

## 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 années).

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 appellerons 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 organisé en fonction des principales caractéristiques temporelles caractéristiques des populations de recherche en biologie des populations.

### Difficultés

La biologie des populations a accusé un certain retard qui peut être expliqué par une conception fixiste et typologique des populations d'insectes n'existant que dans de grandes entités recouvrant un territoire comme le papillon monarque ou le balais de Noël (les records de dispersion sont exceptionnels, par exemple les mouches des fruits). Nous avons recensé plusieurs raisons de ce retard:

- la petite taille des insectes et les difficultés de suivi individuels difficiles, voire impossibles;
- il n'est pas facile de tirer des conclusions de la plupart des techniques de comptage;
- les effectifs des adultes peuvent varier considérablement selon les années; la prévisibilité est faible dans la majorité des cas;
- par leur finesse et leur variabilité, les structures spécifiques ou non, posent des problèmes particuliers à l'échelle individuelle;
- les développements des insectes, des pré-imaginaux et les adultes ont des besoins différents voire opposés; les structures sont différentes;
- chez de nombreuses espèces (notamment les papillons) un même lieu;
- enfin, la dynamique des populations d'insectes ravageurs des cultures est souvent alors plus ou moins artificielle, car elle est modifiée comme les paysages modifiés par l'homme, les nouveaux habitats.

La plupart des biologistes d'insectes, lorsqu'ils choisissent, lors de leur étude d'un insecte à étudier, un végétal, se développent dans un ensemble de situations particulières, par exemple *Euphydryas editha*, qu'il n'existe pas d'autres conclusions à d'autres

### Principales

Les structures spatiales ne sont pas régulières ou contagieuses; cette structure sur la nature des mécanismes sociaux chez les insectes, 95% des données sont plutôt à savoir et à comprendre c

## SECTES: EXISTENCE TEMPORELLES, DES POPULATIONS

DUSE

ginaux acquis chez le balanin de la  
istence 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).

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

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

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

èce pouvant vivre en commun à  
gir sur les mécanismes de leur  
hez les insectes ? Notre but dans  
tion en tentant une synthèse  
idus d'une espèce se répartissent  
d'entités que nous appellerons  
le 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 (Chessell 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 définissons 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 autoriserait 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 précédente. On a observé que les chenilles de *jacobaea* se développaient sur les arbres qui avaient été défoliés totalement leurs ressources locales des années précédentes.

Figure: Effectifs moyens des balanins, estimés pour chacune des stations de châtaigniers étudiés. Le carré est de taille proportionnelle au nombre de balanins par mètre carré, le carré est de taille proportionnelle au nombre de balanins par mètre carré. La courbe représente les variations de l'effectif, de 1981 à 1985, pour la station renfermant le plus grand nombre de balanins (en moyenne par mètre carré).

Il existe une troisième échelle intermédiaire entre la station et le carré de stations. Cette échelle est classique de définir des zones à forte densité, et des zones à faible densité, sur certains pucerons en Amérique du Nord.

La transition entre deux échelles est l'existence de clines rapides, du bouleau *Biston betularia* (Bishop, 1984), ou encore chez la sauteuse aux zones frontières, peu abordable. Des renseignements sur le fonctionnement des échanges entre individus ou entre stations, l'importance des processus aléatoires, dans le cas d'insectes ravageurs à forte densité, les zones frontières seraient pullulations (Berryman, 1983) engendrer ce type un peu particulier.

Quel est le lien entre l'existence d'une population? Nous ne sommes pas en mesure de répondre à cette question. Les auteurs qui ont travaillé à l'échelle de la station, mais il ne faut pas confondre cette échelle. On connaît des exemples en Amérique du Nord où les populations couvrent des zones

preuves vont être apportées et les mécanismes particuliers à chaque

tion qui résulte le plus souvent de la faible mobilité des insectes à l'échelle d'une plante, d'un individu ou d'un très petit de l'espace. Divers facteurs sont en jeu pour la femelle qui réduit ses ressources très dispersées, qui sont attaquées, ce qui peut être le cas (Dempster, 1982), la diminution de l'agrégativité (Dempster et al, 1984; Thioulouse, 1985), et la diminution de la densité.

Chez certains insectes dits non territoriaux (Baker, 1983) qui regroupent des territoires ne contiennent pas de territoires sont défendus par leur territoire fixés ni dans le temps, ni dans

l'espace. Ils sont aussi à l'origine de structures spatiales. Ont été étudiés en détail les Scolytes (Seifert et Seifert, 1976), les Scolytes (Seifert, 1979) ou les Scolytes et leurs populations. Jusqu'à présent, il est difficile de comprendre l'organisation interne des populations.

Ces insectes sont aussi observés à une échelle spatiale discontinue de l'habitat, les arbres, cours d'eau reliés entre eux. Les structures spatiales observées aux

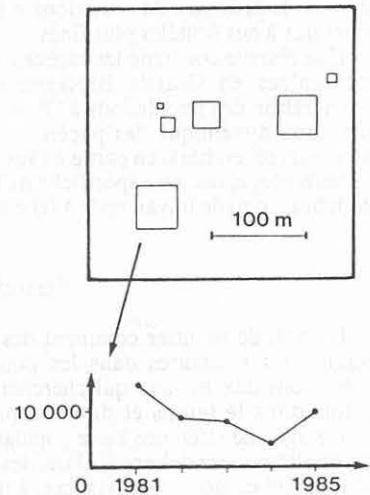
échelles spatiales, dans le biotope que nous étudions elle-ci dépend de substances chimiques et de la morphologie des bogues ; des distances entre arbres puisque les arbres, l'un, indemne de toute attaque, sont étudiés (figure). Les charançons sont étudiés par des techniques de captures, marquages et échanges entre les deux arbres. Ces techniques permettraient à l'occasion d'un arbre donnée dans l'arbre infesté. Elles autoriseraient le développement de l'hypothèse vraisemblable de la structuration définie à l'échelle d'une station,

Les stations sont fréquentes dans les cultures (insectes du colza, commun à l'échelle de la prairie), dans les populations de Drosophilidae ; Régnière et al, 1983).

Il faut montrer les liens étroits entre les générations précédentes. On peut interpréter les structures spatiales 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 sénéçon, 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 larves).



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 frontalières, 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 frontalières 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 km<sup>2</sup> (Brussard et Ehrlich, 1970).

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 démographiques (explosion possible de certains sites).

La diapause, caractéristique de l'organisation des populations synchronisatrice, la diapause hivernale des sites propices, des centaines de millions au Mexique (1982). La diapause assure alors des différences (Eanes et Koenig) ses conséquences sur la génétique populationnelle, pour des raisons.

Deux séries de résultats concernent les membres d'une population naturelle. L'exemple le mieux documenté est celui de *oleracea* (Poitout et Bues, 1977) ou l'absence d'une diapause; *Ceuthorrhynchus pleurostigma*.

D'autre part, la diapause peut être absente (Dobson et *Diprionidae*), celui du balanin, insecte univoltin, est quantitatifs. L'ampleur du phénomène, moitié des larves prolongent leur vie dans le sol pourraient avoir un effet (1981). La date moyenne d'émergence dans le sol apparaît plus précocement du balanin, insecte univoltin, est différentes mais surtout ayant l'importance de l'aspect qualitatif des événements pouvant modifier la durée d'un ou deux ans plus tard. Enfin, les populations de ces espèces dans le sol induire un prolongement de la durée malgré des conditions climatiques.

Certaines populations d'insectes recolonisations locales. Des populations papillons (*Euphydryas editha*, *E. protodice*, Shapiro, 1978) et de simplement de l'instabilité de l'instabilité des populations (Den Boer, op. cit.) réputés stables sur la dynamique des populations sur la dynamique des populations celles-ci ne sont maintenues que par la population centrale et permanente la définition des populations de

Une dernière difficulté provient de plusieurs générations. Le plus souvent impossible et toutes les notions applicables. Le cas des femelles Scolytes, illustre les difficultés de l'essaimage et vont en infestant *Dendroctonus frontalis*, 60 à 70% fractionnent ainsi leur ponte (Clausen) terminent leur développement; comme la réémergence ne concerne que les nouveaux arbres est artificielle réalisée obligatoirement à une certaine fréquence de générations de femelles en tenant compte de la progression de l'atta-

néité observé, a fait l'objet de  
s et de l'écologie. L'influence des  
s, sur leur physiologie, leur profil  
chromosomiques et géniques, est  
t, ces résultats ne précisent en rien  
uvent 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  
s fines n'ont cependant été que  
iques indéniables (complexité des  
ure, problèmes d'échantillonnage,

les

temporelles particulières peuvent  
et Debouzie, 1985). Nous nous  
pire naturelle de populations à  
apparaissent très fragmentaires  
opposition au modèle théorique de  
populations se définiraient, dans  
entale, les effets de la latitude, de  
développement, 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  
e différencient par les longévités  
d'émergence et par leur taux de  
lations du papillon *Euphydryas*  
nêtres, sont totalement isolées l'une  
t 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  
omène n'est cependant pas général;  
dans diverses populations selon le  
récoité de la châtaigne.

s l'abondance, les durées de vie de  
tt (1978) chez des pucerons se  
s 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 (Burgess 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 episcopa* (Lepidoptera: Satyridae). *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 *Melolontha*
- Coulson R.N., 1979. Population dynamics of the
- Dempster J.P., 1982. The ecology of the
- Adv. Ecol. Res.*, 12: 1-36.
- Dempster J.P., 1983. The natural history of the
- Philos. Soc.*, 58: 461-481.
- Den Boer P.J., 1979. The significance of the
- reference to the Carabid species
- Dingle H., 1982. Function of migration in
- Appl.*, 31: 36-48.
- Eanes W.F. and Koehn R.K., 1977. The evolution of
- plexippus* L. *Evolution*, 32: 1-11.
- Ehrlich P.R., 1984. The structure of the
- Vane-Wright R.I. et Ackery
- Ehrlich P.R. and White R.R., 1978. The evolution of
- biological diversity. *Am. Nat.*, 115: 1-10.
- Ehrlich P.R., White R.R., and Sibly
- Checkerspot butterflies: a history of
- Lachaise D., 1979. Le concept de population
- Legay J.M. et Debouzie D., 1985. The evolution of
- Masaki S., 1980. Summer diapause in the
- Murphy D.D. and White R.R., 1978. The evolution of
- Euphydryas editha* (Lepidoptera)
- Ohgushi T. and Sawada H., 1981. The evolution of
- Hemosepilachna pustulosa* (Lepidoptera)
- population parameters among
- 23: 94-115.
- Phillips P.A. and Barnes M.M., 1977. The evolution of
- plum populations of the
- 1053-1060.
- Poitout S. et Bues R., 1977. Quel rôle a-t-elle
- diapause estivale dans les populations
- (*Mamestra oleracea* L. et *Mamestra brassicae* L.)
- Régnière J., Rabb R.L. and Stiles
- Distribution and movement of
- 287-294.
- Seifert R.P. and Seifert F.H., 1977. The evolution of
- Am. Nat.*, 110: 461-483.
- Shapiro A.M., 1978. Weather and the evolution of
- Pieris protodice* Boisduval
- Shaw M.W., 1983. Rapid movement of
- (Orthoptera: Acrididae). *Hereditas*
- Takara J. and Nishida T., 1983. The evolution of
- maidis* (Ahsmead) (Homoptera)
- 327-334.
- Taylor C.E. and Powell J.R., 1977. The evolution of
- 37: 69-75.
- Taylor L.R., 1986. Synoptic dynamics of
- 55: 1-38.
- Thioulouse J., 1985. Structures spatiales et
- l'étude de l'altise du colza (*Pseudaucheniphaea*)
- Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Lyon.
- Domitien DEBOUZIE et Jean-Louis LEGAY  
Laboratoire de Biométrie (UA 243)  
43, boulevard du 11 novembre 1918

est une population d'insectes, il ne suffit pas de délimiter la population. Ehrlich en 1984 qui résulteraient d'une mauvaise

ré, relatives au développement études doivent, pour éclairer les aspects de développement; l'examen de telle contrainte implique dans un habitat favorables.

ne population doit être précisée individuelle. La dispersion réalisée de ne sont pas si mobiles qu'on l'avait cru par un individu de l'espèce. Particulièrement des insectes dans leur habitat qu'un nombre croissant

de des populations et dans leur études fines, assez longues et souvent choisis pour cet objectif. La modélisation de la dynamique de la période de la diapause.

importante et nous allons chercher à la dynamique des populations et la régulation par la densité peuvent ainsi il peut y avoir compétition mais pas globalement à l'échelle d'entassement d'hôtes attaqués peut être

de populations d'insectes constitue un fait évident le rôle de ces structures de populations concernées reste à définir diverse seront nécessaires pour

pour ses commentaires sur une

of a comparison of local populations

5-89.

. Plenum Press, New York.

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

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

of population structure in *Erebia episcopa*

of Kastanienrüsslers (*Curculio elephas*) *Entomol. Ecol.*, 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 Drosophilines. *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.
- Thioulose 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<sup>e</sup> 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