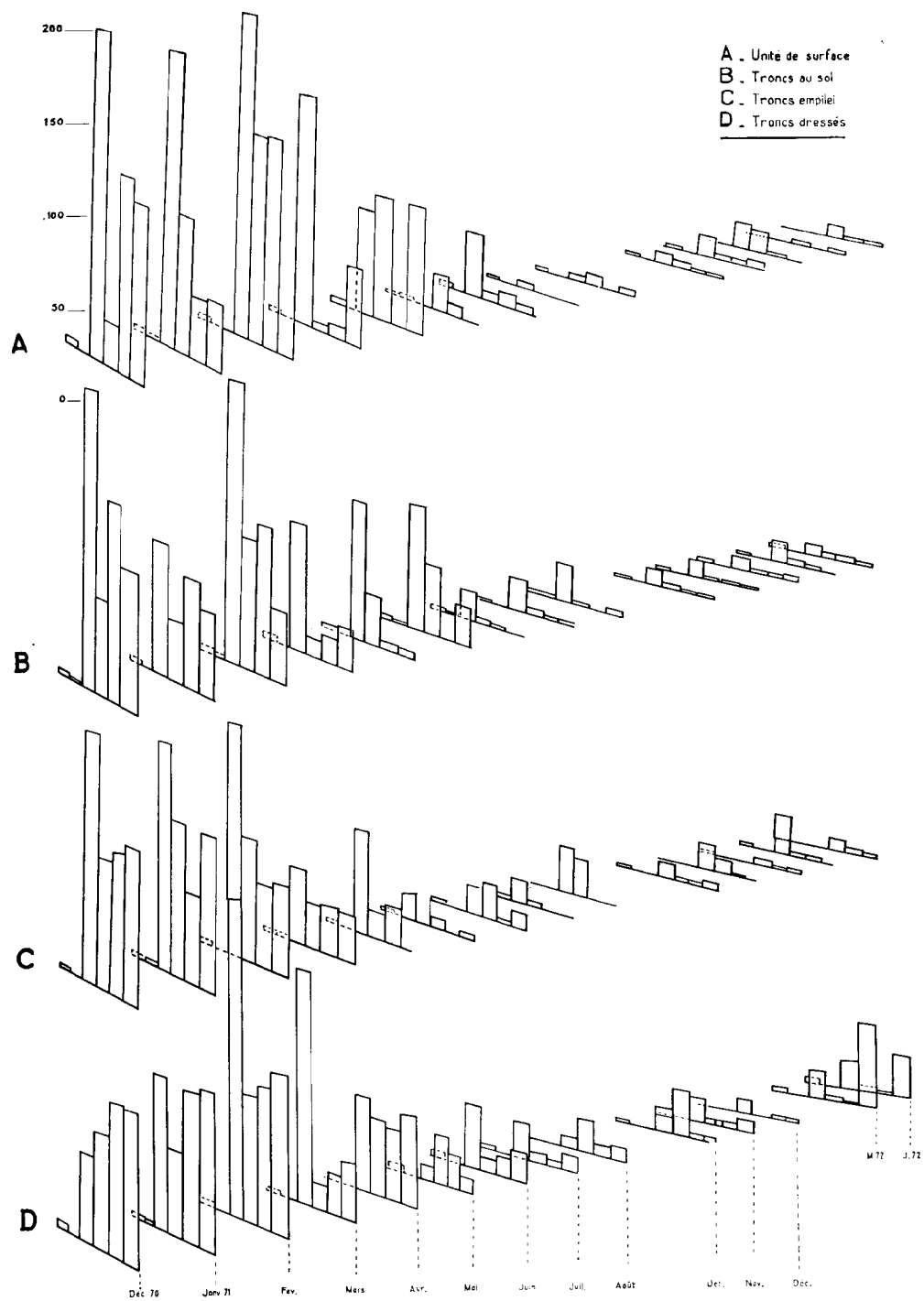


Fig. 24. — Zone I

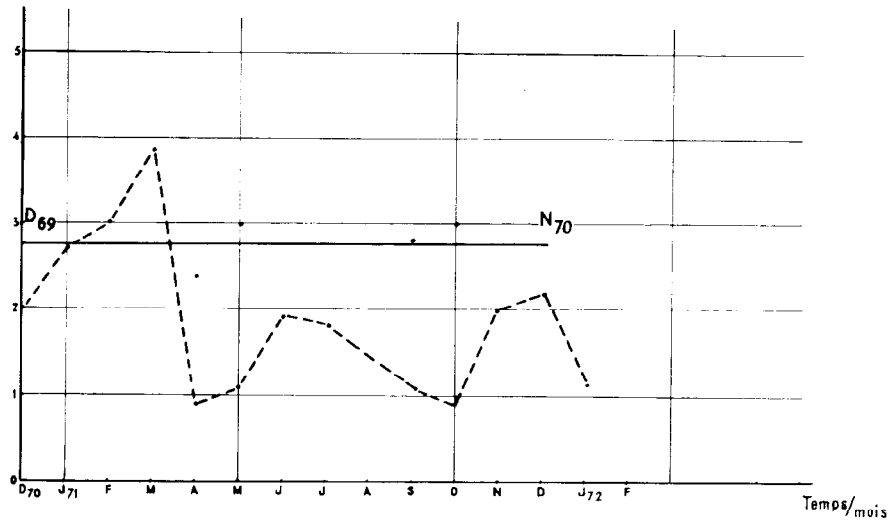


Fig. 25. — Etude du rapport L3 décembre 1969-novembre 1970 ———
L2 décembre 1970-mai 1972 - - - -

larves du deuxième stade comme cela a été observé dès le mois de décembre 1970 et comme l'indique l'étude du rapport L3/L2, et qu'ensuite, son action

soit demeurée plus efficace au niveau des stades L1 et L3, ce qui correspond également aux observations faites sur le terrain.

TABLEAU VI
ÉTUDE DU RAPPORT L2/L1

D 69	J 70	A 70	M 70	S 70	O 70	Moyenne 100 TE	Moyenne 100 TS	Moyenne 100 TD
0,69	0,59	0,11	0,95	1	0,77	1,05	1,09	0,89

	D 70	J 71	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J 72	F	M	J
TD	0,67	0,6	0,9	0,6	0,7	1É	1,2	0,58	1,8		9,1	3,2	3É	1,1	1É		0,51 0,73

Le rétablissement apparent du rapport en mai-juin 1972 pourrait éventuellement, indiquer un nouvel équilibre des populations qu'il ne nous a pas été permis d'observer.

3.3.4. Modifications des niveaux de populations

A la figure 26, sont portées respectivement les quantités d'œufs de L1, L2, L3 pour les quatre zones

pendant la période allant de décembre 1970 à février 1972.

Aucune importante modification ne permet de différencier les quatre zones et il semble que les baisses de populations soient intervenues de façon analogue dans les quatre cas.

Notons qu'au niveau des œufs, un premier palier aurait été atteint en avril 1971 avant une stabilisation effective à partir d'août-septembre. Le phénomène

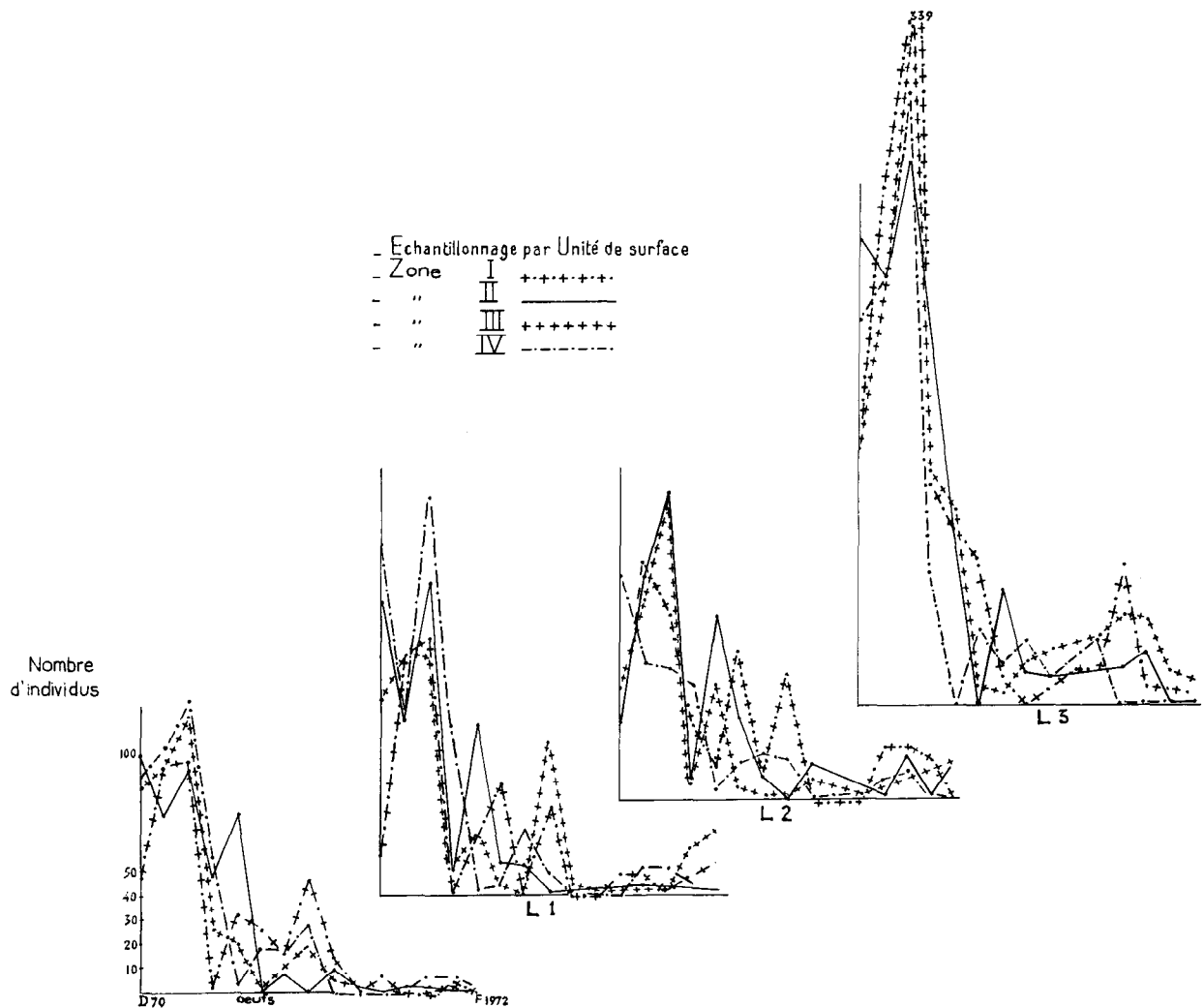


Fig. 26. — Evolution des populations d'Oryctes de décembre 1970 à février 1972

se présente de façon tout à fait analogue pour les larves du premier stade.

Les larves du deuxième stade atteignent un nouvel équilibre en septembre-octobre, ce qui est normal, puisqu'elles sont, en principe, issues des œufs.

Au niveau des larves du troisième stade, deux baisses importantes interviennent, la première en avril-mai 1971 et la seconde en janvier 1972.

L'étude de l'évolution des populations d'adultes est cependant la plus significative : on a représenté à la figure 27 l'évolution des populations d'adultes par zone, pour l'ensemble des adultes de la zone (partie supérieure) et pour les adultes de l'échantillonnage par unité de surface (partie inférieure), cette représentation met en évidence une importante baisse des populations s'échelonnant entre juillet

et octobre 1971 suivant les zones. Elle explique par ailleurs la réduction des quantités d'œufs à partir d'août 1971 et celles des larves du troisième stade à partir de janvier 1972, car ces larves sont issues d'une population réduite d'adultes éclos après août 1971.

Le phénomène se serait passé en deux phases :

— Une réduction des stades larvaires à partir de mars-avril 1971 aboutissant aux populations réduites d'adultes observées à partir d'août 1971 ;

— Une nouvelle génération de populations numériquement faibles pouvant éventuellement conduire à une seconde baisse des populations d'adultes en janvier 1972.

Ce nouvel équilibre des populations n'apparaît pas de façon évidente dans le cadre des échantillonnages :

les quelques recensements effectués en mai et juin 1972 montraient cependant le rétablissement du rapport L3/L2.

3.3.5. Evaluation des baisses de populations d'adultes

Il importait principalement de définir les modifications des niveaux de populations d'adultes, car on sait déjà que ceux-ci sont responsables des dégâts.

Au tableau VI figurent les baisses de populations d'adultes par zone en effectuant la somme des quatre échantillonnages.

TABLEAU VII
BAISSE DES POPULATIONS D'ADULTES

	I	II	III	IV	Total
Décembre 1970					
Janvier 1971	100	100	100	100	100
Juin 1971					
Juillet 1971					
Août 1971	29,6	40,71	21,7	26,78	31,3
Février 1972	30	41	22	27	31
Baisse	70%	59%	78%	63%	69%

Il semble en effet que la baisse des adultes traduite par l'échantillonnage par unité de surface et correspondant à la mesure absolue, ne soit guère significative si l'on considère que les quantités d'adultes sont toujours très inférieures aux quantités de larves recueillies dans les échantillonnages. Le chiffre obtenu en faisant la somme des quatre échantillonnages est

beaucoup plus significatif et peut être retenu puisque la baisse des populations sera exprimée de façon relative en pourcentage.

Par extrapolation, en effectuant les moyennes de valeurs voisines, on peut calculer un certain nombre de paliers permettant de mettre en évidence les modalités de cette baisse de population.

Par exemple, en ce qui concerne le total des adultes pour les quatre zones, il apparaît clairement qu'une importante baisse des populations s'est produite en août 1971 : nous avons effectué les moyennes entre décembre 1970 et juillet 1971 ; puis celle d'août 1971 à février 1972 : on obtient ainsi deux paliers et si l'on ramène à 100 l'effectif du premier palier, on estime que la population est passée en août 1971 à 31 adultes, soit une baisse de 69% (fig. 28).

Nous avons procédé de façon identique pour les quatre zones traitées séparément et les baisses de populations d'adultes exprimées en pourcentage, sont les suivantes :

Zone I : baisse de 70% entre juillet et août 1971,
Zone II : baisse de 59% entre juin et juillet 1971,
Zone III : baisse de 78% entre juin et juillet 1971,
Zone IV : baisse de 63% entre juillet et août 1971.

Les baisses de populations varient entre 78% et 59% avec une moyenne pour l'ensemble des adultes des quatre zones, de 69%.

Ces différences peuvent être attribuées principalement à l'état de la cocoteraie : la baisse la moins importante apparaît en effet au niveau de la zone II, correspondant à la partie de l'île où les dégâts sont les plus élevés (souvent 100%) et où la cocoteraie est la plus dégradée ; aucune cocoteraie plus jeune ou mieux conservée ne subsiste dans cette région. Les zones I et IV sont au contraire, caractérisées par une hétérogénéité plus grande des cocoteraies et la baisse des populations se rapproche de la moyenne.

C'est dans la zone III que la baisse la plus importante a été notée ; les dégâts sont dans l'ensemble, peu élevés et se situent souvent en-dessous de 20% de palmes attaquées, la cocoteraie est bien conservée.

Si l'on considère la période où s'est produite cette baisse de populations, on remarque que cette chute est intervenue entre juillet et août dans les zones II et III avec un mois d'avance sur les deux autres zones. Cette différence pourrait s'expliquer par une diffusion plus ou moins rapide du virus liée comme on le sait aux adultes qui se répartissent de façon inégale dans les différents types de gîtes ; or, en considérant les quantités de troncs dressés présents dans les différentes zones, on s'aperçoit que c'est dans les zones II et III que ceux-ci sont les plus nombreux : dans la zone III, ils constituent les seuls gîtes accessibles et dans la zone II on les rencontre en grand nombre en même temps que les autres types de gîtes.

Le problème des nouveaux équilibres de populations d'adultes n'a pas été abordé car seuls, des échantillonnages ultérieurs permettraient de dire si les populations se maintiendront à des niveaux plus bas ou si elles seront sujettes à des fluctuations dont l'importance et la fréquence seraient à mettre en évidence.

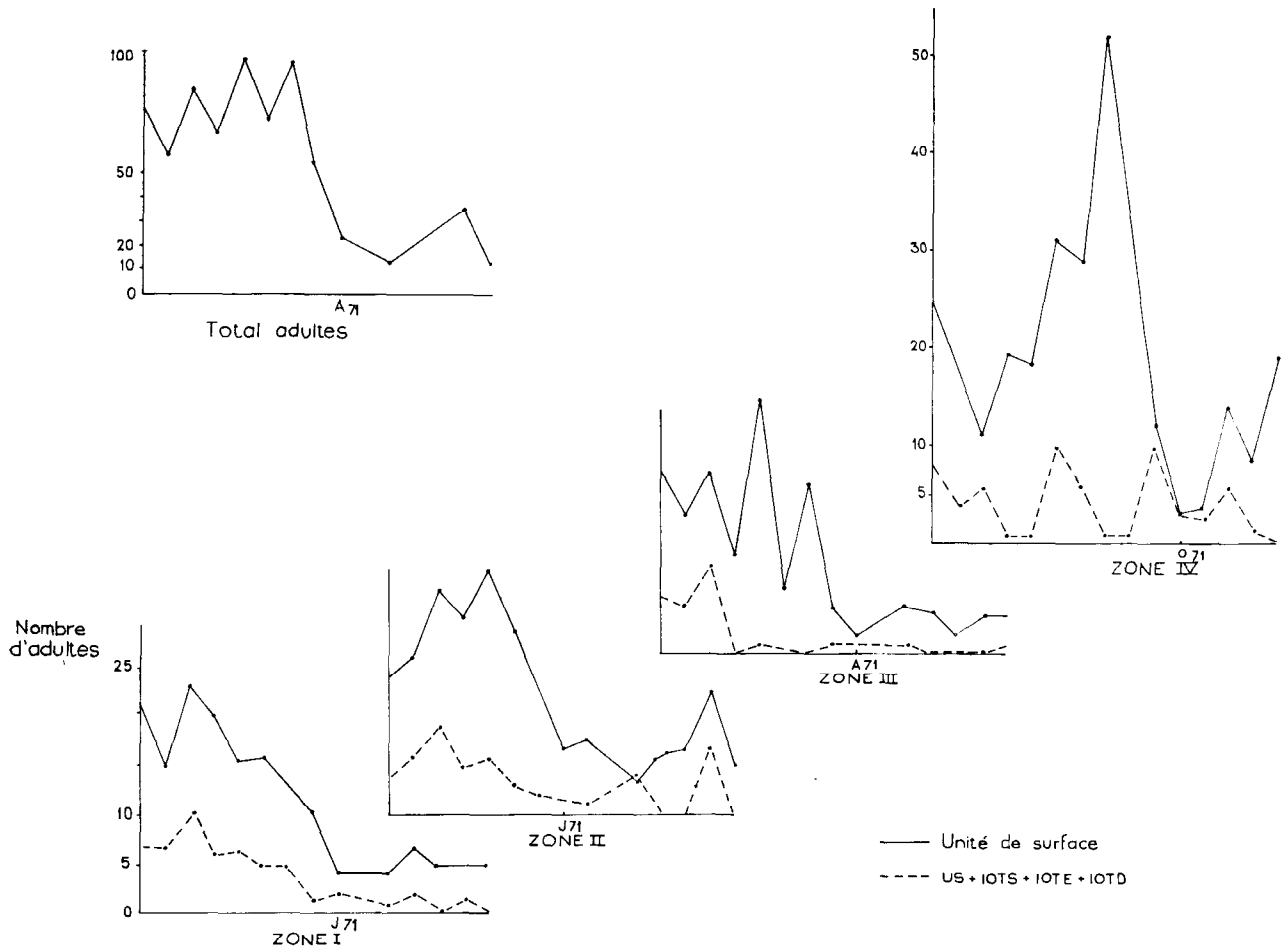


Fig. 27. — Evolution des populations d'adultes décembre 1970-février 1972

3.3.6. Signification du pourcentage de larves malades ou mortes

L'étude du pourcentage de larves malades ne peut guère être entreprise qu'au niveau des larves du deuxième et troisième stade ; en effet les larves du premier stade, également susceptibles de contracter la maladie, sont difficilement recensées en raison de la fragilité de leur structure, elles disparaissent le plus généralement très rapidement et l'on ne retrouve pas trace des capsules céphaliques.

Pour ce qui est des œufs, le problème est différent et il conviendrait de savoir si les femelles vectrices de virus voient leur ponte diminuée, si une mortalité due au *R. virus* existe au stade œuf ou si elle ne se manifeste qu'au moment du premier stade larvaire.

L'étude de l'évolution de ce pourcentage de larves malades (L2 et L3) montrent que de profondes modifications sont intervenues pendant l'année 1971-1972 (Tabl. VII).

TABLEAU VIII

Temps	D 70	J 71	F	M	A	M	J	J	A	O	N	D	J 72	F	M	J
TD	1,00	0,95	0	0,63	7,45	4,25	11,9	16,40	17,0	20,40	16,5	24,5	26,0	16,0	30,0	18,7
Total :																
US + TE + TS	0,59	0,26	0,12	1,73	1,73	3,47	12,6	8,87	1,8	5,62	17,0	16,7	21,4	38,4	18,5	21,0

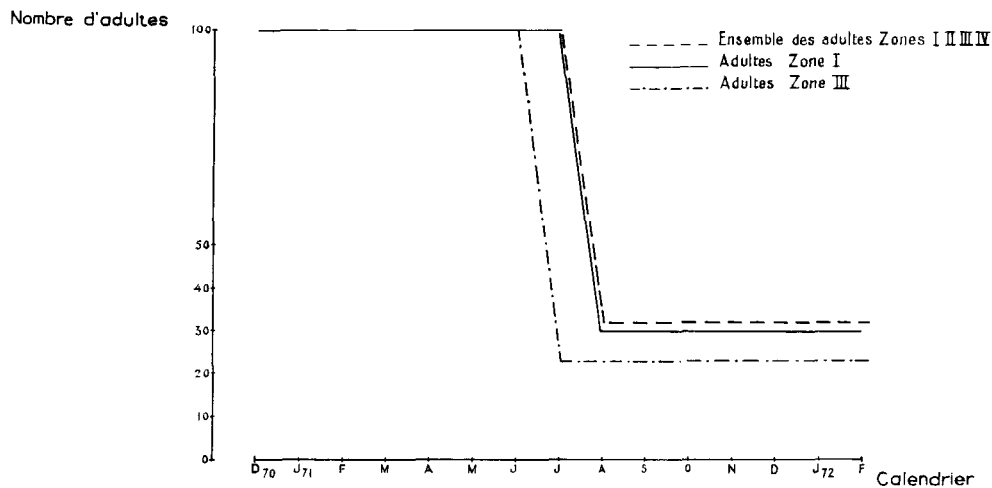


Fig. 28. — Evolution des populations d'adultes (pour 100 adultes)

Deux types d'évolution ont été retenus :

— Une évolution propre aux troncs dressés correspondant à une augmentation progressive du pourcentage de larves malades,

— Une évolution propre aux autres gîtes et observée également dans les échantillonnages par unité de surface où le pourcentage de larves malades augmente dans un premier temps et retombe ensuite à zéro avant d'augmenter ensuite.

L'augmentation progressive du pourcentage de larves malades observée dans les troncs dressés pour logique qu'elle apparaisse, n'en est pas pour autant satisfaisante ; en effet, une baisse importante des adultes a été observée en août, ainsi qu'une baisse des L3 due vraisemblablement à un taux élevé d'infestation.

Dans les cas des autres gîtes, l'étude de ce même pourcentage est beaucoup plus significative.

Si l'on porte sur un même graphique (fig. 29) l'évolution des populations d'adultes d'*Oryctes* et l'évolution du pourcentage de larves malades, on

note que la chute observée en août 1972 correspond à la chute des populations.

La coïncidence de ces deux phénomènes montre que le virus est passé par une action maximale à cette époque en faisant périr la majorité des stades présents.

La deuxième augmentation du pourcentage de larves malades indique la reprise progressive de l'infestation sur les stades rescapés.

La mise en évidence de l'efficacité du virus à partir de ces renseignements demanderait cependant une connaissance plus poussée des processus infectieux.

Il serait indispensable de connaître le pourcentage de larves mourant de la maladie, la proportion de L2 malades passant au troisième stade, le temps nécessaire à l'apparition des symptômes, etc.

Le contrôle de ces facteurs permettrait alors d'établir un modèle mathématique donnant le pourcentage réel de larves malades et le pourcentage de larves mourant de la virose.

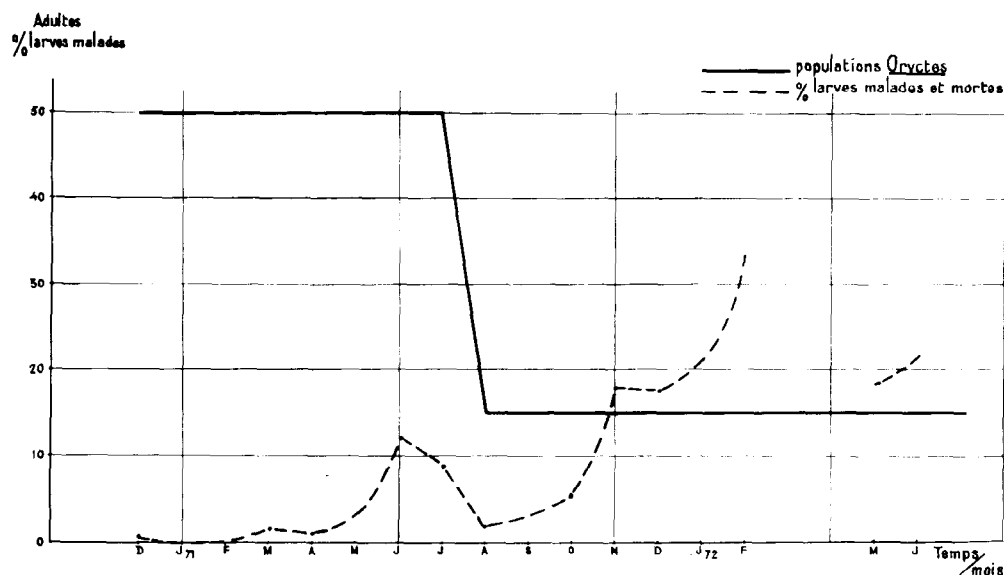


Fig. 29. — Evolution des populations d'adultes d'*Oryctes* et du pourcentage de larves malades et mortes

CONCLUSION

L'approche du problème *Oryctes rhinoceros* a demandé la mise au point de techniques originales d'études des populations, sans lesquelles il était impossible de définir les facteurs conditionnant les pullulations de l'insecte.

Les recensements de populations effectués dans le cadre de l'île Wallis pendant plus de trois ans, ont mis en évidence l'originalité des populations d'*Oryctes* qui se développent dans un climat peu contrasté et ne présentent pas en conditions normales les fluctuations que l'on observe chez la plupart des insectes. Une étude classique de populations comme on a pu en réaliser sur certains défoliateurs forestiers, s'annonçait d'autant plus impossible, que les conditions d'un échantillonnage représentatif n'étaient pas réunies.

L'absence de générations individualisées et leur caractère stationnaire conférerait au contraire à ces populations une certaine similitude avec les populations humaines, ce qui nous a amené à rechercher dans les techniques utilisées en démographie, une méthode permettant d'interpréter ces résultats et de dresser des sortes de tables de vie théoriques définissant globalement les taux de survie et les réductions qui affectent ces populations en conditions naturelles.

Cette définition des niveaux de populations constituait une base nouvelle, indispensable à l'observation et au contrôle de toute modification naturelle ou provoquée des populations d'*Oryctes* et a permis en particulier de définir l'incidence exacte du virus *Oryctes* sur les *Oryctes rhinoceros* de l'île Wallis. L'effet de ce virus, introduit en 1970 a été contrôlé

pendant plus d'un an, période au cours de laquelle de profondes modifications sont intervenues pour aboutir à une réduction de 60 à 80% des populations d'adultes.

Le problème de dégâts au niveau des couronnes reste à envisager; il constitue en même temps la conclusion et l'aspect économique de cette question. Compte-tenu de ce que nous savions autant sur la biologie et l'éthologie, des adultes d'*Oryctes* que sur la phénologie du cocotier, nous avons établi un modèle de relations entre ces deux facteurs dont les relations sont parfois subtiles (HAMMES, 1973).

Si l'approfondissement de l'étude de ces mécanismes a permis de prévoir à Wallis dès 1971, les baisses de dégâts qui ne sont intervenues qu'en 1972, il contribuerait également à interpréter de façon significative, dans le cadre de l'expérience identique conduite aux Samoa occidentales, les recrudescences de dégâts observées depuis 1971, dans la mesure où il serait permis de les évaluer avec précision et de dire si elles affectent l'ensemble des palmes ou seulement les dernières palmes, traduisant ainsi des fluctuations de populations normales pour ce genre d'expérience de lutte biologique.

A l'île Maurice où *Oryctes rhinoceros* est présent depuis 1963 et où *Rhabdionvirus oryctes* fut introduit en 1971, le résultat de cette opération est apparemment moins significatif.

Actuellement, la seule interprétation possible requiert l'utilisation d'un modèle de relations entre les populations et les dégâts, car en l'absence d'évaluation préalable des niveaux de populations, l'interprétation de leurs variations ne peut être extrapolée qu'à partir de la lecture des variations de dégâts.

Ces méthodes ont permis de mettre en évidence

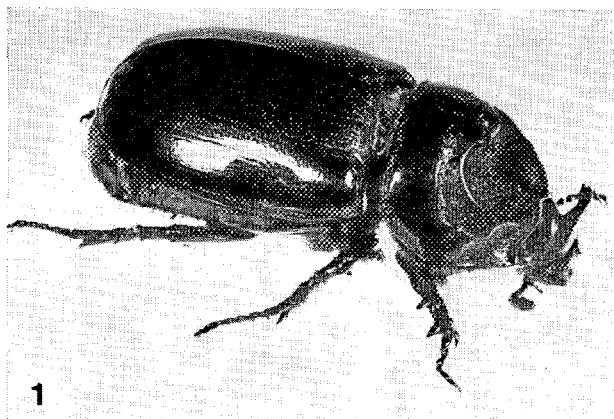
le fait que les réductions de populations intervenues en un an à l'île Maurice étaient tout à fait comparables à celles intervenues à l'île Wallis. Seul un rapport *Oryctes*/cocotiers différent a impliqué une baisse de dégâts moindre.

La détermination théorique d'une baisse de popu-

lation suffisante pour ramener les dégâts à des taux économiquement tolérables définira les conditions exactes d'efficacité du virus et la nécessité d'une intervention éventuelle visant à renforcer son action.

Manuscrit reçu au SCD, le 4 septembre 1973.

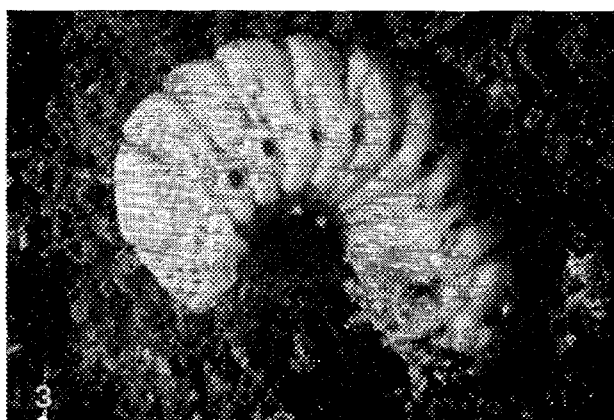
PLANCHE I



1. *Oryctes rhinoceros* : adulte

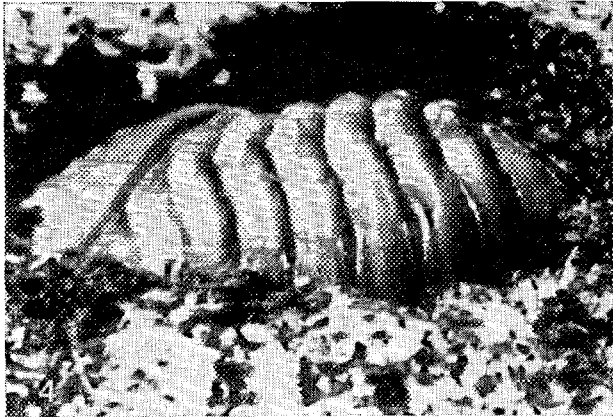


2. *Oryctes rhinoceros* : larve du troisième stade



3. *Oryctes rhinoceros* : prénympe

PLANCHE II



4. *Oryctes rhinoceros* : nymphe dans sa chambre nymphale



5. Palme endommagée par *Oryctes*



6. Gîte de reproduction

PLANCHE III



- 7. Dégâts d'*Oryctes* au niveau du pétale des palmes
- 8. Piège à *Oryctes* pour la lutte microbiologique
- 9. Cocoteraie endommagée
- 10. Dégâts d'*Oryctes* sur cocotier

BIBLIOGRAPHIE

- BARREAU (J.) - 1963 - L'agriculture à Wallis et Futuna. *J. soc. des Océanistes*, t. XIX : 157-171.
- COHIC (F.) - 1950 - Les insectes nuisibles des plantes cultivées à Wallis et Futuna. Com. Pac. Sud, Doc. Tech., n° 8, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 26 p.
- CATLEY (A.), HOYT (C. P.) - 1967 - Current research on the biological control of *Oryctes* (Coleoptera : Scarabeidae : Dynastinae). *Mushi*, vol. 39, supplement, 8 p.
- CUMBER - 1957 - Ecological studies on the rhinoceros beetle in Western Samoa. SPC tech. paper n° 107, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 32 p.
- DUMBELTON (L. J.) - 1952 - Le rhinoceros du cocotier dans le royaume du Tonga. Com. Pac. Sud, Doc. Tech., n° 34, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 8 p.
- FREMOND-ZILLER DE NUCEE - 1966 - Le cocotier. Ed. B. P. Larose, 267 p.
- FRIEDERICH (K.) - 1919 - Studien über Nashornkäfer als Schädling der Kokopalme. *Mongr. Angw. ent.* 4, 1919, 116 p.
- GRESSITH (J. L.) - 1953 - The coconut rhinoceros beetle. Bern. P. *Bishop Mus. Bull.* n° 212, 157 p.
- HAMMES (C.) - 1969 - Application des méthodes d'analyse démographique aux populations d'*Oryctes rhinoceros* (L.). 1V^e Colloque d'écologie ENS, Paris.
- HAMMES (C.) - 1971 - Multiplication et introduction d'un virus d'*Oryctes rhinoceros* à l'île Wallis. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 273 : 1048-1050.
- HAMMES (C.) - 1973 - Etablissement d'un modèle théorique de relations entre les populations d'*Oryctes rhinoceros* (L.) et les dégâts qu'elles provoquent. *C. R. Acad. Sci.* (sous pressé).
- HINKLEY (A. D.) - 1966 - Damages by the rhinoceros beetle (*Oryctes rhinoceros*) to pacific palms. SPC Bull. : 16-4 ; 49-51.
- HINKLEY (A. D.) - 1966 - Rapp. som. du pro. PNUD (FS) CPS, nov. 1965-mai 1966, Nouméa, Nouvelle-Calédonie : 9-24.
- HINKLEY (A. D.) - 1967 - Final report. Semi-annual rep. of the UNSF/SPC project manager, nov. 1966-mai 1967, Nouméa, Nouvelle-Calédonie : 15-25.
- HUGER (A. M.) - 1966 - A virus disease of indian rhinoceros beetle (*Oryctes rhinoceros* caused by a new type of insect virus *Rhabdionvirus oryctes*). *J. of Invert. path.*, 8 : 338-351.
- HUGER (A. M.) - 1969 - Diagnostic de l'introduction de *Rhabdionvirus oryctes* dans l'écosystème des *Oryctes* en certains endroits des Samoa occidentales. Rapp. sem. du Projet PNUD (FS) CPS, nov. 1968, mai 1969, Nouméa, Nouvelle-Calédonie : 37-43.
- MULLER-KOGLER - 1968 - Suppression des infestations de *Metharrhizium anisopliae* dans les élevages de larves d'*Oryctes* sp. au moyen du Captane. Rapp. sem. du Projet PNUD (FS) CPS, nov. 1967, mai 1968, Nouméa, Nouvelle-Calédonie : 37-43.
- JEPSON (F. P.) - 1912 - The Rhinoceros beetle in Samoa. *Agri. Bull. fiji*, 3 : 1-25.
- LEPESME (P.) - 1947 - Les insectes du palmier. Ed. P. Lechevallier, 903 p.
- MARSCHALL (K. J.) - 1963 - The histology of normal and diseased tissues in rhinoceros beetle. *J. of ins. path.*, 5 : 39-55.
- Météorologie de Nouvelle-Calédonie - 1966 - Quinze années d'observations météorologiques aux îles Wallis et Futuna. Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 56 p.
- PRESSAT (R.) - 1961 - L'analyse démographique. PUF, Paris.
- SURANY (P.) - 1960 - Diseases and biological control in rhinoceros beetles. SPC tech. pap. n° 128, Nouméa, Nouvelle-Calédonie, 61 p.

Troisième partie

COMPARAISON DU NIVEAU DES DÉGATS
CAUSÉS AU COCOTIER
PAR ORYCTES RHINOCEROS
AVANT ET APRÈS L'INTRODUCTION
DE RHABDIONVIRUS ORYCTES A WALLIS¹

P. MONSARRAT

RÉSUMÉ

Une nouvelle méthode d'échantillonnage a été utilisée pour essayer de chiffrer l'évolution des dégâts de l'Oryctes rhinoceros au cocotier à l'île Wallis, sous l'effet de l'introduction d'un virus pathogène pour ce prédateur. Cette méthode est basée sur la phénologie du palmier.

L'étude des données de l'échantillonnage fait apparaître une diminution moyenne du niveau des dégâts de l'ordre de 82%.

L'évolution du niveau des dégâts s'est avérée être différente suivant la densité des cocoteraies. La diminution du niveau des dégâts a été de 90% en cocoteraies denses contre 76% en cocoteraies ouvertes.

Le niveau des dégâts (pourcentage de palmes présentant des signes d'attaques) est très inférieur au seuil de tolérance du cocotier défini par HINCKLEY pour les cocoteraies denses. Il est légèrement supérieur à ce seuil en cocoteraies diffuses.

Des hypothèses d'ordre pathologique et comportemental ont été émises pour expliquer ces différences.

Des études pathologiques ultérieures ont permis d'en vérifier un certain nombre.

Des conséquences au niveau de l'aménagement des cocoteraies ont été dégagées.

ABSTRACT

A new sampling method has been used in an attempt to measure the evolution of Oryctes rhinoceros damages

¹ Cette mission a fait l'objet de la convention de recherche DGRST portant sur la lutte biologique par germes entomopathogènes contre les ravageurs tropicaux.

to coconut palms in Wallis Islands related to the introduction of a pathogenic virus of this pest. This method is based on phenology of the palm-tree. It results of the further studies of the sampling data that level of damages decrease of about 82%.

This evolution is different according to the density of coconut-tree populations. The decrease of the level of damages has been of 90% in dense palm population and of 76% in the opened one's.

The level of damages (average percent of fronds showing damages of the beetle) in dense palm plantation is far below the level shown by HINCKLEY where the nut yield begins to decrease. In opened palm plantations the damage level is slightly above this limit. Hypothesis of pathology and behaviour has been expressed to explain these differences. Further pathological studies confirm some of them.

Some implications concerning the planning of palms plantations has been put forth.

1. INTRODUCTION

Le but de notre mission à l'île Wallis¹ a été de dresser le bilan d'une opération de lutte biologique déclenchée fin 1970 par notre collègue C. HAMMES, entomologiste au Centre ORSTOM de Nouméa, contre *Oryctes rhinoceros*, important prédateur du cocotier dans le Pacifique.

Cette action a été menée à l'aide du virus décrit sous le nom de *Rhabdionvirus oryctes* par HUGER (1966). De nombreux travaux ont été effectués par cet auteur et par les spécialistes du projet *Oryctes* de la Commission Pacifique sud sur le développement de la maladie et la symptomatologie. Des précisions complémentaires ont pu être apportées récemment (MONSARRAT *et al.*, 1973).

Afin de dégager l'importance économique de cette

¹ Notre séjour dans l'île a duré 5 semaines, du 13 mars au 17 avril 1972. Pendant la première semaine, MM. COCHEREAU, entomologiste au Centre ORSTOM de Nouméa et ZELAZNY, écologiste du Projet CPS *Oryctes*, nous ont accompagnés. Qu'ils en soient remerciés.

action, nous nous sommes attachés à étudier les dégâts et leur évolution dans le temps.

L'originalité de l'opération menée à Wallis résidait principalement dans le fait qu'une très sérieuse approche des structures des populations d'*Oryctes* avait été effectuée, avant le début de la lutte, et menée à bien, pendant plusieurs années par HAMMES. Les premiers résultats de cette étude sont inclus dans la publication parallèle.

Un autre aspect particulier, qu'il convient de citer ici, est qu'un seul agent de lutte biologique a été employé entre le moment des travaux de HAMMES et notre séjour à Wallis.

Ces deux caractéristiques jointes à l'insularité de Wallis, située dans un climat comparable à celui des Samoa, siège du Projet *Oryctes*, lui confèrent une importance particulière vis-à-vis des propres travaux de la Commission Pacifique sud, (CPS), sur ce ravageur du cocotier.

Les données générales concernant l'île Wallis et le problème *Oryctes* ont été exposées par HAMMES. Nous ne reviendrons pas sur ces aspects et nous nous bornerons à apporter quelques données complémentaires, nécessaires à cette étude, ayant trait à la phénologie du cocotier, à la liaison *Oryctes*-cocotier-dégât, et à la maladie virale.

(a) Phénologie du cocotier

Ces caractéristiques interviennent dans la justification de la méthode d'échantillonnage utilisée à Wallis et sont tirées, pour la plupart, de l'ouvrage de FREMOND *et al.* (1966).

Les palmes du cocotier sont en nombre variable (environ 23 à Wallis). Elles sont réparties sur 5 spirales tournant soit à droite, soit à gauche. Un angle d'environ 140° sépare deux feuilles successives. Il s'écoule près de cinq ans entre l'apparition de la minuscule ébauche foliaire et la mort naturelle de la feuille.

FREMOND distingue trois stades dans la vie de la feuille :

- Une phase juvénile de 24 mois après laquelle l'ébauche compte une dizaine de centimètres de long ;
- Une phase d'élongation rapide qui dure de 4 à 8 mois, selon la saison. Pendant cette période, la feuille s'allonge jusqu'à atteindre plusieurs mètres, les folioles étant repliés le long du rachis et dirigés vers le haut (fig. 30) ;
- Une phase adulte, commençant au déploiement de la palme et durant jusqu'à sa mort, soit 24 à 30 mois.

Ces valeurs ne sont qu'indicatives. En effet, d'après elles, le cocotier aurait toujours entre 24 et 30 palmes, et la cadence de leur émission serait d'une palme par mois. Dans les conditions défavorables, le nombre de palmes de la couronne diminue par suite de la réduction du rythme d'émission des nouvelles palmes et non par suite d'une durée de vie plus courte de la palme. Les variations saisonnières du rythme semblent être plus sous la dépendance de la température que de la pluviométrie. A Wallis, le cocotier paraît placé

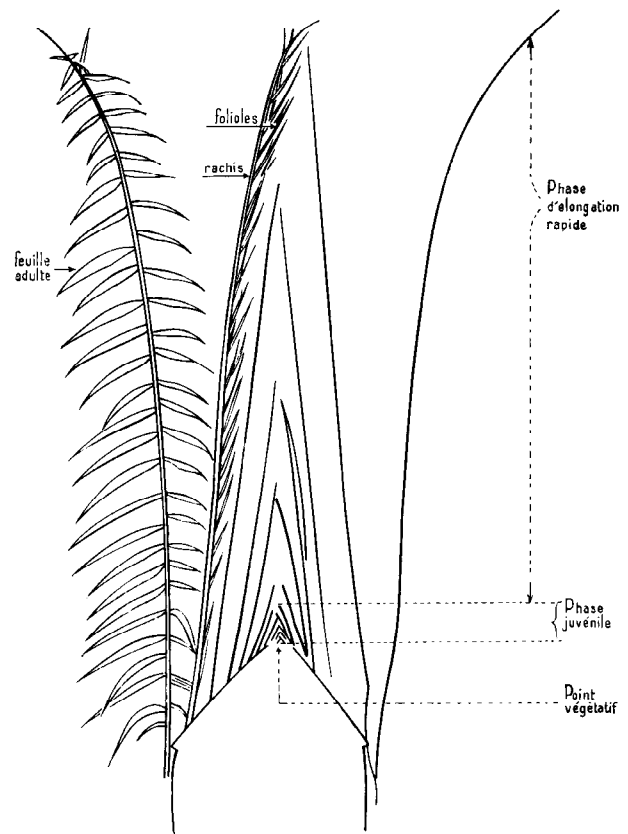


Fig. 30. — Schéma des différents stades de développement de la feuille

dans des conditions climatiques sensiblement optimales pour son développement, tant au point de vue température que pluviométrie. Par contre, un minimum de 120 heures d'ensoleillement par mois serait nécessaire au cocotier ; il est possible que cette valeur ne soit pas toujours atteinte à Wallis.

(b) Liaison *Oryctes*-cocotier

Pour les *Oryctes* de la région malgache, les cocotiers ne semblent pas représenter une plante nourricière obligatoire. De très fortes populations de larves ont été rencontrées dans des zones où il n'existe pas de peuplement de Palmiers.

Les Palmiers cultivés sont les plantes-hôtes économiquement intéressantes. A Wallis, ils constituent les plantes-hôtes principales d'*O. rhinoceros*.

(c) Forme du dégât et importance économique

Dans les zones de cocoteraie, l'adulte d'*O. rhinoceros* creuse une galerie à la base d'une palme et pénètre dans le cœur du cocotier. Il dilacère le matériel végétal, extrayant le jus qu'il absorbe. Les fibres sont rejetés vers l'extérieur de la galerie. Après leur croissance, les palmes présentent un aspect caracté-

ristique (photos 2 et 3) avec ou sans section du rachis.

L'attaque de l'*Oryctes* peut entraîner la mort de l'arbre si le point végétatif est directement atteint par l'insecte ou sous l'action d'un germe phytopathogène introduit par celui-ci, dans la galerie. Un type assez particulier de dégât se produit quand le point végétatif est partiellement attaqué : les jeunes palmes se développent latéralement par rapport à l'axe du cocotier (photo 4). D'après ce que nous avons observé à Madagascar, ce type de dégât entraîne souvent la mort de l'arbre. Si la rémission s'opère, la trace de l'attaque est conservée sur le tronc qui présente alors un décrochement en marches d'escalier.

A Wallis, nous n'avons relevé que deux exemples de ce type de dommage, beaucoup plus fréquent sur la côte nord-ouest de Madagascar.

D'après COCHEREAU (1967) et nos propres observations, il semble que 2 ou 3 palmes soient endommagées au cours d'une attaque. Certaines palmes portent la trace de plusieurs attaques successives au cours de leur croissance.

(d) La maladie de l'*Oryctes* : description

Les larves présentent un aspect transparent laiteux parfois accentué par l'absence de bol alimentaire dans l'intestin moyen. La mortalité des larves infectées est obtenue dans un délai variant de quelques jours à quelques semaines. Les jeunes stades ainsi que les L3 jeunes paraissent plus sensibles que les larves âgées.

HUGER (1963 ; 1966) et MARSCHALL (1966) suspectent une maladie de l'adulte.

ZELAZNY (1971) semble transmettre l'affection à des larves en utilisant des adultes comme matériel infectieux. Ce dernier auteur met en doute le processus d'infection de l'adulte suggéré par MARSCHALL par infection de la larve et préfère envisager une infection de l'*Oryctes* au stade adulte.

De récentes études en microscopie électronique ont confirmé l'existence de la maladie chez l'adulte par la mise en évidence d'éléments viraux.

De récentes études ont confirmé l'hypothèse de la sensibilité de l'adulte, à l'infection virale, par souillure des pièces bucales. La maladie de l'imago a été confirmée par la mise en évidence d'éléments viraux en microscopie électronique. Au cours des travaux de détection du virus, il est d'ailleurs apparu que les tissus de l'adulte étaient beaucoup plus riches en particules viraux que ceux des larves.

HUGER et MARSCHALL signalent en outre, des phénomènes tératologiques attribués au virus chez des adultes provenant de larves ayant contracté la maladie sous forme bénigne. Ces auteurs ont montré que le germe est transmissible chez la larve aussi bien par injection intra-hémocoelienne que par ingestion de nourriture souillée ; la mortalité interviendrait aussi rapidement dans les deux cas. Ils ont mis en évidence des attaques du tissu adipeux avec présence d'éléments viraux dans le noyau et le cytoplasme des cellules.

L'intestin moyen des larves semble également être atteint puisque des éléments viraux ont été vus par

ces auteurs dans les noyaux des cellules de ce tissu. Des travaux ultérieurs ont montré la présence de virions dans de nombreux tissus : intestin de l'adulte et organes génitaux notamment (MONSARRAT *et al.*, 1973). La conservation du pouvoir pathogène du germe serait relativement courte dans les conditions naturelles. Des essais indiquent qu'elle ne doit pas dépasser une dizaine de jours.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour l'étude de l'évolution du niveau des dégâts, la cocoteraie wallisienne a été arbitrairement divisée en deux grandes catégories.

— La première groupe des cocoteraies que nous avons appelées « denses », parfois improprement. Elles se caractérisent par la rareté relative des gîtes larvaires disponibles soit que la forte densité d'arbres entraîne un rapport du nombre d'*Oryctes* adultes au nombre d'arbres très bas, soit que la strate végétale sous-jacente, très fournie, rende ces gîtes difficilement accessibles aux adultes.

— La seconde comprend les cocoteraies dites non denses, caractérisées par la grande abondance de gîtes larvaires offerts. Leur accès peut être facilité aux *Oryctes* par des défrichements après jachères de longue durée. Nous avons ainsi constaté une très nette accentuation des dégâts par rapport à ceux signalés par HAMMES dans quelques secteurs de la zone centre ouest de l'île en relation avec des mises en culture récentes.

Il importe de remarquer que ces deux types de cocoteraies forment une mosaïque de petites unités où tous les éléments de transition d'une catégorie à l'autre sont présents.

Le rapport des surfaces occupées par ces deux types de cocoteraies est de l'ordre de un « dense » pour deux « non dense ». Nous avons donc choisi la répartition des différentes cocoteraies échantillonnées de façon à respecter cette proportion. Cette classification de la cocoteraie est sensiblement différente de celle utilisée par HAMMES. Cet auteur opérait une classification géographique dans le but d'étudier la dispersion du germe. On peut toutefois considérer sa zone III comme une zone composée en majorité de cocoteraies denses.

Au début de cette étude, en mars 1972, le germe entomopathogène avait été introduit depuis 17 mois par HAMMES.

Nous avons pensé qu'une estimation de l'effet de l'introduction du virus sur les populations d'*Oryctes* pouvait être obtenu par la comparaison du niveau des dégâts sur les n palmes déployées récemment (situées sur le haut de la couronne) et sur les n' palmes les plus anciennement émises, formant le bas de celle-ci.

Le nombre n sera égal au plus petit nombre de palmes émises en 17 mois auquel il conviendra de retrancher la quantité de palmes émises pendant le temps séparant le dégât du déploiement de la palme. Le nombre n' sera calculé en prenant le nombre

maximum de palmes émises pendant 17 mois que l'on retranchera du nombre total de palmes de la couronne.

Prenons par exemple le cas des cocotiers possédant 20 palmes vertes déployées dans leur couronne. Le nombre n de palmes à échantillonner sur le haut de la couronne sera obtenu de la façon suivante :

Le rythme d'émission du nombre mensuel moyen de palmes nouvelles émises par le cocotier sera égal au quotient du nombre de palmes par leur longévité. Ce sera une valeur comprise entre $20/24 = 0,83$ et $20/30 = 0,66$.

En 17 mois, le nombre de nouvelles palmes déployées par arbre est compris entre $17 \times 0,83 = 14,16$ et $17 \times 0,66 = 11,32$.

En repérant les palmes à partir de la plus récente située au sommet de la couronne, celle qui s'est déployée au moment de l'introduction du virus portera un numéro d'ordre compris entre 11 et 14.

Le dégât de l'*Oryctes* se produit probablement pendant la phase d'élongation rapide de la palme dans le cœur du cocotier. Nous savons que cette période dure de 4 à 8 mois. Le cocotier aura émis pendant cette période un nombre de palmes compris entre $4 \times 0,66 = 2,66$ et $8 \times 0,83 = 6,66$.

En nous plaçant, pour le calcul de n dans les conditions les plus défavorables, c'est-à-dire en supposant que le dégât ait pu se produire au tout début de la phase d'élongation rapide, la palme dont le début de cette phase a coïncidé avec la date d'introduction

du virus portera un numéro d'ordre compris entre $11,32 - 2,66 = 8,66$ et $14,16 - 6,66 = 7,5$.

Dans la limite des hypothèses faites, nous pouvons être assurés que, pour les cocotiers possédant 20 palmes dans leur couronne, les 7 premières ont subi les attaques d'*Oryctes* postérieurement à l'introduction du virus.

Le même type de raisonnement a été effectué pour le calcul du nombre n' de palmes à échantillonner sur le bas de la couronne.

Pour ce calcul la condition la plus défavorable est que le dégât se soit produit juste avant le déploiement de la palme. Les palmes portant un numéro d'ordre supérieur à 14 ont donc, si elles sont endommagées, subi les dégâts de l'*Oryctes* avant l'intervention du virus sur les populations de l'insecte.

Un échantillonnage préliminaire portant sur le nombre total de palmes montre qu'il existe une grande variabilité de cette donnée au sein de la cocoteraie naturelle de Wallis. Toutefois, le pourcentage de cocotiers présentant un nombre de palmes inférieur ou égal à 16 est de l'ordre de 8% (fig. 31).

En ce qui concerne les cocotiers à 17 palmes, les valeurs de n et n' calculées sont les suivantes :

$$n = 6,37 \quad n' = 5.$$

Dans la pratique le nombre de palmes n appréhendées par l'échantillonnage en haut de la couronne oscille entre 3 et 8 avec une moyenne voisine de 5.

Le nombre n' n'a pu, quant à lui, varier et a été choisi égal à 8. Le nombre peut paraître sensiblement

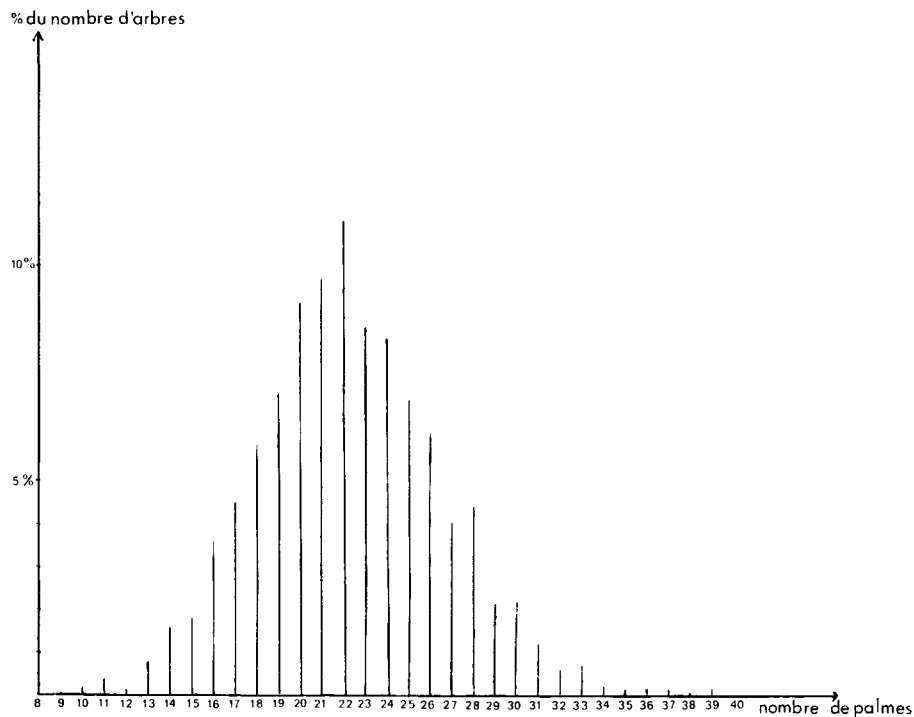


Fig. 31. — Distribution des cocotiers par nombre de palmes visibles dans la couronne

trop élevé. Toutefois, il convient de noter que la date d'introduction du virus ne correspond pas exactement à celle du début de son action sur les effectifs d'adultes. On peut admettre un délai de 2 à 3 mois pour la diffusion et le début d'une action sensible du germe sur le niveau des populations d'adultes. L'intervalle de 17 mois devient de 15 mois et les nouvelles valeurs de n et n' pour les cocotiers à 17 palmes sont $n = 4,62$,

$n' = 7$. Il y a donc pour les cocotiers dont la couronne présente 17 palmes, une feuille appréhendée dans les échantillonnages au bas de la couronne dont on ne peut affirmer qu'elle n'ait pas été exposée à des attaques d'*Oryctes* postérieures à l'introduction du virus. Il y a là une cause d'erreur dans les estimations qui sera discutée.

Dans le but d'étudier les corrélations entre le

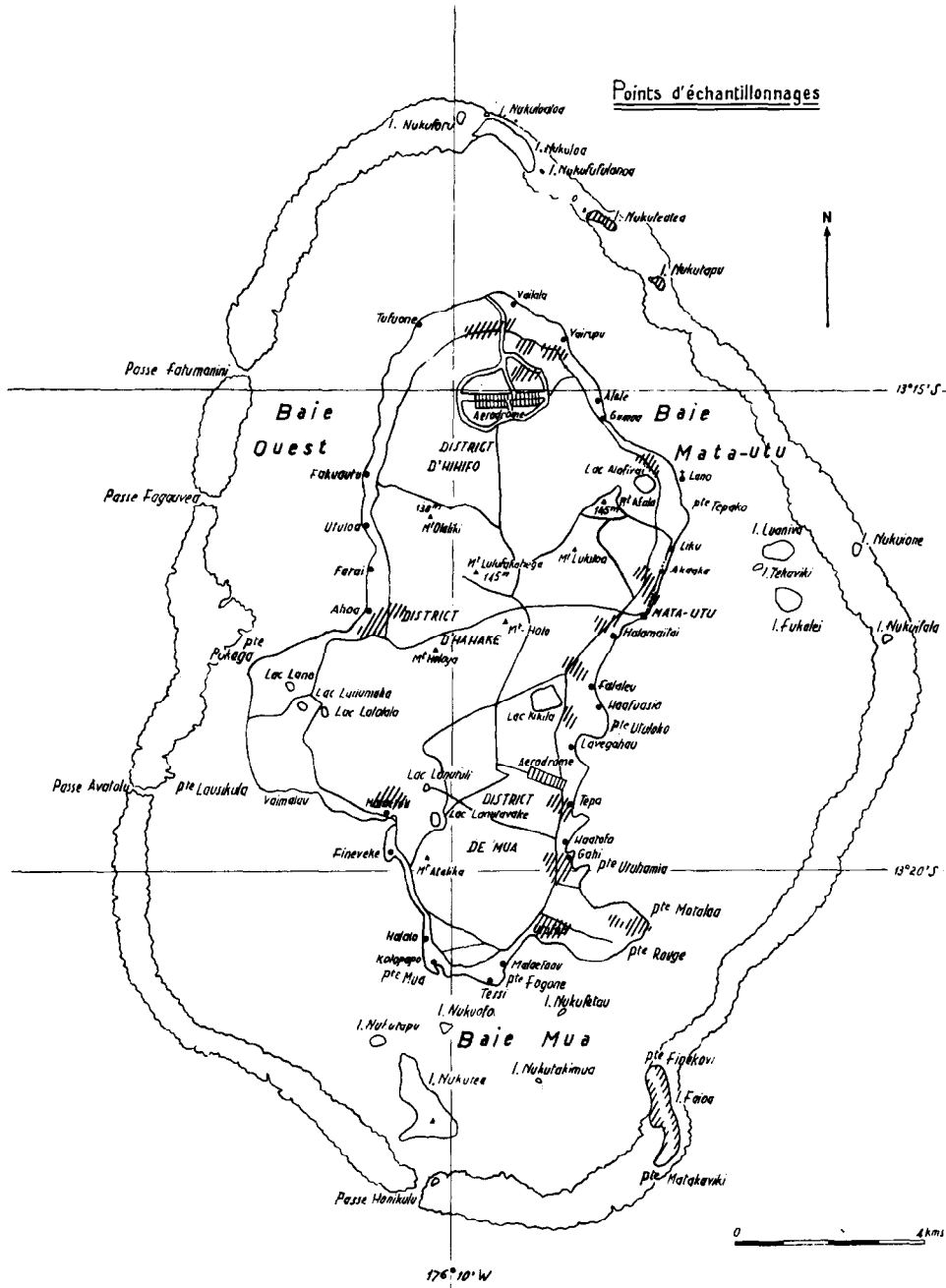


Fig. 32. — Iles Wallis (Uvéea). Points d'échantillonnages

volume de la couronne et les attaques d'*Oryctes*, un échantillonnage a été effectué sur l'ensemble de celle-ci, moins les premières palmes. Cette opération a été faite simultanément avec les relevés sur les palmes du haut.

Afin de limiter les erreurs dues à la complexité des relevés le comptage sur les 8 palmes du bas a été effectué extemporanément.

Lors de notre arrivée à Wallis, nous avons observé une différence sensible, non seulement dans la quantité des dégâts entre le haut et le bas de la couronne des arbres, mais aussi dans leur qualité : il nous a paru que le pourcentage de feuilles sectionnées par rapport aux feuilles présentant des traces d'attaques avait varié dans le temps. Dans nos échantillonnages, nous avons noté séparément, feuilles attachées et feuilles sectionnées.

Les échantillonnages ont été surtout choisis tout le long de la côte est de l'île, zone très attaquée (HAMMES, 1967) et de façon à réaliser un échantillonnage en « cocoteraie dense » pour deux environ en « cocoteraie non dense ». Les cocotiers dont les Wallisiens avaient coupé les palmes pour l'artisanat local, ont été éliminés des échantillonnages. Cinq groupes d'environ 20 cocotiers ont été choisis au hasard par cocoteraie.

Au total, 1 429 cocotiers ont été échantillonnés sur la côte est et 392 sur l'ouest de l'île (fig. 32 des points d'échantillonnages). Des comptages ont en outre été réalisés sur les îlots du lagon. Sur l'îlot de Faioa, non encore atteint par le virus, nos observations ont porté sur 200 cocotiers sur la côte au vent et 200 sous le vent. Dans les îlots où le virus a été volontairement introduit par des Wallisiens en 1971, nous avons échantillonné 254 cocotiers, compte tenu des nécessités de l'étude des corrélations. Les relevés ainsi effectués, comprenaient donc 6 données par arbre :

- A. — Le nombre de palmes échantillonnées sur le haut de la couronne,
- B. — Le nombre de palmes présentant des signes d'attaques d'*Oryctes*,
- C. — Le nombre de palmes sectionnées à la suite d'attaques d'*Oryctes*.

Les mêmes données ont été recueillies sur le bas de la couronne et ont été désignées par les lettres D, E, F.

Le relevé sur les 8 palmes du bas, fait extemporanément, a donné 3 données complémentaires. L'ensemble des résultats a été passé sur ordinateur IBM 1130, cocoteraie par cocoteraie¹. Le programme comportait un calcul de la moyenne et des éléments permettant le calcul des variances de chacun des groupes de données ainsi que de leurs rapports.

Les rapports étudiés sont au nombre de 9 :

- Pour le haut de la couronne :
 1. Rapport du nombre de feuilles attaquées au nombre de feuilles échantillonnées,
 2. Rapport du nombre de feuilles sectionnées au nombre de feuilles échantillonnées,
 3. Rapport du nombre de feuilles sectionnées au nombre de feuilles attaquées.
- Pour le reste de la couronne, les mêmes rapports ont été calculés et portent dans l'énoncé des résultats les numéros 4, 5, 6.

De plus, les rapports $\left(\frac{1}{4}\right)$, $\left(\frac{2}{5}\right)$ et $\left(\frac{3}{6}\right)$ ont été étudiés

et portent respectivement les numéros 7, 8 et 9. Ces rapports exprimés en pourcentage, représentent :

Rapport 7 : le niveau actuel des dégâts causés par l'*Oryctes*, en prenant pour base 100, les données fournies par l'échantillonnage du reste de la couronne.

Rapport 8 : le niveau actuel des dégâts concernant les feuilles sectionnées, en prenant pour base 100, les données du reste de la couronne.

Rapport 9 : le niveau actuel de l'indice des palmes sectionnées par palmes attaquées, en prenant pour base 100 les données du reste de la couronne.

Ces différents rapports de 1 à 9 ont été calculés arbre par arbre, de façon à pouvoir définir leurs intervalles de confiance aux niveaux de confiance 95% et 99%¹. Les différentes cocoteraies ont été regroupées en fonction de la densité des arbres. Les échantillonnages sur les 8 dernières palmes ont été traités de la même façon, ce qui a permis d'évaluer le niveau des dégâts avant l'introduction du virus. Cette méthode de calcul nous a obligé à éliminer les arbres pour lesquels ces rapports n'étaient pas définis. Nous reviendrons sur ce point au cours de la discussion.

3. RÉSULTATS

Les valeurs calculées et leurs intervalles de confiance pour les divers types de cocoteraie sont consignés dans les tableaux II à XI.

Nous allons passer rapidement en revue les résultats obtenus dans les cas suivants :

— L'îlot témoin, pour lequel une étude particulière sur l'influence du vent a été conduite,

— Les îlots du nord (introduction récente du virus),

— Uvea, en séparant cocoteraies « denses », cocoteraies « non denses » et en considérant le total.

3.1. LE TÉMOIN — ILOT DE FAIOA

Seul témoin possible, Faioa est un îlot corallien très plat, situé dans la partie au vent du lagon. Le nombre moyen de palmes par cocotier y est de 23,3.

¹ Le traitement des données sur ordinateur IBM 1130 a pu être réalisé grâce au concours de M. R. RATSIMBAZAFY, Chef de la Division Informatique, Ministère de l'Aménagement du Territoire de Madagascar et M. M. RAKOTOMALALA, qu'ils en soient sincèrement remerciés ici.

¹ Nous avons dû, pour le calcul des intervalles de confiance, faire une hypothèse de normalité des distributions des différents rapports.

Les arbres de la côte au vent de l'îlot ont été traités séparément de ceux de la côte sous le vent. Cette séparation a été envisagée dans le but de voir si le vent avait une influence quelconque sur l'évolution

du pourcentage de palmes sectionnées par rapport aux palmes attaquées et si une différence dans le niveau des attaques pouvait être mise en évidence. Les deux échantillonnages ont ensuite été regroupés.

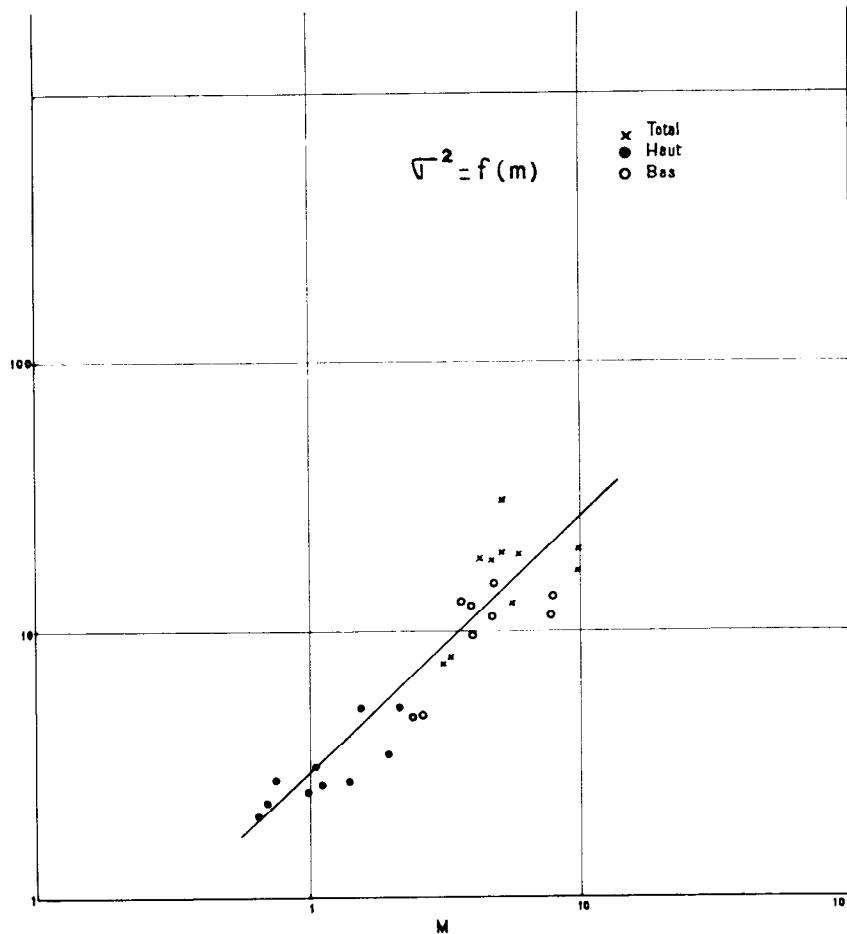


Fig. 33. — Faïoa sous le vent

Les résultats obtenus sont présentés dans le tableau IX.

Des études sur le niveau général des dégâts montrent que :

- 20 à 30% des palmes sont attaquées.
- Les valeurs obtenues pour le haut et le reste de la couronne ne sont pas significativement différentes.
- Il n'y a aucune différence significative entre le côté au vent et celui sous le vent. On peut toutefois noter une légère tendance à observer un niveau plus bas sous le vent, ceci, bien que non significatif dans les limites de l'échantillonnage, pouvant ainsi provenir à notre avis de modifications de structures dans les cocoteraies entre les deux

côtés ; sur le côté au vent, les cocotiers très dispersés émergent peu d'une strate végétale relativement dense. Le côté sous le vent est couvert par une cocoteraie plus homogène, dominant une strate végétale aérée.

- L'indice (7) d'évolution du niveau des dégâts n'étant pas significativement différent de l'unité dans tous les cas étudiés, on peut penser que, dans les limites de l'échantillonnage, l'hypothèse d'une répartition homogène des dégâts dans le temps peut être retenue.

Sur la qualité des dégâts, on peut constater que :

- Les pourcentages de palmes sectionnées (rapports des lignes 2-3 et 5-6) sont comparables en haut

TABLEAU IX
TÉMOIN

		Faioa sous le vent		Faioa au vent		Total	
A	m	5,8186	± 0,0976	5,4782	± 0,1224	5,64	± 0,08
	99%						
	95%		± 0,0742		± 0,093		± 0,06
B		1,2279	± 0,3403 ± 0,2586	1,6473	± 0,368 ± 0,280	1,445	± 0,253 ± 0,192
C		0,4145	± 0,193 ± 0,147	0,637	± 0,737 ± 0,560	0,53	± 0,15 ± 0,11
D		17,4455	± 0,633 ± 0,481	17,9565	± 0,585 ± 0,444	17,71	± 0,43 ± 0,33
E		4,6062	± 0,692 ± 0,526	5,2222	± 0,625 ± 0,475	4,925	± 0,466 ± 0,354
F		1,15025	± 0,312 ± 0,237	1,35265	± 0,32 ± 0,243	1,255	± 0,224 ± 0,171
1		20,829	± 5,74 ± 4,36	30,14	± 6,72 ± 5,11	25,62	± 4,48 ± 3,41
2		7,0466	± 3,27 ± 2,48	11,59	± 4,12 ± 3,13	9,40	± 2,67 ± 2,03
3		28,2927	± 10,29 ± 7,82	33,54	± 9,04 ± 6,87	31,3	± 6,79 ± 5,16
4		28,2746	± 4,59 ± 3,49	30,35	± 3,89 ± 2,96	29,35	± 4,18 ± 3,13
5		7,3471	± 2,11 ± 1,61	8,21	± 2,10 ± 1,60	7,79	± 1,49 ± 1,13
6		21,2402	± 4,87 ± 3,70	22,065	± 4,17 ± 3,17	21,70	± 3,05 ± 2,31
7		87,883	± 39,71 ± 30,17	126,767	± 45,72 ± 34,73	109,75	± 31,06 ± 23,60
8		67,5257	± 41,62 ± 31,62	131,429	± 76,37 ± 58,02	102,99	± 46,44 ± 35,28
9		109,7209	± 47,24 ± 35,89	127,93	± 49,67 ± 37,73	120,47	± 34,98 ± 26,57

et pour le reste de la couronne et de même entre les deux côtés.

— L'étude des intervalles de confiance des indices d'évolution des deux types de dégâts montre qu'ils ne sont significativement différents de l'unité dans aucun cas.

On peut donc estimer, dans les limites de représentativité de l'échantillonnage, qu'il n'y a pas eu d'évolution sur les deux côtes, ni dans la quantité, ni dans le type de dégâts.

Le fait que les rapports (9) indice d'évolution d'un type de dégât par rapport à l'autre, au vent et sous le vent, ne soient pas significativement différents entre eux et de l'unité permet de conclure que, dans les limites de notre échantillonnage, le facteur vent n'occasionne pas d'augmentation significative du nombre de palmes à rachis sectionné. Le fait que dans les deux cas, le nombre trouvé soit supérieur à l'unité est d'ailleurs satisfaisant au point de vue de la méthode utilisée.

L'étude des coefficients de corrélation entre les différentes données montre que, en dehors d'une corrélation entre B et C, palmes, présentant des surfaces d'attaques et palmes sectionnées en haut (B-C) d'une part, et dans le reste de la couronne (E-F) d'autre part, les autres corrélations peuvent être considérées comme nulles ou très faibles (Tabl. X).

TABLEAU X

$$\text{FAIOA} \frac{\frac{\varepsilon t}{n} - M_1 M_2}{\sqrt{\sigma_1^2} \sqrt{\sigma_2^2}}$$

COEFFICIENTS DE CORRÉLATION

	A	B	C	D	E	F
A	1	0,0983	0,0708	-0,0230	0,0891	0,0239
B		1	0,72797	-0,2362	0,2375	0,2538
C			1	-0,2126	0,25769	0,3621
D				1	-0,1271	-0,23047
E					1	0,7289
F						1

Corrélation

$$(B - C, C) = \frac{1,6545 - 1,3491}{\sqrt{1,3491(3,8270 + 1,3491 - 2 \times 1,6545)}}$$

$$\rho(B - C, C) = \frac{0,3054}{\sqrt{2,5189}} = \frac{0,3054}{1,584} = 0,1928$$

$$\rho(E - F, F) = \frac{4,5616 - 3,0150}{\sqrt{3,094 + 3,0150 - 2 \times 4,150(13,005616)}} = \frac{1,5466}{\sqrt{(6,9012)(3,0150)}} = \frac{1,5466}{4,561} = 0,339$$

$$\rho(B, A + D) = \frac{0,1216 - 1,5410}{\sqrt{3,8270(0,3997 + 11,1209 - 2 \times 0,0487)}} = -\frac{1,4194}{6,611}$$

$$\rho(B, A + D) = -0,2147$$

$$\rho(E, A + D) = \frac{0,2032 - 1,5293}{\sqrt{13,0094(0,3997 + 11,1209 - 2 \times 0,0487)}} = -\frac{1,3261}{12,17}$$

$$\rho(E, A + D) = -0,1089$$

Les coefficients de 0,72 obtenus pour les valeurs liées, sont satisfaisants puisque, dans notre méthode de notation, B, total des palmes attaquées en haut de la couronne, contient C, nombre de palmes sectionnées dans la même partie du cocotier. Il en est de même pour E et F.

L'existence d'une liaison entre les deux types de dégâts ne pourra donc être mise en évidence que par le calcul de corrélation entre B-C et C pour le haut de la couronne et E-F et F, pour le reste de celle-ci. Ces coefficients sont très faibles dans les deux cas. Ceci pourrait signifier que les deux types de dégâts sont largement indépendants l'un de l'autre.

Les corrélations entre le nombre total de palmes, d'une part, et le nombre de palmes présentant des dommages en haut et dans le reste de la couronne, d'autre part, sont très faibles, c'est-à-dire que, dans la limite de validité de l'échantillonnage et du calcul le choix, par *Oryctes* adulte, du cocotier à attaquer ne paraît pas motivé par son nombre de palmes et que les attaques de *Oryctes* sont sans influence notable sur le rythme d'émission des palmes. Ce sont là, deux résultats assez surprenants.

3.2. LES ILOTS DU NORD

Etant donné la taille restreinte de ces îlots, il ne

nous a pas été possible de traiter séparément les échantillonnages des côtes au vent et sous le vent.

Le nombre moyen de palmes par cocotier est d'environ 23,3 sur ces îlots. Malgré la date récente de

l'introduction du virus (7 à 8 mois avant notre arrivée à Wallis), son effet est sensible de façon hautement significative sur l'évolution des dégâts causés par les *Oryctes* (Tabl. XI).

TABLEAU XI
ETUDE DES HUIT DERNIERES FEUILLES

	Ilots du nord		Cocoteraie dense		Cocoteraie non dense		Uvéa — Total	
A	m = 8		m = 8		m = 8		m = 8	
B		m = 5,8510		m = 5,17		m = 7,05		m = 6,6767
	99%	5,6185 ≤ m ≤ 6,0833	4,77	≤ m ≤ 5,57	6,89	≤ m ≤ 7,20	6,5302	≤ m ≤ 6,8231
	95%	5,6744 ≤ m ≤ 6,0275	4,86	≤ m ≤ 5,48	6,93	≤ m ≤ 7,17	6,5654	≤ m ≤ 6,7880
C		m = 2,2132		m = 1,70		m = 3,41		m = 3,0269
	99%	1,9616 ≤ m ≤ 2,4648	1,38	≤ m ≤ 2,03	3,17	≤ m ≤ 3,64	2,8454	≤ m ≤ 3,2085
	95%	2,0221 ≤ m ≤ 2,4043	1,45	≤ m ≤ 1,95	3,23	≤ m ≤ 3,58	2,8890	≤ m ≤ 3,1649
1		m = 73,1559		m = 0,6463		m = 0,8810		m = 83,458
	99%	71,2317 ≤ m ≤ 76,0401	0,5963	≤ m ≤ 0,6963	0,8618	≤ m ≤ 0,9002	81,6282	≤ m ≤ 85,2878
	95%	71,9297 ≤ m ≤ 75,3421	0,6083	≤ m ≤ 0,6843	0,8664	≤ m ≤ 0,8956	82,0679	≤ m ≤ 84,8481
2		m = 27,6642		m = 0,2126		m = 0,4258		m = 37,8352
	99%	24,5199 ≤ m ≤ 30,8085	0,1724	≤ m ≤ 0,2527	0,3973	≤ m ≤ 0,4544	35,5659	≤ m ≤ 40,1045
	95%	25,2757 ≤ m ≤ 30,0527	0,1840	≤ m ≤ 0,2431	0,4041	≤ m ≤ 0,4475	36,1112	≤ m ≤ 39,6592
3		m = 36,9056		m = 0,2877		m = 0,4843		m = 43,8787
	99%	33,1081 ≤ m ≤ 40,7031	0,2384	≤ m ≤ 0,3369	0,4541	≤ m ≤ 0,5146	41,4329	≤ m ≤ 46,3246
	95%	34,0207 ≤ m ≤ 39,7905	0,2503	≤ m ≤ 0,3251	0,4613	≤ m ≤ 0,5073	42,0206	≤ m ≤ 45,7369

— La différence entre les pourcentages de palmes attaquées en haut et sur le reste des palmes (rapports 1 et 4) est particulièrement nette : ces pourcentages sont passés de 50 à 17%.

— Les indices d'évolution des dégâts, 7, 8, 9, indiquent une réduction hautement significative des deux types de dégâts (7 et 8), sans qu'une réduction d'un type par rapport à l'autre ait pu être mise en évidence par les échantillonnages effectués (rapport 9 non différent de 1).

— Les observations des 8 dernières palmes (Tabl. XIII) nous donnent une estimation du niveau des dégâts avant l'introduction du virus. Le chiffre trouvé de 73% de palmes attaquées est sensiblement différent de celui observé pour le rapport 4 (50%). L'effet réel du virus devrait en toute logique, être calculé à l'aide de ce nouveau pourcentage d'attaques. Les conditions techniques de l'échantillonnage ne nous ayant malheureusement pas permis de collecter l'ensemble des données cocotier

par cocotier, il nous est impossible de calculer des intervalles de confiance pour ce nouveau rapport.

La valeur du rapport 7 bis ainsi calculée est de 23,3. Il y aurait eu une diminution du nombre de palmes présentant des attaques, de l'ordre de 77% sur les îlots du nord.

Les coefficients de corrélation, présentés au tableau V, montrent que les différentes données appréhendées par les échantillonnages sont largement indépendantes les unes des autres.

3.3. UVÉA - COCOTERAIES DENSES

C'est dans ce type de cocoteraie que les effets de l'introduction de *Rhabdionvirus oryctes* (Huger) ont été les plus marqués. Le nombre total moyen de palmes par cocotier est de l'ordre de 25,6.

Le niveau des dégâts dans les 5-6 premières palmes est de l'ordre de 5,9%, ce qui est très au-dessous du

TABLEAU XII

UVÉA		COCOTERAIES DENSES		
A	99%	m = 5,329	1	m = 5,947%
	95%	± 0,105 ± 0,080		± 2,072 ± 1,574
B		m = 0,3046	2	m = 1,659%
		± 0,104 ± 0,079		± 1,000 ± 0,761
C		m = 0,0813	3	m = 23,254%
		± 0,046 ± 0,035		± 1,518 ± 1,153
D		m = 20,3571	4	m = 27,621%
		± 0,4959 ± 0,3767		± 2,293 ± 1,742
E		m = 5,481	5	m = 8,521%
		± 0,454 ± 0,345		± 1,140 ± 0,846
F		m = 1,6282	6	m = 27,248%
		± 0,2043 ± 0,155		± 2,971 ± 2,303
			7	m = 30,617%
			8	m = 16,339%
			9	m = 72,857%

seuil de nuisibilité défini en cocoteraie industrielle par HINCKLEY et estimé par cet auteur aux environs de 15% de palmes attaquées.

Correlation

$$\rho(B - C, C) = \frac{0,2313 - 0,1509}{\sqrt{0,1509(0,1509 + 0,7664 - 2 \times 2313)}} = \frac{0,0804}{\sqrt{0,0686}} = \frac{0,0804}{0,2616} = 0,3073$$

$$\rho(E - F, F) = \frac{4,7547 - 2,9814}{\sqrt{2,9814(14,7338 + 2,9814 - 2 \times 4,7547)}} = \frac{1,7733}{\sqrt{24,4648}} = \frac{1,7733}{4,950} = 0,358$$

$$\rho(A + D, E) : \text{Cov.}(E, A + D) = -0,1957 + 1,5235 = 1,3278$$

$$\text{Var.}(A + D) = 0,7804 + 17,5415 + 2 \times 1,4014 = 21,1247$$

$$\rho(E, A + D) = \frac{1,3278}{\sqrt{14,7338 \times 21,1247}} = \frac{1,3278}{17,64} = 0,0753$$

$$\rho(A + D, B) : \text{Cov.}(A + D, B) = -0,0183 - 0,0289 = -0,0472$$

$$\rho(A + D, B) = \frac{-0,0472}{\sqrt{21,1247 \times 0,7664}} = \frac{-0,0472}{4,25} = -0,0111$$

— Le pourcentage de palmes attaquées sur le reste de la couronne est de l'ordre de 27%, ce qui nous donne un indice d'évolution des dégâts (7) de l'ordre de 30,6, soit une diminution du nombre de palmes attaquées entre les 5-6 palmes du haut et le reste de la couronne de l'ordre de 69,4%.

— Les rapports 8 et 9 indicatifs de l'évolution des deux types de dégâts montrent une tendance à une diminution plus forte du nombre de palmes à rachis sectionnés. Toutefois, cette tendance n'est pas mathématiquement significative.

— Les échantillonnages pratiqués extemporanément sur les 8 dernières palmes donnent une évaluation du niveau des dégâts avant l'introduction du virus de l'ordre de 64%.

(Le nouvel indice (7 bis) de l'action du *Rhabdion-virus* calculé sur ces bases serait de 9,2. La diminution des dégâts depuis l'introduction du virus serait donc de l'ordre de 90,8% pour le type de cocoteraie dense.

L'étude des coefficients de corrélation entre les différentes données montre que, dans les conditions de notre échantillonnage, elles peuvent être considérées comme très indépendantes les unes des autres (Tabl. XIII).

TABLEAU XIII
COCOTERAIES DENSES
COEFFICIENTS DE CORRÉLATION

	A	B	C	D	E	F
A	1	-0,0237	-0,0539	0,3788	-0,0577	-0,1336
B		1	0,6803	-0,0079	0,1208	0,0499
C			1	-0,0012	0,0591	0,0267
D				1	0,0948	-0,0845
E					1	0,7178
F						1

3.4. UVÉA - COCOTERAIES NON DENSES

Le nombre moyen de palmes par cocotier dans ce type de cocoteraies est de l'ordre de 21,2.

— Le niveau des dégâts pour les 5-6 premières palmes reste relativement élevé : 21% ce qui dépasse légèrement le seuil de nuisibilité (Tabl. XIV).

TABLEAU XIV

UVÉA			COCOTERAIES NON DENSES	
A		m = 5,3609	1	m = 20,910%
	99%	± 0,1036		± 2,469
	95%	± 0,078		± 1,875
B		m = 1,147	2	m = 7,052%
		± 0,137		± 1,385
		± 0,104		± 1,052
C		m = 0,381	3	m = 29,3035%
		± 0,076		± 4,630
		± 0,058		± 3,517
D		m = 15,881	4	m = 57,319%
		± 0,351		± 2,033
		± 0,266		± 1,544
E		m = 8,898	5	m = 25,643%
		± 0,349		± 1,549
		± 0,265		± 1,177
F		m = 3,841	6	m = 41,565%
		± 0,226		± 1,918
		± 0,172		± 1,458
			7	m = 39,530%
				± 5,376
				± 4,160
			8	m = 32,234%
				± 8,845
				± 6,720
			9	m = 70,860%
				± 14,139
				± 10,641

— Le rapport 4, niveau des dégâts sur le reste de la couronne est de l'ordre de 57%.

— L'indice d'évolution du niveau des dégâts (7), calculé est d'environ 39,5, soit une diminution estimée du niveau des dégâts de 60,5%.

— Les rapports 8 et 9 indices d'évolution du pourcentage de palmes sectionnées montrent une réduction hautement significative du nombre de palmes sectionnées par rapport au nombre de palmes attaquées. Le rapport 9 est différent de l'unité de façon hautement significative.

— Le pourcentage des palmes attaquées sur les 8 dernières palmes pour ce type de cocoteraie, est d'environ 88%.

Le nouvel indice d'évolution des dégâts calculé sur cette base serait de 23,7%.

Le pourcentage réel de diminution des dégâts en cocoteraie non dense, serait donc de l'ordre de 76,2%.

L'examen du tableau XV des coefficients de corrélation entre les différentes données, permet de considérer qu'il n'y a pas, dans les limites de nos échantillonnages, de liaison étroite entre les différentes données recueillies.

TABLEAU XV

COCOTERAIES NON DENSES
COEFFICIENTS DE CORRÉLATION

	A	B	C	D	E	F
A	1	0,2236	0,0899	0,0227	0,0326	0,0312
B		1	0,6826	-0,0233	0,1509	0,1256
C			1	-0,0885	0,0102	0,0619
D				1	0,3641	0,0468
E					1	0,70756
F						1

$$\rho(B - C, C) = \frac{0,6826 - 0,8360}{\sqrt{0,8360(0,8360 + 2,6961 - 2 \times 0,6826)}} = \frac{-0,1534}{\sqrt{1,8115}} = \frac{0,1534}{1,3456} = -0,1140$$

$$\rho(E - F, F) = \frac{7,9636 - 7,2830}{\sqrt{7,2830(7,2830 + 17,4054 - 2 \times 7,9636)}} = \frac{0,6806}{7,988} = 0,0852$$

$$\rho(B, A + D) = \frac{0,4550 - 0,1599}{\sqrt{2,6961(1,5346 + 17,5387 + 2 \times 0,1176)}} = \frac{0,2951}{\sqrt{52,0576}} = \frac{0,2951}{7,214} = 0,0409$$

$$\rho(E, A + D) = \frac{0,1686 + 6,3598}{\sqrt{17,4054(1,5346 + 17,5387 + 2 \times 0,1176)}} = \frac{6,5284}{18,33} = 0,2562$$

3.5. UVÉA - TOTAL

Le calcul des résultats exposés dans le tableau XVI provient de l'addition des données recueillies en cocoteraies denses et non denses, pendant notre séjour ainsi que celles récoltées sur la partie ouest de l'île, immédiatement après notre départ.

TABLEAU XVI
UVÉA (Total)

A	99% 95%	m = 5,491 ± 0,063 ± 0,048	1	m = 14,502% ± 1,575 ± 1,196
B		m = 0,800 + 0,087 ± 0,066	2	m = 5,240% ± 0,886 ± 0,673
C		m = 0,287 ± 0,050 ± 0,038	3	m = 31,896% ± 4,117 ± 3,141
D		m = 17,2905 ± 0,269 ± 0,205	4	m = 47,288% ± 1,559 ± 1,184
E		m = 7,738 ± 0,253 ± 0,192	5	m = 20,075% ± 1,073 ± 0,815
F		m = 3,129 ± 0,155 ± 0,117	6	m = 37,337% ± 0,477 ± 0,362
			7	m = 32,879% ± 4,876 ± 3,704
			8	m = 27,427% ± 6,501 ± 4,939
			9	m = 80,658% ± 12,965 ± 9,849

Nous n'avons pas eu, pour ces derniers échantillonnages, les indications de densité et n'avons donc pu les inclure dans l'un ou l'autre type de cocoteraie précédemment étudié.

Le nombre moyen de palmes par cocotier est sensiblement de 22,8.

— Le niveau actuel des dégâts se situe aux alentours du seuil de nuisibilité (14,5% de palmes attaquées).

— Le niveau moyen sur le reste de la couronne est voisin de 47%.

— L'indice d'évolution des dégâts (7), calculé sur ces bases serait de 32,9, ce qui donnerait une diminution des dégâts de l'*Oryctes* sur les palmes, de l'ordre de 67,1%.

— L'échantillonnage sur les 8 dernières palmes du bas de la couronne montre un taux moyen d'attaque d'environ 83%.

— Le nouvel indice d'amélioration (7 bis) calculé sur ces bases serait de 17,4, soit un pourcentage de diminution des dégâts de l'ordre de 82,6%.

— Le tableau XVII des coefficients de corrélation entre les différentes données montre que, comme dans tous les échantillonnages réalisés, il n'y a aucune corrélation étroite entre les différentes données. Rappelons que pour ce tableau, les données ont été recueillies sur 1 821 cocotiers.

TABLEAU XVII
UVÉA (Total)

$$\frac{\frac{\varepsilon t}{n} - M_1 M_2}{\sqrt{\sigma_1^2} \sqrt{\sigma_2^2}}$$

COEFFICIENTS DE CORRÉLATION

	A	B	C	D	E	F
A	1	0,1351	0,0625	0,0500	0,0111	0,0105
B		1	0,7122	-0,1324	0,1908	0,1777
C			1	-0,1398	0,0553	0,1009
D				1	0,0674	-0,1747
E					1	0,7241
F						1

$$\rho(B - C, C) = \frac{0,8417 - 0,6662}{\sqrt{0,6662(0,6662 + 2,0963 - 2 \times 0,8417)}} = \frac{0,1755}{\sqrt{0,7189}} = \frac{0,1755}{0,8479} = 0,2070$$

$$\rho(E - F, F) = \frac{7,7780 - 6,5692}{\sqrt{6,5692(17,5761 + 6,5692 - 2 \times 7,7780)}} = \frac{1,2088}{\sqrt{56,4248}} = \frac{1,2088}{7,511} = 0,1609$$

$$\rho(A + D, B) = -0,0972$$

$$\rho(A + D, E) = 0,0674$$

$$\rho(E + B, A + D) = 0,0341$$

4. DISCUSSION

4.1. LA MÉTHODE ET SES HYPOTHÈSES

4.1.1. La technique d'échantillonnage

Toute notre technique d'échantillonnage est basée sur les données fournies par FREMOND *et al.* (1966) et deux hypothèses principales :

(1) La première peut se résumer en une concordance entre le rythme d'émission des palmes et les variations des attaques.

Cette condition est à fortiori, remplie s'il n'y a pas de variations de ces deux phénomènes au cours de l'année. Dans ce cas, nos hypothèses sont :

- Les populations d'*Oryctes* ne présentent pas de cycle annuel marquant,
- Le rythme d'émission des palmes est constant dans l'année.

(2) Pour un cocotier donné, le dégât de l'*Oryctes* se produit sur les palmes pendant la phase d'élongation rapide.

Nous allons examiner successivement ces différents points.

(a) Il nous est difficile de discuter les durées des différentes phases indiquées par FREMOND *et al.* Nous pouvons seulement dire que le schéma proposé par ces auteurs correspond remarquablement à la structure du cœur du cocotier.

(b) Les populations d'*Oryctes* pouvaient être considérées comme stationnaires avant l'introduction du virus. Cette hypothèse est légitimée par les observations suivantes :

- Fluctuations climatiques très faibles à Wallis,
- Pas de croissance globale des populations (la phase de colonisation générale est terminée).

Cette hypothèse est avancée par HAMMES.

Il s'agit essentiellement de la partie des populations qui occasionne des dommages aux cocotiers : les adultes.

Les résultats obtenus sur le terrain renforcent le bien-fondé de cette hypothèse.

Il semble que les conditions de stabilité climatiques, particulières à cette région du Pacifique, soient responsables de ce phénomène.

(c) Le rythme d'émission des palmes est constant dans l'année. D'après FREMOND *et al.*, cette cadence serait, pour le cocotier, sous la dépendance à la fois de facteurs génétiques et des conditions extérieures. Parmi ces dernières, ces auteurs accordent une importance particulière, outre la nutrition générale de l'arbre, à la climatologie et plus spécialement à la température.

Les conditions thermiques de Wallis, rapportées par HAMMES, sont remarquablement stables, en raison de sa position géographique et de son insularité. Rappelons que les écarts entre les moyennes de température d'une saison à l'autre ne dépassent pas 2°. L'amplitude diurne-nocturne est de l'ordre de 3 à 5°, avec un maximum de 12°. Enfin, les maxima et minima des mois les plus chauds (janvier à avril)

sont de 31° et 26°, ceux des mois les plus froids (juillet-août) de 24-28°. Ces conditions particulières nous permettent d'envisager cette hypothèse d'un rythme constant dans l'émission des palmes avec une bonne vraisemblance. Toutefois, si une modification saisonnière dans le rythme d'émission intervenait à Wallis, son effet se traduirait par une erreur sur le numéro d'ordre de la palme correspondante à la date d'introduction du virus et uniquement pour les numéros très différents d'un multiple du nombre de palmes émises en une année. Dans notre échantillonnage, il s'agissait de 15 mois comprenant une année complète et 3 mois de saisons intermédiaires. L'erreur ainsi commise dans cette appréciation du numéro de palme ne doit pas, à notre avis, excéder les précautions des conditions de l'estimation faites par ailleurs. De plus, son seul effet serait de nous faire inclure, pour certains cocotiers, dans nos estimations du niveau des dégâts, des palmes litigieuses. Toutefois nous ne disposons que de données très fragmentaires sur l'ensoleillement. Il est possible que ce facteur ait une influence sur le rythme d'émission, notamment pendant la saison chaude et pluvieuse. Dans le cas où ce facteur agirait en sens inverse du précédent, il n'aurait aucun effet sur la validité du calcul motivant le choix des 5 premières palmes ; par contre, son effet se ferait sentir sur le choix du nombre des dernières palmes et entraînerait une erreur par défaut de l'estimation. Ceci nous donnerait, pour le pourcentage de palmes attaquées, un résultat par excès, et pour les indices 7, 8 et 9, des chiffres également par excès, donc un pourcentage de diminution des dégâts par défaut.

Afin de vérifier ces hypothèses, une expérimentation est actuellement en cours à Wallis.

(d) Le dégât causé par l'*Oryctes* se produit sur les palmes, lors de leur phase d'élongation rapide. Rappelons que la phase précédente dure environ 24 mois, pour aboutir à une ébauche mesurant une dizaine de centimètres. La partie extrême de la feuille est donc située, à ce moment là, à une dizaine de centimètres, au plus, du point végétatif.

L'extrême rareté du type de dégât comportant une lésion du point végétatif, si elle ne nous autorise pas à éliminer l'éventualité d'une attaque à ce niveau, nous permet de supposer que ce cas est assez peu fréquent. Il n'est d'ailleurs pas certain que les lésions du point végétatif dont les effets ont été observés, soient directement imputables à l'action mécanique de l'adulte d'*Oryctes*. L'intervention d'un germe phytopathogène secondaire peut être invoqué.

De plus, nous n'avons pas observé, sur les stipes de cocotiers, les traces de trous correspondant à des attaques au-dessous du point végétatif. Certaines espèces malgaches d'*Oryctes* paraissent avoir un comportement d'attaque différent, celle-ci ayant lieu semble-t-il assez souvent sous le point végétatif, contrairement à l'*Oryctes rhinoceros* à Wallis. L'erreur, dans nos résultats, entraînée par la non validité de l'hypothèse discutée, serait du même type que pour l'hypothèse précédente. Elle se traduirait par une

estimation par défaut de l'effet bénéfique de l'introduction du virus sur le niveau des dégâts.

En conclusion, nous avons cru pouvoir considérer que la méthode d'échantillonnage choisie nous donnerait des résultats valables de l'estimation de l'influence du virus ; avec le seul risque d'une valeur par défaut.

4.1.2. *Le mode de calcul des moyennes des rapports*

Le mode de calcul choisi consiste en l'addition de chacune des valeurs des rapports des nombres étudiés, cocotier par cocotier. Cette méthode a été préférée car elle permet le calcul des intervalles de confiance pour chacune des moyennes.

Toutefois, son inconvénient est d'éliminer les cocotiers pour lesquels certains rapports sont infinis ou non définis. En pratique, ceci s'applique essentiellement aux rapports (3) du nombre de palmes sectionnées et de palmes présentant des attaques pour les cocotiers dont les palmes du haut ne présentent pas de dégâts. Les rapports 6 sont identiques à (3) pour le reste de la couronne l'indice d'amélioration du niveau des dégâts, 8 et 9 indices d'évolution du pourcentage de palmes sectionnées sont également éliminés pour certains arbres.

Il s'agit pour les rapports 6 et 7 des cocotiers ne montrant pas d'attaque dans le reste de la couronne, pour le rapport 8 des arbres n'ayant aucune palme sectionnée dans le reste de la couronne, pour le rapport 9, de ceux qui, soit ne présentent pas d'attaque en haut, soit n'ont pas de palmes sectionnées sur le reste de l'arbre. Le nombre de cocotiers rejetés est plus ou moins important suivant les rapports. Pour le rapport 9, 1300 cocotiers n'entrent pas dans le calcul pour l'ensemble d'Uvéa. Pour les rapports 6 et 7, 33 cocotiers sont éliminés. Nous aurions pu considérer la palme et non le cocotier en entier pour l'estimation des dégâts. Cette méthode n'élimine aucun arbre : les résultats obtenus, parfois assez différents des précédents, le sont par simple calcul des rapports des sommes des données (ou des moyennes), A, B, C, D, E, F. Ils sont exposés dans le tableau XVIII.

TABLEAU XVIII
CALCUL DES RAPPORTS 1 A 9
EN PRENANT LA PALME COMME UNITÉ

	Faïoa (témoin)	Ilots du Nord (Infection récente)	Uvéa cocoteraie dense	Uvéa cocoteraie non dense	Uvéa total
1	25,6	17,1	5,7	21,4	14,6
2	9,4	6,6	1,5	7,3	5,2
3	36,7	38,5	2,7	33,2	36,0
4	27,8	48,9	26,9	56,0	44,8
5	7,1	14,9	8	24,2	18,1
6	25,5	30,5	29,7	43,1	40,4
7	100,5	34,9	21,2	38,2	32,6
8	132,5	44	19,2	30,2	29,0
9	144	126,1	90,5	77,1	88,9

Etant donné le taux élevé des dégâts sur les 8 dernières palmes, les résultats concernant la différence dans les niveaux des dégâts restent inchangés et par là sur l'influence du virus sur les *Oryctes*.

4.1.3. *Le calcul des intervalles de confiance des moyennes*

Le mode de calcul des intervalles de confiance des moyennes des valeurs fait intervenir l'hypothèse de la normalité de chaque distribution de données.

Si, en ce qui concerne le nombre total de palmes, cette hypothèse peut être admise, il n'en est pas de même pour les populations de données portant sur les dégâts. Nos observations sur le terrain lors des échantillonnages semblent montrer que la distribution des dégâts serait plus probablement du type à agrégats.

Les comptages sur Faïoa côté sous le vent, ont été conduits de façon à pouvoir obtenir une première approximation du type de distribution en prélevant des sous-échantillons.

L'étude sur des sous-échantillons de 20 cocotiers, de la liaison moyenne-variance sur les dégâts, montre que l'on pourrait admettre une relation de la forme $\sigma^2 = 3 m^{0,95}$ (Tabl. XIX et fig. 7). Par conséquent, les intervalles de confiance ne sont donnés à ce niveau, qu'à titre purement indicatif.

TABLEAU XIX
ÉTUDE DES MOYENNES ET VARIANCES
DE SOUS-ÉCHANTILLONS

Faïoa sous le vent
Attaques

No pages	Haut		Bas		Total		
	M	m	m	m	m	m	
1	20	0,70	2,32	2,40	4,79	3,10	7,58
2	20	0,65	2,03	2,60	4,89	3,25	8,00
3	20	1,00	2,53	4,75	11,47	5,90	19,47
4	20	2,25	5,26	7,75	11,57	9,95	20,05
5	20	1,90	3,578	7,90	13,473	9,95	16,789
6	20	0,75	2,84	4,35	18,131	5,10	30,21
7	20	1,10	2,73	3,95	12,26	5,05	19,63
8	20	1,55	5,21	4,00	9,68	5,55	12,68
9	20	1,05	3,10	3,60	13,00	4,65	18,24
10	13	1,384	2,75	4,846	15,00	4,23	18,58

$$\log \sigma^2 = \frac{95}{100} \log m + 2,05 \quad 0,95 + \quad = 3$$

$$\log \sigma^2 = \log m \frac{95}{100} \times \log \alpha \quad 2,05 = \log \alpha$$

$$\sigma^2 = \alpha m \frac{95}{100} \quad \left\{ \begin{array}{l} m = 1 \\ \sigma^2 = 3 \end{array} \right.$$

$$\sigma^2 = 3 m \frac{95}{100}$$

La validité de l'hypothèse de normalité étant encore plus contestable sur les rapports entre les différentes données et sur les indices, il en est de même en ce qui concerne les intervalles de confiance de tous ces résultats.

Toutefois, le pourcentage du nombre de rapport compris entre chaque moyenne et cette valeur \pm deux écarts-types est très voisin et parfois supérieur à 95%, ce qui justifie l'hypothèse.

4.2. RÉSULTATS

4.2.1. Témoin

Sur l'îlot de Faioa, 400 cocotiers seulement ont été échantillonnés. Etant donné la taille de l'îlot et le temps imparti, c'était à peu près le maximum de ce que nous pouvions réaliser.

La comparaison du niveau des dégâts entre les 5 premières palmes et le reste de la couronne montrent que ces valeurs (1 et 4) ne sont pas significativement différentes ($P = 0,05$).

Les nombres moyens de palmes étant identiques des deux côtés, 23,3, les cocotiers ont sensiblement la même cadence d'émission de nouvelles palmes. Le niveau des dégâts étant le même sur le haut de la couronne pour les deux cocoteraies, on peut penser que les adultes ont eu une répartition homogène pour l'ensemble de la période d'émission des 5-6 premières palmes. Il en est de même pour le reste de la couronne. Ceci renforce l'hypothèse des populations stationnaires, sans en être une preuve décisive.

Nous avons vu que le facteur vent peut être considéré comme sans effet sur les estimations que nous avons calculées des deux types de dégâts. Les pourcentages de palmes sectionnées au vent sur le haut et le reste de la couronne, sont respectivement de 33 et 22%. Ils ne sont pas significativement différents.

Si une influence du vent se faisait sentir à la longue, en sectionnant des palmes déjà attaquées, on devrait avoir un pourcentage de palmes sectionnées supérieur sur le reste de la couronne, à celui obtenu sur le haut et ceci d'autant plus que notre échantillonnage a été réalisé juste avant la période des vents alizés du sud-est, très violents. En prenant 5-6 palmes en haut, nous pouvions être assurés que depuis leur déploiement, la majorité de ces palmes n'avaient pas subi l'influence des vents précités.

Si l'action du vent se manifeste très rapidement et à dose faible, deux éventualités sont à considérer : — L'effet du vent est extrêmement rapide : dans ces conditions, nous ne verrons apparaître aucune différence par notre méthode d'échantillonnage, entre le haut et le reste de la couronne, quelle que soit l'exposition. Le vent n'influera donc pas sur la méthode si ce n'est pour augmenter artificiellement les rapports 3 et 6, mais de façon homogène. L'action se traduirait par la rupture de palmes dont une certaine surface de section du rachis aurait été endommagée. On peut estimer que le nombre de ces palmes est proportionnel au nombre de palmes présentant des attaques et que par conséquent, la valeur du rapport 9 (3) (indice d'évolution d'un type de dégâts par rapport à l'autre) reste inchangée par l'effet de ce facteur.

— L'effet du vent est aussi rapide mais nécessite une certaine force. Dans ce cas une différence devrait apparaître au niveau des 5 premières palmes entre la côte au vent et la côte sous le vent. Or les nombres obtenus ne sont pas significativement différents et sont proches l'un de l'autre. Cette différence devrait s'atténuer ou disparaître sur le reste de la couronne. En fait, dans nos échantillonnages, la différence s'inverse ce qui est aberrant et montre que les variations de la moyenne dues à l'hétérogénéité sont supérieures à celles entraînées par l'hypothèse, ce que nous saurions par le calcul des intervalles de confiance.

S'il y avait vraiment une différence dans ce domaine, cela nous conduirait à éliminer de nos échantillonnages les cocoteraies de plage. Celles-ci sont au nombre de deux principalement (Matalaa pour partie et Mata Utu). Or, ces deux cocoteraies n'ont pas des valeurs du rapport 9 particulièrement aberrantes.

Nous pouvons donc considérer que le facteur vent n'est pas susceptible d'influer sur l'évolution d'un type de dégât par rapport à l'autre.

4.2.2. Les îlots

Rappelons que dans ce groupe d'îlots, il semble que le virus ait été introduit volontairement par les Wallisiens. Ceci montre que la population wallisienne considère que l'opération virus est un succès, et souligne l'intérêt porté par les habitants à l'état sanitaire de leurs cocoteraies.

Le taux de dégât dans les 6 premières palmes, appréciable lors de notre passage, doit être considéré comme évalué par défaut. En effet, en 7 à 8 mois, il y a, pour certains cocotiers, des palmes dont la phase de croissance rapide s'est produite avant l'introduction du virus et son action possible sur les populations d'adultes d'*Oryctes*. Les variations extrêmes du nombre de palmes par cocotiers sont de 14 à 32. Pour le cocotier à 14 palmes, 8 mois correspondent à l'émission de 3 à 4 palmes nouvelles. Il est donc probable qu'une nouvelle estimation des dégâts réalisée fin 1972, donnerait un niveau moyen beaucoup plus faible et donc un pourcentage de diminution des dégâts plus important que celui précédemment calculé.

Un résultat relativement surprenant est enregistré au niveau du rapport 9 pour les îlots : la valeur trouvée est supérieure à l'unité, bien qu'elle n'en soit pas significativement différente. La petite taille des îlots ne nous a pas permis d'échantillonner plus de 254 cocotiers au total. En réalité, avec les cas de non définition pour certains rapports, l'échantillonnage comprend 66 cocotiers pour le calcul de cet indice. Il faut voir dans ce nombre réduit, la cause principale de ce résultat, jointe au fait, déjà signalé précédemment que l'échantillonnage sur les 6 premières palmes n'appréhendait pas que des palmes déployées depuis l'introduction du virus.

4.2.3. *Uvéa - Cocoteraies denses*

Dans cette catégorie, 476 cocotiers ont été échantillonnés. Nous avons vu que c'est dans ce type de

cocoteraie que les résultats es plus spectaculaires ont été rencontrés.

Plusieurs explications peuvent être avancées :

— Dans les cocoteraies appréhendées à l'échantillonnage, le rythme moyen d'émission des palmes paraît plus élevé qu'ailleurs. L'évaluation du niveau des dégâts sur les palmes du haut est donc plus représentative du niveau actuel, mais entraîne par contre une erreur d'estimation plus importante sur le reste de la couronne.

— Nous avons déjà dit que dans ces cocoteraies, le nombre de gîtes larvaires est limité. Il est concevable d'estimer qu'une fraction importante des dégâts constatés provient d'adultes venant d'autres types de cocoteraies, par des vols à moyenne et longue distance.

Nous savons d'après BEDFORD CUMBER que ces déplacements existent chez l'*Oryctes*. Si nous admettons que, pour l'*Oryctes* comme pour d'autres insectes, la proportion de migrants, à moyenne et longue distance, dépend du niveau des populations d'adultes dans la zone de départ, le premier effet d'un agent antagoniste sera de réduire considérablement ces transferts.

— Un autre facteur ayant pu intervenir est l'importance du rapport du nombre d'arbres disponibles au nombre d'adultes. Ce facteur pourrait influencer sur le nombre de palmes présentant plusieurs attaques. Dans nos échantillonnages nous n'avons pu tenir compte de ce phénomène de chevauchement de dégâts sur lequel nous reviendrons ultérieurement. Le taux plus faible des dégâts constaté sur les 8 dernières palmes (avant l'introduction du virus) peut permettre de penser qu'il y avait dans ce type de cocoteraie, une sous-estimation des dégâts réels moindre que dans les cocoteraies non denses. Ceci peut expliquer, dans une certaine mesure, le meilleur pourcentage obtenu de diminution des dégâts.

Pour ce type de cocoteraie, la différence du niveau des attaques entre les 8 dernières palmes (64%) et l'ensemble du reste de la couronne (27%), illustre l'importance de l'hétérogénéité du nombre total de palmes par cocotier.

Dans l'estimation du niveau des dégâts on peut parfaitement concevoir que des estimations d'évolution des dégâts faites en comparant les demi-couronnes inférieures et supérieures ne donnent pas de résultats probants.

4.2.4 *Uvéa - Cocoteraies non denses*

Ce type de cocoteraie est le plus répandu à Wallis. L'échantillonnage a porté sur 953 cocotiers.

La valeur du rapport est 9 (indice d'évolution d'un type de dégâts par rapport à l'autre) est différente de l'unité de façon hautement significative. Plusieurs hypothèses peuvent être émises concernant cette baisse constatée d'un type de dégât par rapport à l'autre.

Des résultats récents d'études au microscope électronique ont mis en évidence une action directe du virus sur les adultes. L'attaque de l'intestin moyen

de ceux-ci permet d'envisager une modification du comportement de prise de nourriture, entraînant une réduction du nombre de palmes sectionnées. Cette proposition se trouverait renforcée si des études épidémiologiques faisaient apparaître un fort pourcentage de morbidité dans la population adulte.

Dans le cadre de cette hypothèse la liaison entre les dégâts et la population d'adultes serait perturbée par l'introduction du virus. Bien que ces nombres ne soient pas significativement différents, ceci expliquerait la légère différence observée entre les rapports 9 pour les cocoteraies denses et non denses, si l'on admet que les transferts d'adultes soient perturbés par la maladie.

Une autre explication peut être trouvée dans les faits suivants : si l'on admet que la probabilité pour une palme d'être sectionnée ou non à la suite d'une attaque d'*Oryctes* est constante, du fait des chevauchements des dégâts sur les palmes provoquée par des attaques rapprochées dans le temps, cette probabilité sera d'autant plus grande que le niveau des dégâts sera plus important. Comme nos échantillonnages n'ont pas tenu compte de ce facteur, on doit, dans le cadre de cette hypothèse, trouver une diminution du pourcentage de palmes sectionnées par rapport aux palmes présentant des attaques, après l'introduction du virus, et donc un rapport 9 inférieur à l'unité. Cette explication repose sur l'hypothèse implicite d'une dispersion des dégâts pratiquement au hasard. Il semble que ce ne soit pas le cas et que la densité des attaques soit fonction de la distance au gîte larvaire, dans les conditions écologiques de Wallis. Le maximum de chevauchement dans les dégâts sera rencontré près des gîtes. Il n'est donc pas certain qu'une réduction du niveau général des populations se traduise obligatoirement par une réduction sensible des chevauchements des dégâts dus à des attaques rapprochées dans le temps.

4.2.5. *Uvéa - Total*

Dans le but d'obtenir une estimation globale de l'effet du virus au niveau de Wallis, nous avons regroupé arbitrairement, les deux types de cocoteraies denses et non denses, alors que pour de nombreux résultats, les moyennes sont différentes de façon hautement significative.

Il convient de remarquer que, ce faisant, nous avons regroupé des données concernant des unités (cocotiers) indépendantes, obtenant ainsi des nouvelles populations de données que nous avons étudiées, en faisant une hypothèse de normalité que nous savons erronée. Les intervalles de confiance sont données à titre purement indicatif.

4.2.6. *Les coefficients de corrélation*

Aucune liaison étroite entre les données n'a pu être mise en évidence par le calcul des coefficients de corrélation, en particulier entre le nombre de palmes coupées et le nombre de palmes présentant des attaques simples. Ces résultats surprenants peuvent être interprétés de plusieurs façons dont la plus simple serait de considérer qu'il n'y a que des liens



Photo 1



Photo 2

Photos 1 et 2. Dégâts d'*Oryctes* lorsque la palme est déployée.

Photo 3. Forme de dégâts d'*Oryctes* assez fréquente à Madagascar.



Photo 3

très faibles entre les modalités d'attaque provoquant la section complète de la palme et les causes d'attaque sans section.

On peut aussi penser que ces résultats sont un artéfact de calcul lié aux hypothèses faites pour le type de calculs. Toutefois un test de X^2 fait entre les fréquences des arbres donne un $X^2 = 2,66$, soit une probabilité supérieure à 0,10 pour qu'il existe une liaison entre les attaques simples et les sections du rachis de la palme. Les résultats trouvés par le calcul des coefficients de corrélation ne paraissent donc pas imputable uniquement à un artéfact de calcul, mais doivent avoir une explication qu'il faut peut-être rechercher dans le comportement d'attaque de l'*Oryctes*.

L'apparence de validité du calcul des coefficients de corrélation dans ce cas nous pousserait à généraliser et à attribuer une certaine valeur aux autres résultats obtenus par la même méthode. Il s'agit essentiellement des études portant sur les liaisons entre le nombre total de palmes et les dégâts de l'*Oryctes*.

Le premier résultat rencontré pourrait s'interpréter comme une absence totale d'effet des attaques de l'*Oryctes* sur le rythme d'émission des palmes. Ce résultat est assez surprenant et montre que la maturation des noix est le point le plus sensible aux attaques de l'*Oryctes*. Ceci montrerait en outre que dans le cadre d'une étude génétique tendant à atténuer l'effet sur la production de ce déprédateur, l'effet des facteurs rythme d'émission des palmes pourrait être intéressant à envisager.

Le deuxième résultat, de nature éthologique, concerne l'absence de liaison entre les attaques en haut de la couronne et le nombre total de palmes, c'est-à-dire le volume de celle-ci. Ceci peut s'interpréter comme une absence de motivation du choix du cocotier chez l'*Oryctes*, par son volume. Ceci peut paraître en contradiction avec l'effet de silhouette décrit par de nombreux auteurs (CUMBER, KINSLEY, HAMMES...). Il faut remarquer cependant que cet effet de silhouette ne pourrait être appréhendé par l'échantillonnage puisque des facteurs comme la taille de l'arbre et sa distance avec les arbres voisins n'ont pu être mesurées. On peut donc transposer le résultat précédent à une mesure d'effet. Nous avons seulement ici l'étude d'une corrélation entre le dégât et les données phénologiques du cocotier qui, nous le savons d'après FREMOND, sont en liaison avec des problèmes de biotopes et des questions génétiques.

4.3. EN RÉSUMÉ

(1) Nous avons vu au cours de la discussion que, pour diverses raisons, les estimations du niveau des dégâts avant l'introduction du virus peuvent être des estimations par défaut. Il en est de même en ce qui concerne les chiffres obtenus sur les 8 dernières palmes surtout si l'on tient compte des possibilités de chevauchement des signes d'attaques apparents sur les palmes. En effet, s'il nous est difficile d'admettre une relation linéaire entre les chevauchements de

dégâts et la population d'*Oryctes* du fait du mode de répartition des attaques, il semble que l'on puisse admettre que le pourcentage de palmes attaquées présentant des dégâts successifs, soit une fonction croissante du nombre total d'adultes.

Par conséquence, plus le niveau des populations et donc des attaques sera élevé, plus l'estimation des populations par l'intermédiaire du niveau des dégâts sera comptée par défaut et ce d'autant plus que l'estimation des attaques par les dégâts est faite par défaut. La surface foliaire enlevée par une série d'attaques successives, étant évidemment supérieure à celle enlevée par une seule attaque.

L'ensemble des résultats obtenus est donc une estimation par défaut de l'action de *Rhabdionvirus oryctes*.

(2) Il ressort de la discussion que *Rhabdionvirus oryctes* a eu un effet très bénéfique au niveau des dégâts. HAMMES a montré que l'influence du virus sur les populations larvaires était très importante. Les résultats, sont tout à fait compatibles avec ce que nous avons observé directement, compte tenu des hypothèses émises concernant l'action directe du virus sur les adultes.

Il ressort des études sur les échantillonnages qu'il est pratiquement impossible, du point de vue *Oryctes*, de définir un cocotier moyen par la technique que nous avons utilisée et que toute appréciation du niveau des dégâts pour présenter une validité certaine doit porter sur un très grand nombre d'arbres. Les causes en sont l'importante hétérogénéité du nombre de palmes par cocotier et la forme de distribution des dégâts.

Le problème des coefficients de corrélation faibles entre les différentes données demande encore des études complémentaires.

5. CONCLUSION

L'introduction à Wallis, de *Rhabdionvirus oryctes* a provoqué une amélioration très importante au niveau des dégâts causés par *Oryctes rhinoceros*. Cette amélioration de l'état sanitaire est telle, pour certains types de cocoteraies, que cet insecte n'y posait plus de problèmes d'un point de vue économique, lors de notre passage. Il s'agit de cocoteraies denses.

L'étude poursuivie a fait apparaître un certain nombre d'hypothèses, partiellement vérifiées depuis, dont la plus importante, pour comprendre l'effet de l'introduction du virus sur les dégâts d'*Oryctes*, nous paraît être celle concernant l'action directe du germe sur le comportement de l'adulte. Elle a des implications au niveau de la dispersion du virus en milieu naturel. ZELAZNY a montré que la transmission du germe d'un gîte à un autre, par souillure externe de l'adulte ne pouvait s'effectuer que très difficilement. Par conséquent, une explication rationnelle de la vitesse de diffusion (HAMMES) et du maintien du virus pourrait être trouvée dans la maladie intes-

tinale à évolution lente de l'adulte, déjà suspectée lors de la mission à Wallis et maintenant prouvée. Les études en microscopie électronique ayant montré la présence de virus dans les voies génitales de la femelle (MONSARRAT *et al.*, 1973), une transmission du virus par la ponte n'est pas à rejeter. La transmission du germe dans de nouveaux gîtes larvaires peut se faire par cette voie ou par celle d'adultes contaminants venant visiter le gîte après la première colonisation, mais le problème de la localisation de la contamination reste cependant posé. ZELAZNY pense que celle-ci devrait se situer au niveau des couronnes. Ceci impliquerait, compte tenu de la faible rémanence du virus, qu'une attaque visible par les dégâts pourrait être le fait de plusieurs adultes et qu'il y aurait attirance de ces derniers par les cocotiers en cours d'attaque. D'après ce que nous savons déjà et les observations de CUMBER¹, cette hypothèse de travail nous paraît plausible.

Il n'en reste pas moins que le problème du passage du virus de la larve à l'adulte, n'est pas résolu, ZELAZNY n'ayant pas réussi à montrer de transmission, tant par l'élevage de larves malades jusqu'au stade adulte que par contamination de ceux-ci dans un milieu contenant des larves mortes de la maladie.

L'étude ci-dessus a mis en évidence l'importance du facteur densité de la cocoteraie dans l'action du virus.

La régénération de la cocoteraie wallisienne et sa transformation globale en cocoteraie dense apparaît a priori, comme la solution agronomique complémentaire à préconiser. Il importe toutefois de ne pas perdre de vue que, si nos hypothèses se vérifient, la différence de l'amélioration entre les deux types de cocoteraies est un phénomène en partie artificiel : les cocoteraies non denses restent le réservoir à *Oryctes* mais aussi le réservoir à virus. Sachant que la perte de virulence de l'agent pathogène est relativement rapide, il pourrait être dangereux de trop diminuer le nombre de gîtes larvaires. On assisterait alors à la création d'un nouvel équilibre entre les populations de virus et celle d'*Oryctes* dont rien ne permet de prévoir qu'il serait plus favorable que l'actuel.

Le risque de foyers d'explosion de l'*Oryctes* par suite de non contrôle par le virus augmente avec la chute des populations larvaires. A la limite, étant donné la faible rémanence de l'action du virus on peut envisager la disparition de celui-ci. Il importe donc de rester prudent et de proscrire toute opération de destruction des gîtes larvaires dans les cocoteraies.

¹ Au cours d'opérations de récoltes d'adultes dans les couronnes, cet auteur, sur 176 cocotiers, a récolté 102 *Oryctes*, répartis ainsi :

52 seuls sur un arbre,
26 groupes 2 par 2,
9 groupes 3 par 3,
1 groupe de 4, 1 de 5 et 1 de 6 adultes.

La régénération nécessaire de la cocoteraie wallisienne doit donc à notre avis, être conduite de façon prudente en évitant la formation de lots homogènes trop importants.

Manuscrit reçu au SCD, le 28 septembre 1973.

BIBLIOGRAPHIE

- BEDFORD (G. O.) - 1968 - Observations of the ecology of *Oryctes* (Coleoptera : Scarabaeidae, Dynastinae), in Madagascar. *Bul. Ent. Res.*, 58, Part. I : 83-105.
- COCHEREAU (P.) - 1967 - Le cocotier, sa morphologie, sa physiologie et l'évaluation du moment et du nombre des attaques d'*Oryctes*. Rapport ORSTOM Centre de Nouméa, 8 p.
- CUMBER (R. A.) - 1957 - Etudes écologiques du *Rhinoceros* du cocotier, *Oryctes rhinoceros* (L.), aux Samoa occidentales. Commission Pacifique Sud, Doc., n° 107, 76 p.
- FREMOND (Y.), ZILLER (R.), NUCE DE LAMOTHE (M.) - 1966 - Le Cocotier. Ed. Maisonneuve et Larose ; Techn. Agr. et Prod. trop., 267 p.
- HAMMES (C.) - 1967 - Introduction à l'étude du problème *Oryctes rhinoceros* (L.) à l'île Wallis. Rapport ORSTOM, Centre de Nouméa, 27 p.
- HAMMES (C.) - 1971 - Multiplication et introduction d'un virus d'*Oryctes rhinoceros* à l'île Wallis. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 273, D : 1048-1050.
- HINCKLEY (A. D.) - 1966 - Damage by the rhinoceros beetle *Oryctes rhinoceros* (L.) to Pacific Island Palms. *South Pacific Com. Mul.*, 16 (4) : 51-52.
- HUGER (A. D.) - 1965 - Ein neuer Typ von Insektiviren aus malaischen Populationen von *Oryctes rhinoceros* (L.) (Col. Scarabaeidae). *Die Naturwiss.*, 52 (19), p. 542.
- HUGER (A. D.) - 1966 - A virus disease of the Indian rhinoceros beetle, *Oryctes rhinoceros* (L.), caused by a new type of insect virus, *Rhabdionvirus oryctes*, gen., n., sp. n. *J. Invert. Path.*, 8 : 38-51.
- MARSCHALL (K. J.) - 1963 - The histology of normal and diseased tissues in Rhinoceros beetles (*Oryctes* spp.). *J. Insect. Path.* 5 (1) : 39-56.
- MONSARRAT (P.), MEYNADIER (G.) et VAGO (C.) - 1973 - Recherches cytopathologiques sur une maladie virale du Coléoptères *Oryctes rhinoceros* L. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 13, D : 2077-2080.
- MONSARRAT (P.), VEYRUNES (J. C.), MEYNADIER (G.), CROIZIER (G.), VAGO (C.) membre de l'Académie - 1973 - Purification et étude structurale du virus du Coléoptère *Oryctes rhinoceros*. Séance du 3 septembre 1973 (*sous presse*).
- QUIOT (J. M.), MONSARRAT (P.), MEYNADIER (G.), CROIZIER (G.), VAGO (C.) - 1973 - Infection des cultures cellulaires du Coléoptères *Oryctes rhinoceros* par le « virus *Oryctes* ». *C. R. Acad. Sci.*, Paris, t. 276, D : 3229-3231.
- ZELAZNY (B.) - 1972 - Studies on *Rhabdionvirus oryctes*. I. Effect on larvae of *Oryctes rhinoceros* and Inactivation of the virus. *J. Inv. Path.*, 20, 3 : 235-241.