

# LES POPULATIONS NATURELLES D'INSECTES: EXISTENCE DE STRUCTURES SPATIALES ET TEMPORELLES, LEUR ROLE DANS LA BIOLOGIE DES POPULATIONS

Jean Thioulouse, D Debouzie

## ▶ To cite this version:

Jean Thioulouse, D Debouzie. LES POPULATIONS NATURELLES D'INSECTES: EXISTENCE DE STRUCTURES SPATIALES ET TEMPORELLES, LEUR ROLE DANS LA BIOLOGIE DES POPULATIONS. Coll. Nat. CNRS "Biologie des Populations", Sep 1986, Lyon, France. pp.90-97. hal-03602836

HAL Id: hal-03602836

https://hal.science/hal-03602836

Submitted on 24 Mar 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## LES POPULATIONS NATURELLES D'INSECTES: EXISTENCE DE STRUCTURES SPATIALES ET TEMPORELLES, LEUR ROLE DANS LA BIOLOGIE DES POPULATIONS

#### D. DEBOUZIE et J. THIOULOUSE

#### Résumé

Une synthèse bibliographique complétée par des résultats originaux acquis chez le balanin de la châtaigne et les insectes ravageurs du colza, montre l'existence d'échelles de structuration emboîtées les unes dans les autres.

A échelle très fine (plante, fruit), les contagions observées résultent le plus souvent du comportement de ponte ou d'accouplement. A l'échelle de la station, les variations expriment la finesse des relations hôtes végétaux/insectes mais font aussi intervenir l'histoire de la population, en particulier sa répartition aux générations précédentes. L'échelle du biotope ou du secteur rend compte de l'existence de zones à forte ou faible concentration d'insectes. Enfin, les espèces migratrices (pucerons, papillons, etc.) pourraient être aussi structurées à l'échelle d'un continent. Jusqu'à présent, seules quelques populations naturelles d'insectes ont pu être définies, à l'échelle des stations (papillon, balanin de la châtaigne, insectes du colza).

Le rôle de la compétition, du climat, des prédateurs ou des parasites, des ressources nutritives, dans la dynamique et la génétique des populations, sera différent selon l'échelle de structuration envisagée.

Les structures temporelles, en interaction permanente avec la répartition spatiale des individus, peuvent être induites, à l'échelle des stations, par des microvariations de l'environnement qui sont à l'origine de débuts d'isolement des populations. Les rôles de la diapause en biologie des populations sont examinés: brassage des adultes dans les sites de diapause, variations intra-populationnelles dans l'existence d'une diapause et dans sa durée (d'une à plusieurs

L'existence d'extinctions locales et de recolonisations fréquentes, le chevauchement possible de plusieurs générations et d'autres difficultés spécifiques des insectes, dont une liste est donnée, expliquent que la notion de population soit peu développée chez les insectes. De nombreux travaux seraient nécessaires pour préciser le rôle des structures emboîtées et celui de la diapause, pour estimer la dispersion réalisée des membres d'une population, lors d'études longitudinales de longue durée.

Les populations, ensembles d'individus de la même espèce pouvant vivre en commun à un moment de leur cycle de développement et interagir sur les mécanismes de leur reproduction (Legay et Debouzie, 1985), existent-elles chez les insectes ? Notre but dans cet article est d'apporter une réponse à cette question en tentant une synthèse bibliographique des travaux montrant comment les individus d'une espèce se répartissent dans leur habitat, comment ils sont organisés au sein d'entités que nous appelerons populations et comment cette organisation varie au cours du développement des insectes.

Nous nous intéresserons uniquement aux populations vivant dans la nature et formées d'insectes non sociaux pour lesquels, dans l'état actuel de nos connaissances, les structures spatiales et temporelles apparaissent les plus importantes. Dans la revue forcément incomplète qui est présentée, ont été éliminés tous les travaux dans lesquels la stratégie d'échantillonnage n'est pas adaptée à une recherche de type populationnel: ainsi, des échantillons prélevés au hasard de-ci de-là n'apportent que peu de renseignements sur l'organisation et le fonctionnement d'une population.

Le présent texte est organis aux insectes, les principales s temporelles caractéristiques de de recherche en biologie des po

#### Diffic

La biologie des populations accuse un certain retard qui per une conception fixiste et typolo populations d'insectes n'existe grandes entités recouvrant un comme le papillon monarque o (les records de dispersion sont exemple les mouches des fruit n'est pas justifiée pour la major. Nous avons recensé plusieurs g

- la petite taille des insectes et l suivis individuels difficiles, vo

- il n'est pas facile de tirer des é car la plupart des techniques d - les effectifs des adultes peuv selon les années; la prévisibil

dans la majorité des cas; - par leur finesse et leur variab spécifiques ou non, posent p individuelle;

- les développements des in: pré-imaginaux et les adultes besoins différents voire oppos différentes;

- chez de nombreuses espèces ( un même lieu;

enfin, la dynamique des popul d'insectes ravageurs des cultu alors plus ou moins artificielle comme les paysages modifiés

nouveaux habitats.

La plupart des biologistes de choisissant, lorsque cela était pe exemple l'étude d'un insecte à g végétaux, se développant dans sur un ensemble de situations pa Euphydryas editha, qu'il n'exista qu'il était vain de chercher act certaines conclusions à d'autres

### Princ

Les structures spatiales ne régulières ou contagieuses; cette sur la nature des mécanismes so chez les insectes, 95% des dis plutôt à savoir et à comprendre c

## SECTES: EXISTENCE TEMPORELLES, ES POPULATIONS

**JUSE** 

jinaux acquis chez le balanin de la stence d'échelles de structuration

es résultent le plus souvent du station, les variations expriment la ntervenir l'histoire de la population, 'échelle du biotope ou du secteur ncentration d'insectes. Enfin, les e aussi structurées à l'échelle d'un naturelles d'insectes ont pu être ne, insectes du colza).

arasites, des ressources nutritives, rent selon l'échelle de structuration

a répartition spatiale des individus, ovariations de l'environnement qui les de la diapause en biologie des es sites de diapause, variations dans sa durée (d'une à plusieurs

entes, le chevauchement possible des insectes, dont une liste est léveloppée chez les insectes. De es structures emboîtées et celui de es d'une population, lors d'études

pèce pouvant vivre en commun à gir sur les mécanismes de leur nez les insectes ? Notre but dans tion en tentant une synthèse idus d'une espèce se répartissent d'entités que nous appelerons lu développement des insectes. vivant dans la nature et formées nos connaissances, les structures ntes. Dans la revue forcément avaux dans lesquels la stratégie type populationnel: ainsi, des que peu de renseignements sur

Le présent texte est organisé en quatre parties: recensement des difficultés inhérentes aux insectes, les principales structures spatiales mises en évidence, quelques structures temporelles caractéristiques des insectes et enfin une réflexion sur des directions possibles de recherche en biologie des populations d'insectes.

## Difficultés inhérentes aux insectes

La biologie des populations d'insectes comparée à celle des oiseaux ou des mammifères accuse un certain retard qui peut être dû à des difficultés propres au matériel, mais aussi à une conception fixiste et typologique de l'espèce. Ainsi longtemps a prévalu l'idée que les populations d'insectes n'existent pas, que les espèces sont simplement subdivisées en grandes entités recouvrant un pays ou un continent. La mobilité de certaines espèces, comme le papillon monarque ou certains pucerons, ou de quelques individus d'une espèce (les records de dispersion sont toujours très recherchés chez de nombreux ravageurs, par exemple les mouches des fruits) permet de comprendre une telle position qui cependant n'est pas justifiée pour la majorité des insectes.

Nous avons recensé plusieurs grandes difficultés: - la petite taille des insectes et les effectifs souvent très élevés des populations rendent les

suivis individuels difficiles, voire impossibles dans certains cas;

il n'est pas facile de tirer des échantillons statistiquement représentatifs d'une population car la plupart des techniques de piégeage font appel à des substances attractives;

- les effectifs des adultes peuvent être excessivement variables au cours d'une année et selon les années; la prévisibilité de ces effectifs reste pour l'instant une question ouverte dans la majorité des cas;

par leur finesse et leur variabilité, les relations entre les insectes et leurs plantes hôtes, spécifiques ou non, posent problème, à l'échelle de la population comme à l'échelle individuelle:

- les développements des insectes sont complexes puisque en général les stades pré-imaginaux et les adultes occupent des espaces différents, ont des contraintes, des besoins différents voire opposés, ce qui a fait dire à certains qu'ils habitaient des niches différentes:

- chez de nombreuses espèces on observe un chevauchement de plusieurs générations en

un même lieu;

enfin, la dynamique des populations dépend fortement de l'action de l'homme dans le cas d'insectes ravageurs des cultures ou des forêts; les situations dites naturelles deviennent alors plus ou moins artificielles, comme les agrosystèmes contrôlés par voie chimique ou comme les paysages modifiés par destruction des haies, talus ou bois, ou par création de nouveaux habitats.

La plupart des biologistes des populations ont cherché à contourner ces difficultés en choisissant, lorsque cela était possible, une situation expérimentale favorable, comme par exemple l'étude d'un insecte à générations bien séparées, spécifique d'un ou de deux hôtes végétaux, se développant dans un habitat discontinu. La présente synthèse s'appuie alors sur un ensemble de situations particulières mais Ehrlich a montré dès 1975, chez le papillon Euphydryas editha, qu'il n'existait pas un modèle de population pour une espèce donnée et qu'il était vain de chercher actuellement des généralisations et dangereux d'extrapoler certaines conclusions à d'autres situations.

# Principales structures spatiales

Les structures spatiales ne se réduisent pas pour nous aux distributions aléatoires, régulières ou contagieuses; cette vue, trop simple, n'apporte aucune information pertinente sur la nature des mécanismes sous-jacents à la répartition des individus. De toutes façons, chez les insectes, 95% des distributions sont déclarées contagieuses! Nous cherchons plutôt à savoir et à comprendre comment les individus occupent l'espace.

L'idée principale que nous avançons et à laquelle des preuves vont être apportées est l'existence d'échelles de structuration emboîtées qui contribuent à définir fortement les populations d'insectes et qui sont le siège de mécanismes particuliers à chaque

niveau d'hétérogénéité.

Il existe tout d'abord une échelle très fine de structuration qui résulte le plus souvent du comportement des adultes. Ainsi, la ponte des oeufs en paquets et la faible mobilité des larves induisent une contagion chez de nombreux insectes à l'échelle d'une plante, d'un fruit ou d'une manière générale à l'échelle d'un volume très petit de l'espace. Divers travaux ont montré l'avantage d'une telle concentration des oeufs pour la femelle qui réduit sa dépense énergétique liée à la ponte, surtout dans le cas de ressources très dispersées, qui minimise les risques de prédation et le pourcentage d'hôtes attaqués, ce qui peut être favorable aux générations futures. De plus, dans certains cas (Dempster, 1982), la concentration réduit la mortalité des larves par prédation. Une diminution de l'agrégativité est souvent observée au cours du développement (Chessel et al, 1984; Thioulouse, 1985), en relation avec une mortalité et une dispersion densité-dépendantes; c'est dès cette échelle fine que peuvent se manifester les mécanismes de régulation par la densité.

Des rassemblements d'adultes sont aussi observés chez certains insectes dits non sociaux; il existe des territoires d'accouplement appelés leks (Baker, 1983) qui regroupent plusieurs mâles en un endroit propice à l'accouplement; ces territoires ne contiennent pas de ressources nutritives particulières. Par ailleurs, certains territoires sont défendus par leur occupant, seul cette fois. Cependant, ces structures ne sont fixées ni dans le temps, ni dans

l'espace; leur trait dominant serait donc leur instabilité.

Les contraintes internes à une communauté peuvent aussi être à l'origine de structures existant à une échelle aussi fine qu'une plante ou un fruit. Ont été étudiés en détail les papillons se développant dans les bractées de Musacées (Seifert et Seifert, 1976), les Drosophiles se succédant dans une figue (Lachaise, 1979) ou les Scolytes et leurs champignons associés dans le liber (Coulson, 1979). Jusqu'à présent, il est difficile d'estimer l'importance de ces variations dans le fonctionnement interne des populations.

Des variations dans l'abondance et la répartition des insectes sont aussi observées à une autre échelle: la station. Nous la définirons comme une unité discontinue de l'habitat, pouvant regrouper plusieurs éléments naturels (plantes, arbres, cours d'eau reliés entre eux). Les hétérogénéités interstationnelles peuvent être interprétées en tenant compte d'une part des relations avec l'habitat et d'autre part des structures spatiales observées aux

générations précédentes.

Ainsi, le balanin de la châtaigne Balaninus elephas se répartit, dans le biotope que nous étudions, selon une distribution très discontinue. Celle-ci dépend de substances allélochimiques caractéristiques de chaque châtaignier et de la morphologie des bogues (épaisseur, densité et longueur des épines) mais pas des distances entre arbres puisque deux châtaigniers isolés distants de 50 mètres peuvent être l'un, indemne de toute attaque, l'autre, infesté selon un taux variant de 14 à 30% selon les années (figure). Les charançons adultes pourraient voler de l'un vers l'autre mais des expériences de captures, marquages et recaptures multiples n'ont pas permis de déceler le moindre échange entre les deux arbres. On peut supposer que les capacités de dispersion s'exprimeraient à l'occasion d'un événement extraordinaire comme l'absence de fruits une année donnée dans l'arbre infesté. Sachant qu'un châtaignier peut vivre plusieurs siècles ce qui autorisera le développement de plusieurs centaines de générations de balanins, on peut avancer l'hypothèse vraisemblable que dans le biotope étudié, une population de balanins est définie à l'échelle d'une station, donc dans certains cas à l'échelle d'un seul arbre.

Des répartitions d'insectes qui soient variables selon les stations sont fréquentes dans la nature; on trouvera des exemples chez les ravageurs des cultures (insectes du colza, pucerons des céréales et des arbres fruitiers, hanneton commun à l'échelle de la prairie), chez les insectes forestiers (Scolytes) mais aussi dans certaines populations de Drosophiles (Taylor et Powell, 1978) ou de papillons (Dempster, 1982; Régnière et al, 1983).

Par ailleurs, un nombre croissant de travaux s'attachent à montrer les liens étroits entre la répartition spatiale des populations étudiées et celle notée aux générations précédentes. Ainsi, Takara et Nishida (1983), Thioulouse (1985) n'ont pu interpréter les structures spatiales observées, c'est-à-dire gradients, effets de bordure ou concentrations locales à

l'intérieur d'un champ cultivé, étudiées et celles de l'année préc défolient totalement leurs resso jacobaeae se développant sur le moment donné ne peut être co locales des années précédentes (

Figure: Effectifs moyens des I balanin, estimés pour chacune stations de châtaigniers étudiées carré est de taille proportionnelle moyen calculé de 1981 à 15 distances entre carrés respecte entre les stations. La courbe re les variations de l'effectif, de 198 pour la station renfermant le pl nombre de balanins (en moyer larves).

Il existe une troisième éc intermédiaire entre la station reprenant les termes proposés surfaces beaucoup plus grande est classique de définir des zond de l'hôte, et des zones à faible hanneton, sur certains puceron

Amérique du Nord.

La transition entre deux zor l'existence de clines rapides, de bouleau Biston betularia (Bish 1984), ou encore chez la saute zones frontières, peu abor renseignements sur le fonction échanges entre individus ou en l'importance des processus alépart, dans le cas d'insectes ravrisque, les zones frontières ser pullulations (Berryman, 198 engendrer ce type un peu partic

Quel est le lien entre l'exist population? Nous ne somme question. Les auteurs qui ont cl la station, mais il ne faut pas c cette échelle. On connaît des Nord où les populations couv

1970).

preuves vont être apportées est s qui contribuent à définir nécanismes particuliers à chaque

tion qui résulte le plus souvent paquets et la faible mobilité des s à l'échelle d'une plante, d'un très petit de l'espace. Divers oeufs pour la femelle qui réduit e ressources très dispersées, qui ôtes attaqués, ce qui peut être ains cas (Dempster, 1982), la Une diminution de l'agrégativité et al, 1984; Thioulouse, 1985), pendantes; c'est dès cette échelle n par la densité.

thez certains insectes dits non ks (Baker, 1983) qui regroupent territoires ne contiennent pas de crritoires sont défendus par leur t fixées ni dans le temps, ni dans

issi être à l'origine de structures it. Ont été étudiés en détail les s (Seifert et Seifert, 1976), les 979) ou les Scolytes et leurs Jusqu'à présent, il est difficile ment interne des populations. Jectes sont aussi observées à une publié discontinue de l'habitat

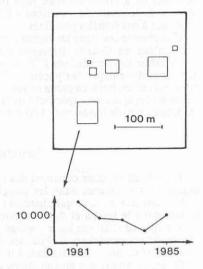
unité discontinue de l'habitat, arbres, cours d'eau reliés entre erprétées en tenant compte d'une ctures spatiales observées aux

épartit, dans le biotope que nous elle-ci dépend de substances t de la morphologie des bogues distances entre arbres puisque e l'un, indemne de toute attaque, années (figure). Les charançons iences de captures, marquages et re échange entre les deux arbres. xprimeraient à l'occasion d'un nnée donnée dans l'arbre infesté. il autorisera le développement de ancer l'hypothèse vraisemblable définie à l'échelle d'une station,

s stations sont fréquentes dans la les cultures (insectes du colza, mmun à l'échelle de la prairie), aines populations de Drosophiles ; Régnière et al, 1983).

It à montrer les liens étroits entre tée aux générations précédentes. ont pu interpréter les structures lure ou concentrations locales à l'intérieur d'un champ cultivé, qu'en tenant compte des distances entre les parcelles étudiées et celles de l'année précédente portant la même culture. Dans le cas d'insectes qui défolient totalement leurs ressources à l'échelle d'une station, comme le papillon *Tyria jacobaeae* se développant sur le séneçon, la distribution spatiale de l'insecte observée à un moment donné ne peut être comprise que par rapport à la dynamique des populations locales des années précédentes (Dempster, 1983).

Figure: Effectifs moyens des larves de balanin, estimés pour chacune des six stations de châtaigniers étudiées. Chaque carré est de taille proportionnelle à l'effectif moyen calculé de 1981 à 1985. Les distances entre carrés respectent celles entre les stations. La courbe représente les variations de l'effectif, de 1981 à 1985, pour la station renfermant le plus grand nombre de balanins (en moyenne 9000



Il existe une troisième échelle de structuration dans les populations d'insectes, intermédiaire entre la station et le continent; on parlera du biotope ou du secteur, en reprenant les termes proposés par Blondel en 1979. La zone considérée s'étend sur des surfaces beaucoup plus grandes. Pour les insectes ravageurs des cultures ou des forêts, il est classique de définir des zones de forte concentration, donc à risque pour la survie locale de l'hôte, et des zones à faible infestation. On consultera par exemple les travaux sur le hanneton, sur certains pucerons des céréales en France, et sur les principaux Scolytes en Amérique du Nord.

La transition entre deux zones de catégorie différente peut être progressive ou abrupte; l'existence de clines rapides, de 100 m à plusieurs km, est bien connue chez la phalène du bouleau Biston betularia (Bishop, 1972), chez la coccinelle Adalia bipunctata (Brakefield, 1984), ou encore chez la sauterelle Myrmeleotettix maculatus (Shaw, 1983). L'étude des zones frontières, peu abordée jusqu'à présent, devrait apporter de nombreux renseignements sur le fonctionnement des populations d'insectes. D'une part, la nature des échanges entre individus ou entre génotypes, l'intensité des forces sélectives ou simplement l'importance des processus aléatoires, doivent être particuliers dans les frontières. D'autre part, dans le cas d'insectes ravageurs qui seraient massivement détruits dans les zones à risque, les zones frontières serviraient de réservoirs et de point de départ pour les futures pullulations (Berryman, 1981), avec toutes les conséquences génétiques que peut engendrer ce type un peu particulier d'effet fondateur.

Quel est le lien entre l'existence de la structuration à l'échelle du biotope et la notion de population? Nous ne sommes pas en mesure de répondre, même partiellement, à cette question. Les auteurs qui ont cherché à définir des populations l'ont plutôt fait à l'échelle de la station, mais il ne faut pas en déduire que la plupart des populations sont structurées à cette échelle. On connaît des cas, comme le papillon *Erebia epipsodea* en Amérique du Nord où les populations couvriraient plusieurs centaines de km² (Brussard et Ehrlich,

L'échelle continentale, dernier niveau d'hétérogénéité observé, a fait l'objet de nombreux travaux relevant de la génétique des populations et de l'écologie. L'influence des conditions climatiques sur la morphologie des individus, sur leur physiologie, leur profil protéique et enzymatique et enfin sur leurs arrangements chromosomiques et géniques, est un résultat acquis pour la majorité des espèces. Cependant, ces résultats ne précisent en rien les limites des populations: des études locales ont bien souvent montré qu'il existait autant de variation à l'intérieur d'un pays ou d'une région climatique qu'entre deux de ces régions. L'existence de variations à l'échelle géographique n'implique pas l'absence de structures à des échelles plus fines.

Une réserve concerne les espèces migratrices, en particulier les pucerons. Les données accumulées en Grande Bretagne plaident, selon Taylor (1986), en faveur d'une structuration des populations à l'échelle continentale, par l'influence prépondérante d'une migration dynamique des pucerons. Des structures plus fines n'ont cependant été que rarement recherchées, en partie à cause de difficultés pratiques indéniables (complexité des cycles biologiques, non-spécificité de la plante hôte majeure, problèmes d'échantillonnage,

etc.); beaucoup de travail reste à faire dans ce domaine.

## Structures temporelles

Il s'agit de montrer comment des caractéristiques temporelles particulières peuvent induire des structures dans les populations (Legay et Debouzie, 1985). Nous nous intéressons aux travaux qui cherchent à décrire l'histoire naturelle de populations à la fois dans le temps et dans l'espace. Les données apparaissent très fragmentaires si on exige une référence à une population naturelle (par opposition au modèle théorique de la population mendélienne). Pour les espèces dont les populations se définiraient, dans l'état actuel de nos connaissances, à une échelle continentale, les effets de la latitude, de l'altitude, du niveau des précipitations sur la durée du développement, de la longévité en conditions semi-naturelles, sur l'existence d'une diapause, sur sa durée et son intensité, ont fait l'objet de nombreux travaux. A une échelle plus locale, celle qui est le siège des relations sociales entre les membres d'une population, peu d'informations fiables semblent disponibles.

Des variations dans l'histoire naturelle de populations d'insectes peuvent tout d'abord résulter de microvariations de l'environnement, qui entraîneront un isolement partiel ou total de populations pourtant géographiquement proches. Ainsi, six populations de la coccinelle Henosepilachna pustulosa, distantes d'au plus 15 km et situées dans cinq petites vallées dont l'altitude varie de 200 à 400 mètres, se différencient par les longévités moyennes des adultes ayant hiverné, par les dates d'émergence et par leur taux de reproduction (Ohgushi et Sawada, 1981). Deux populations du papillon Euphydryas editha, malgré une faible distance géographique: 1500 mètres, sont totalement isolées l'une de l'autre par un asynchronisme dans leur développement dû à une différence en altitude de

200 mètres (Ehrlich et White, 1980).

Des variations temporelles entre populations peuvent aussi résulter de la nature différente de la plante hôte dans le cas d'insectes polyphages. La notion de races résultant d'un développement sur plusieurs hôtes illustre ces variations. Les populations du carpocapse Laspeyresia pomonella ne se forment pas en même temps au printemps selon que le développement larvaire a eu lieu sur pomme, prune ou noix (Phillips et Barnes, 1975). L'émergence plus précoce sur prune s'explique par une initiation plus précoce de la diapause et un développement larvaire plus rapide. Il en résulte une tendance à l'endogamie parmi les adultes s'étant développés sur prune. Ce phénomène n'est cependant pas général; par exemple le balanin de la châtaigne se développe dans diverses populations selon le même rythme quels que soient la variété et le degré de précocité de la châtaigne.

Des différences notables peuvent aussi exister dans l'abondance, les durées de vie de populations locales, comme l'ont observé Addicott (1978) chez des pucerons se développant sur épilobe, et Thioulouse (1985) chez les deux principaux insectes du colza. Dans les deux cas, l'influence de telles variations sur les structures temporelles de la population globale, ensemble de toutes les populations locales, reste difficile à apprécier,

les conséquences démographie (explosion possible de certains

La diapause, caractéristique et l'organisation des populat synchronisateur, la diapause hi les sites propices, des conce centaines de millions au Mexic 1982). La diapause assure alor être différenciées (Eanes et Koses conséquences sur la génétic populationnelle, pour des raison Deux séries de résultats co

Deux séries de résultats comembres d'une population n'e L'exemple le mieux documenté oleracea (Poitout et Bues, 1977 ou l'absence d'une diapause; Ceuthorrhynchus pleurostigma.

D'autre part, la diapause per Parmi les exemples connus (Do et Diprionidae), celui du bequantitatives. L'ampleur du phroitié des larves prolongent le dans le sol pourraient avoir ur 1981). La date moyenne d'ém dans le sol apparaît plus précoc du balanin, insecte univoltin, et différentes mais surtout ayan l'importance de l'aspect qual événements pouvant modifier cun ou deux ans plus tard. Enf populations de ces espèces da induire un prolongement de la malgré des conditions climatiqu

Čertaines populations d'insirecolonisations locales. Des ripapillons (Euphydryas editha, Eprotodice, Shapiro, 1978) et de simplement de l'instabilité de l'iréputés stables (Den Boer, op. implications sur la dynamique celles-ci ne sont maintenues que population centrale et permane la définition des populations de

Une dernière difficulté propplusieurs générations. Le plus impossible et toutes les notion applicables. Le cas des femelle Scolytes, illustre les difficultés l'essaimage et vont en infest Dendroctonus frontalis, 60 à fractionnent ainsi leur ponte (C terminé leur développement; comme la réémergence ne conc nouveaux arbres est artificielle réalisée obligatoirement à une générations de femelles en tena cours de la progression de l'atta

néité observé, a fait l'objet de s et de l'écologie. L'influence des , sur leur physiologie, leur profil chromosomiques et géniques, est t, ces résultats ne précisent en rien ouvent montré qu'il existait autant limatique qu'entre deux de ces que n'implique pas l'absence de

iculier les pucerons. Les données aylor (1986), en faveur d'une r l'influence prépondérante d'une is fines n'ont cependant été que iques indéniables (complexité des ure, problèmes d'échantillonnage,

les

emporelles particulières peuvent et Deboužie, 1985). Nous nous oire naturelle de populations à apparaissent très fragmentaires opposition au modèle théorique de populations se définiraient, dans entale, les effets de la latitude, de léveloppement, de la longévité en e, sur sa durée et son intensité, ont locale, celle qui est le siège des eu d'informations fiables semblent

ns d'insectes peuvent tout d'abord traîneront un isolement partiel ou hes. Ainsi, six populations de la s 15 km et situées dans cinq petites différencient par les longévités d'émergence et par leur taux de lations du papillon Euphydryas nètres, sont totalement isolées l'une it dû à une différence en altitude de

uvent aussi résulter de la nature hages. La notion de races résultant s variations. Les populations du en même temps au printemps selon prune ou noix (Phillips et Barnes, par une initiation plus précoce de la résulte une tendance à l'endogamie iomène n'est cependant pas général; dans diverses populations selon le récocité de la châtaigne.

s l'abondance, les durées de vie de ott (1978) chez des pucerons se deux principaux insectes du colza. ur les structures temporelles de la s locales, reste difficile à apprécier, les conséquences démographiques et génétiques apparaissant a priori plus immédiates

(explosion possible de certains génotypes, réduction de la taille efficace, etc.).

La diapause, caractéristique temporelle originale des insectes, influence la composition et l'organisation des populations (Legay et Debouzie, 1985). En plus de son rôle synchronisateur, la diapause hivernale et estivale assure, par la migration des adultes vers les sites propices, des concentrations d'adultes qui peuvent être énormes, plusieurs centaines de millions au Mexique chez le papillon monarque Danaus plexippus (Dingle, 1982). La diapause assure alors un brassage des populations qui, auparavant, pouvaient être différenciées (Eanes et Koehn, 1978). Jusqu'à présent, le phénomène de brassage et ses conséquences sur la génétique des populations n'ont été que peu étudiés dans l'optique populationnelle, pour des raisons pratiques évidentes.

Deux séries de résultats compliquent le rôle de la diapause. Tout d'abord, tous les membres d'une population n'entrent pas obligatoirement en diapause (Masaki, 1980). L'exemple le mieux documenté semble être celui des noctuelles Mamestra brassicae et M. oleracea (Poitout et Bues, 1977). Des populations peuvent devenir isolées selon l'existence ou l'absence d'une diapause; une telle situation est observée chez les charançons Ceuthorrhynchus pleurostigmata et Hypera postica (Masaki, op.cit.).

D'autre part, la diapause peut être de durée variable au sein d'une même population. Parmi les exemples connus (Doryphore, mouche de la cerise, balanins, plusieurs Itonididae et Diprionidae ), celui du balanin de la châtaigne fait actuellement l'objet d'études quantitatives. L'ampleur du phénomène semble considérable: certaines années, plus de la moitié des larves prolongent leur diapause d'une année. Les dernières larves à s'enfouir dans le sol pourraient avoir une diapause plus longue que les premières (Burges et Gal, 1981). La date moyenne d'émergence des adultes dont les larves ont passé deux hivers dans le sol apparaît plus précoce d'environ huit à dix jours. A tout moment une population du balanin, insecte univoltin, est donc composée d'individus appartenant à des générations différentes mais surtout ayant eu des histoires différentes. On voit sur cet exemple l'importance de l'aspect qualitatif des distributions temporelles, la chronologie des événements pouvant modifier considérablement la composition génétique de la population un ou deux ans plus tard. Enfin, on peut espérer mieux comprendre la dynamique des populations de ces espèces dans la mesure où un retard du développement larvaire peut induire un prolongement de la diapause et l'absence d'adultes émergeant l'année suivante, malgré des conditions climatiques favorables.

Certaines populations d'insectes se caractérisent aussi par de fréquentes extinctions et recolonisations locales. Des résultats précis ont été obtenus chez plusieurs espèces de papillons (Euphydryas editha, Ehrlich et al, 1975; Tyria jacobaeae, Dempster, 1982; Pieris protodice, Shapiro, 1978) et de carabes (Den Boer, 1979). Les extinctions ne résultent pas simplement de l'instabilité de l'habitat puisqu'elles ont aussi été observées dans des milieux réputés stables (Den Boer, op. cit.). Le processus d'extinction et de recolonisation a des implications sur la dynamique et la génétique des populations puisque certaines parmi celles-ci ne sont maintenues que par l'immigration d'individus surnuméraires issus d'une population centrale et permanente (Shapiro, 1978; Murphy et White, 1984). Son rôle dans la définition des populations de certaines espèces ne doit pas être négligé.

Une dernière difficulté propre aux insectes multivoltins réside dans le chevauchement de plusieurs générations. Le plus souvent la distinction entre parents et descendants se révèle impossible et toutes les notions de structures en âges et en générations deviennent peu applicables. Le cas des femelles dites réémergentes, selon l'expression consacrée chez les Scolytes, illustre les difficultés rencontrées. Ces femelles ont déjà attaqué un arbre lors de l'essaimage et vont en infester un autre après une période de durée variable. Chez Dendroctonus frontalis, 60 à 90% des femelles initialement présentes réémergent et fractionnent ainsi leur ponte (Coulson, 1979). Elles se mélangent avec leurs filles qui ont terminé leur développement; le suivi d'une cohorte s'avère des plus délicats. De plus, comme la réémergence ne concerne que les femelles, le sex-ratio mesuré lors de l'attaque de nouveaux arbres est artificiellement biaisé. L'étude de la dynamique de ces populations, réalisée obligatoirement à une échelle très locale, doit alors tenter de séparer les deux générations de femelles en tenant compte en outre des structures spatiales qui évoluent au cours de la progression de l'attaque.

#### Conclusions

Il importe en premier lieu de définir correctement ce qu'est une population d'insectes, que ce soit pour en étudier sa dynamique ou sa génétique. Il ne suffit pas de délimiter a priori un espace, si pratique soit-il, pour accéder à une population. Ehrlich en 1984 rappelait tous les dangers et les erreurs d'interprétation qui résulteraient d'une mauvaise appréciation des limites d'une population.

Nous manquons d'analyses longitudinales de longue durée, relatives au développement de populations d'insectes en un même lieu. De telles études doivent, pour éclairer le fonctionnement des populations, concerner tous les stades de développement; l'examen d'un seul stade, comme les adultes, n'est plus possible. Une telle contrainte implique dans

de nombreux cas un choix délibéré d'une espèce et d'un habitat favorables.

La notion de dispersion réalisée par les membres d'une population doit être précisée et évidemment bien différenciée de celle de dispersion potentielle. La dispersion réalisée de nombreux insectes a souvent été surestimée; ceux-ci ne sont pas si mobiles qu'on l'avait supposé ou jugé au travers de records de distance parcourue par un individu de l'espèce. D'une manière générale, nos connaissances sur le comportement des insectes dans leur habitat restent très limitées et nous ne pouvons que souhaiter qu'un nombre croissant d'éthologistes s'intéressent à la biologie des populations.

Le rôle de la diapause dans la composition génétique des populations et dans leur dynamique mérite d'être précisé. Cela implique des études fines, assez longues et pluridisciplinaires, réalisées sur quelques insectes spécialement choisis pour cet objectif. Cette acquisition de données devra être complétée par une modélisation de la dynamique de

population qui prenne en compte les effets immédiats et différés de la diapause.

Enfin, la notion de structures emboîtées nous paraît importante et nous allons chercher à préciser les conséquences de l'emboîtement sur la dynamique des populations et ultérieurement sur leur génétique. Certains mécanismes de régulation par la densité peuvent s'exprimer différemment selon l'échelle de structuration; ainsi il peut y avoir compétition pour la nourriture localement, à l'échelle d'une plante mais pas globalement à l'échelle d'une station. Inversement, à cette dernière échelle le pourcentage d'hôtes attaqués peut être la variable pertinente de la dynamique.

Si l'existence de structures spatiales au sein des populations d'insectes constitue un fait expérimental qu'il est de plus en plus difficile de nier, en revanche le rôle de ces structures et de leurs variations temporelles dans la biologie des populations concernées reste actuellement mal compris; des expérimentations de nature diverse seront nécessaires pour

l'élucider.

Remerciements. Les auteurs remercient J.-M. Legay pour ses commentaires sur une première version du manuscrit.

#### Références

Addicott J.F., 1978. The population dynamics of aphids on fireweed: a comparison of local populations and metapopulations. Can. J. Zool., 56: 2554-2564.

Baker R.R., 1983. Insect territoriality. Ann. Rev. Entomol., 28: 65-89.

Berryman A.A., 1981. Population systems. A general introduction. Plenum Press, New York.

Bishop J.A., 1972. An experimental study of the cline of industrial melanism in *Biston betularia* (L.) (Lepidoptera) between Liverpool and rural north Wales. J. Anim. Ecol., 41: 209-243.

Blondel J., 1979. Biogéographie et écologie. Masson, Paris.

Brakefield P.M., 1984. Ecological studies on the polymorphic ladybird Adalia bipunctata in the Netherlands. I. Population biology and geographical variation of melanism. J. Anim. Ecol., 53: 761-774.

Brussard P.F. and Ehrlich P.R., 1970. Adult behavior and population structure in Erebia epipsodea (Lepidoptera: Satyrinae). Ecology, 51: 880-885.

Burges G. and Gal T., 1981. Zur Verbreitung und Lebensweise des Kastanienrüsslers (Curculio elephas Gyll., Col.: Curculionidae) in Ungarn. Z. Angew. Entomol., 91: 375 - 382.

Chessel D., Debouzie D., Robe hanneton commun *Melolont* Coulson R.N., 1979. Population d

Dempster J.P., 1982. The ecology Adv. Ecol. Res., 12: 1-36.

Dempster J.P., 1983. The natural Philos. Soc., 58: 461-481.

Den Boer P.J., 1979. The signific reference to the Carabid spec Dingle H., 1982. Function of mi

Appl., 31: 36-48.

Eanes W.F. and Koehn R.K., 197: plexippus L. Evolution, 32: Ehrlich P.R., 1984. The structure :

Vane-Wright R.I. et Ackery Ehrlich P.R. and White R.R., 19

biospecies. Am. Nat., 115: 5 Ehrlich P.R., White R.R., S

Checkerspot butterflies: a his Lachaise D., 1979. Le concept de r Legay J.M. et Debouzie D., 1985 Masaki S., 1980. Summer diapaus Murphy D.D. and White R.R., 1

Euphydryas editha (Lepidop Ohgushi T. and Sawada H., 1981.

Hemosepilachna pustulosa population parameters amor 23: 94-115.

Phillips P.A. and Barnes M.M., plum populations of the co. 1053-1060.

Poitout S. et Bues R., 1977. Quel diapause estivale dans les p (Mamestra oleracea L. et Ma

Régnière J., Rabb R.L. and Stin Distribution and movemen 287-294.

Seifert R.P. and Seifert F.H., 197 Am. Nat., 110: 461-483.

Shapiro A.M., 1978. Weather and Pieris protodice Boisduval a

Shaw M.W., 1983. Rapid moveme (Orthoptera: Acrididae). Here

Takara J. and Nishida T., 1983. S maidis (Ahsmead) (Homop 327-334.

Taylor C.E. and Powell J.R., 197 37: 69-75.

Taylor L.R., 1986. Synoptic dyna 55: 1-38.

Thioulouse J., 1985. Structures spa l'étude de l'altise du colza (P Thèse Doct. 3° cycle, Lyon.

Domitien DEBOUZIE et Jea Laboratoire de Biométrie (UA 243 43, boulevard du 11 novembre 1 u'est une population d'insectes, E. Il ne suffit pas de délimiter a population. Ehrlich en 1984 ui résulteraient d'une mauvaise

rée, relatives au développement tudes doivent, pour éclairer le es de développement; l'examen e telle contrainte implique dans bitat favorables.

ne population doit être précisée ntielle. La dispersion réalisée de ont pas si mobiles qu'on l'avait rue par un individu de l'espèce.

rue par un individu de l'espèce. ortement des insectes dans leur ihaiter qu'un nombre croissant

e des populations et dans leur itudes fines, assez longues et ement choisis pour cet objectif. nodélisation de la dynamique de férés de la diapause.

ortante et nous allons chercher à ynamique des populations et régulation par la densité peuvent ainsi il peut y avoir compétition ais pas globalement à l'échelle entage d'hôtes attaqués peut être

tions d'insectes constitue un fait evanche le rôle de ces structures populations concernées reste diverse seront nécessaires pour

our ses commentaires sur une

:d: a comparison of local populations

5-89. . Plenum Press, New York.

al melanism in *Biston betularia* (L.) nim. Ecol., 41: 209-243.

ladybird Adalia bipunctata in the ion of melanism. J. Anim. Ecol., 53:

ation structure in Erebia epipsodea

Kastanienrüsslers (Curculio elephas 91: 375 - 382.

Chessel D., Debouzie D., Robert P. et Blaisinger P., 1984. L'échantillonnage des larves du hanneton commun Melolontha melolontha L. Acta Oecol., Oecol. Appl., 5: 173-189.

Coulson R.N., 1979. Population dynamics of bark beetles. Ann. Rev. Entomol., 24: 417-447.

Dempster J.P., 1982. The ecology of the cinnabar moth, Tyria jacobaeae L. (Lepidoptera: Arctiidae). Adv. Ecol. Res., 12: 1-36.

Dempster J.P., 1983. The natural control of populations of butterflies and moths. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., 58: 461-481.

Den Boer P.J., 1979. The significance of dispersal power for the survival of species, with special reference to the Carabid species in a cultivated countryside. Fortschr. Zool., 25: 79-94.

Dingle H., 1982. Function of migration in the seasonal synchronization of insects. Entomol. Exp. Appl., 31: 36-48.

Eanes W.F. and Koehn R.K., 1978. An analysis of genetic structure in the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L. Evolution, 32: 784-797.

Ehrlich P.R., 1984. The structure and dynamics of butterfly populations. In: The biology of butterflies. Vane-Wright R.I. et Ackery P.R. (Eds.). Acad. Press, Orlando (USA), pp. 25-40.

Ehrlich P.R. and White R.R., 1980. Colorado checkerspot butterflies: isolation, neutrality, and the biospecies. Am. Nat., 115: 328-341.

Ehrlich P.R., White R.R., Singer M.C., Mc Kechnie S.W. and Gilbert L.E., 1975. Checkerspot butterflies: a historical perspective. Science, 188: 221-228.

Lachaise D., 1979. Le concept de niche chez les Drosophiles. Terre et Vie, Rev. Ecol., 33: 425-456.

Legay J.M. et Debouzie D., 1985. Introduction à une biologie des populations. Masson, Paris.

Masaki S., 1980. Summer diapause. Ann. Rev. Entomol., 25: 1-25.

Murphy D.D. and White R.R., 1984. Rainfall, resources, and dispersal of southern populations of Euphydryas editha (Lepidoptera: Nymphalidae). Pan-Pac. Entomol., 60: 350-354.

Ohgushi T. and Sawada H., 1981. The dynamics of natural populations of a phytophagous lady beetle, Hemosepilachna pustulosa (Kono) under different habitat conditions. I. Comparison of adult population parameters among local populations in relation to habitat stability. Res. Popul. Ecol., 23: 94-115.

Phillips P.A. and Barnes M.M., 1975. Host race formation among sympatric apple, walnut and plum populations of the codling moth, *Laspeyresia pomonella*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 68: 1053-1060.

Poitout S. et Bues R., 1977. Quelques aspects génétiques de l'hétérogénéité de manifestation de la diapause estivale dans les populations européennes de deux lépidoptères Noctuidae Hadeninae (Mamestra oleracea L. et Mamestra brassicae L.). Ann. Zool. Ecol. Anim., 9: 235-259.

Régnière J., Rabb R.L. and Stinner R.E., 1983. Popillia japonica (Coleoptera: Scarabaeidae): Distribution and movement of adults in heterogeneous environments. Can. Entomol., 115: 287-294.

Seifert R.P. and Seifert F.H., 1976. A community matrix analysis of Heliconia insect communities. Am. Nat., 110: 461-483.

Shapiro A.M., 1978. Weather and the lability of breeding populations of the checkered white butterfly, Pieris protodice Boisduval and Le Conte. J. Res. Lep., 17: 1-16, 19-23.

Shaw M.W., 1983. Rapid movement of a B-chromosome frequency cline in Myrmeleotettix maculatus (Orthoptera: Acrididae). Heredity, 50: 1-14.

Takara J. and Nishida T., 1983. Spatial distribution of the migrants of the corn delphacid, Peregrinus maidis (Ahsmead) (Homoptera: Delphacidae) in cornfields. Proc. Hawaii Entomol. Soc., 24: 327-334.

Taylor C.E. and Powell J.R., 1978. Habitat choice in natural populations of *Drosophila*. Oecologia, 37: 69-75.

Taylor L.R., 1986. Synoptic dynamics, migration and the Rothamsted insect survey. J. Anim. Ecol., 55: 1-38.

Thioulouse J., 1985. Structures spatio-temporelles en biologie des populations d'insectes. Application à l'étude de l'altise du colza (*Psylliodes chrysocephala* L.): résultats méthodologiques et biologiques. Thèse Doct. 3° cycle, Lyon.

Domitien DEBOUZIE et Jean THIOULOUSE

Laboratoire de Biométrie (UA 243) - Université Claude Bernard - Lyon 1 43, boulevard du 11 novembre 1918 - 69622 VILLEURBANNE Cedex