

TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE
DANS L'ETUDE DE LA DYNAMIQUE
DES POPULATIONS
D'INSECTES FORESTIERS PHYLLOPHAGES *

par P. BOVEY et W. BALTENSWEILER

*Institut d'Entomologie de l'Ecole Polytechnique Fédérale,
Zurich*

Les entomologistes forestiers sont, sans aucun doute, les plus favorisés pour entreprendre des études sur la dynamique des populations d'insectes. Ils ont le privilège de pouvoir suivre année après année, dans un milieu non perturbé par de brutales interventions humaines, le déroulement d'une ou plusieurs gradations, d'un minimum à l'autre, condition indispensable à la compréhension des mécanismes complexes qui gouvernent les *oscillations* et les *fluctuations* des insectes forestiers primaires.

A vrai dire, on a mis longtemps à comprendre la nécessité de telles recherches sur l'importance desquelles le grand RATZEBURG insistait il y a plus d'un siècle. Pressés par les nécessités, les entomologistes forestiers se précipitent le plus souvent d'une pullulation à l'autre durant la courte phase des dégâts sans avoir la possibilité d'observer l'insecte durant ses périodes d'indifférence. En fait, ce n'est guère que depuis le deuxième quart de ce siècle que des projets de longue haleine, indispensables à l'approfondissement de nos connaissances dans cette voie, ont pu être entrepris, d'abord sur une base modeste, puis dès 1940 sur une base plus large, notamment en Amérique du Nord et dans divers pays européens.

Pour les raisons indiquées, il n'est pas surprenant que les importants projets entomologiques d'études de dynamique des populations se rapportent à des insectes forestiers.

(1) Rapport présenté au colloque sur les *Méthodes d'échantillonnage en écologie animale*, tenu à Paris les 29 et 30 mars 1963.

La connaissance des variations numériques des insectes dans le temps et dans l'espace, base de ces études, implique la mise au point de techniques d'échantillonnage adéquates, donnant une représentation significative des populations des insectes étudiés. Nous nous limiterons dans ce rapport au cas des insectes phyllophages, en nous référant principalement aux travaux de l'école canadienne (MORRIS, STARK) sur le Spruce Budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem) et à ceux de notre groupe d'étude de la Tordeuse du mélèze (*Zeiraphera diniana* Gn.) dans les Alpes.

EXPRESSION DE LA POPULATION

Les populations d'insectes forestiers peuvent être exprimées directement ou indirectement de diverses manières selon le but du travail et la méthode d'échantillonnage choisie. MORRIS (1955) distingue :

a) *Intensité de population* (population intensity) = nombre des insectes par rapport à la nourriture disponible. Exemple : nombre de chenilles par unité de feuillage (bourgeon, pousse, unité de poids).

b) *Population absolue* = nombre d'insectes par unité de surface ou autre unité invariable. Basées sur une telle unité, les populations peuvent refléter des changements apparents d'intensité sans modification de la population absolue.

c) *Population de base* (basic population) = nombre d'insectes par rapport à une unité de base qui, lorsqu'on connaît la structure de l'arbre et de la forêt, permet une conversion des résultats en intensité de population ou en population absolue. Lorsque les peuplements forestiers ne sont pas modifiés, la population de base est un bon indicateur de la population absolue.

d) *Population relative* = nombre d'insectes exprimé sans recours à une unité définie par rapport à l'arbre ou au peuplement. Exemple : Récolte par secouement des branches sur un drap ou au filet, etc. Suffisante pour fixer grossièrement les variations de population dans les recherches extensives (insect survey); sans intérêt pour des recherches intensives.

e) *Indice de population*, obtenu par voie indirecte. Pour les insectes phyllophages, deux indices sont intéressants :

le degré de défoliation, utilisable durant la courte phase des dégâts visibles, pour leur report sur cartes ;

la quantité d'excréments (coprométrie), utilisable seulement chez les espèces dont la quasi-totalité des excréments tombe au sol. Sans intérêt pour les Tordeuses.

RECHERCHES EXTENSIVES

Par ces recherches, on vise principalement à fixer la densité des populations pour la prévision des pullulations (insecte survey) ou le relevé cartographique des dégâts en recourant à des méthodes simples et rapides (population relative, indices de population).

La plus intéressante de ces techniques est celle de l'*échantillonnage progressif* (sequential sampling). N'exigeant pas une grandeur fixe de l'échantillon, elle permet d'établir, dans des limites prédéterminées de sécurité, une rapide classification du niveau des infestations (faible, modéré, fort) en de nombreux points d'échantillonnage. Cette technique ne convient pas pour les recherches intensives.

Pour plus de renseignements, voir : MORRIS, R.F. (1954) ; STARK, R.W. (1952) ; IVES, W.G.H. (1952).

RECHERCHES INTENSIVES

Ces recherches, visant à l'analyse des mouvements de population, sont généralement restreintes à des surfaces plus ou moins permanentes choisies comme représentatives de certaines conditions. Les problèmes d'échantillonnage se ramènent à la détermination des *variations intracycliques* ou *oscillations* d'une part, des *variations transcycliques* ou *fluctuations*, d'autre part.

ÉTUDE DES FLUCTUATIONS

Cette étude implique le recours à des méthodes directes d'échantillonnage qui seront appliquées successivement à chaque génération — chaque année chez les insectes univoltins — au même stade de développement de l'insecte.

Epoque de l'échantillonnage. — Elle dépendra du cycle évolutif et de la localisation des divers stades. On portera son choix sur un stade :

a) où l'insecte est relativement grand et facile à repérer ;

b) où il est relativement stationnaire ;

c) où ses populations présentent une stabilité suffisante durant la période de l'échantillonnage.

Le stade nymphal chez les Lépidoptères forestiers hivernant comme chrysalide (*Panolis flammea* Schiff, *Bupalus piniarius* L.), le cocon d'hibernation de certains Tenthredinides, les pontes de *L. dispar* répondent à ces trois exigences.

Technique de l'échantillonnage. — Elle sera choisie en tenant compte de la nature des peuplements, de la grandeur des arbres, du stade de l'échantillonnage.

a) *Stades évoluant dans le sol.* — Les insectes (chrysalides, cocons) sont récoltés dans le sol correspondant à des unités de surfaces déterminées dont les dimensions et le nombre auront été préalablement fixés par une analyse de la variance.

Cette technique, qui implique un sol homogène, est couramment utilisée en Allemagne dans les peuplements de Pins sylvestres ravagés par la Noctuelle *Panolis flammea* et par la Fidonie (*Bupalus piniarius*) Schwerdtfeger, (1955).

Dans les peuplements purs et denses de *Pinus*, les unités d'échantillonnage pourront être choisies au hasard ; dans les peuplements mixtes et hétérogènes, elles seront sélectionnées en corrélation avec la distribution des plantes-hôtes.

Au sujet de la distribution des unités d'échantillonnage on se reportera à l'excellente étude de STARK et DAHLSTEIN (1961).

b) *Stades évoluant sur l'arbre.* — L'échantillonnage est basé sur la récolte de branches sur toute la couronne de l'arbre. Il peut être réalisé selon trois possibilités :

b.) par *abattage de l'arbre*, ce qui a été pratiqué au Canada dans le projet du Spruce Budworm (Green River) jusqu'à 1949 (MORRIS, 1955). Cette technique présente l'inconvénient de déloger un certain nombre d'insectes lors de l'abattage, que l'on doit faire de préférence dans un endroit dégagé. D'autre part, pour chaque arbre, les branches échantillonnées doivent représenter une proportion connue de la couronne. Enfin, la principale source de variance des populations d'insectes forestiers étant entre les arbres, il peut y avoir intérêt à faire des échantillonnages successifs sur le même arbre.

b.) *escalade de l'arbre* au moyen de crampons ad hoc et d'une ceinture de sécurité. Cette technique, utilisée dans nos recherches sur la Tordeuse du mélèze, implique une couronne assez lâche. Elle est inapplicable dans le cas du *Spruce Budworm* sur *Abies balsamea* à couronne trop dense.

b₃) *utilisation d'une échelle d'aluminium* ad hoc pour le prélèvement des branches à l'aide d'un sécateur emmanché. Technique du team du *Spruce Budworm* au Canada.

Examen du feuillage et enregistrement des résultats.

— L'examen du feuillage peut être fait sur place immédiatement après le prélèvement des branches, seuls les insectes récoltés étant expédiés à une centrale pour identification et enregistrement. Cette façon de procéder, appliquée au début tant au Canada (*Spruce Budworm*) qu'en Suisse (Tordeuse du mélèze), a été rapidement abandonnée au profit d'une méthode offrant plus de sécurité, l'échantillon caractéristique étant expédié à un laboratoire central où se fait l'inventaire des insectes récoltés par des équipes spécialement formées et disposant des commodités nécessaires à un travail consciencieux.

Choix et distribution de l'unité d'échantillonnage. —

Pour que l'échantillon soit représentatif de ce que MORRIS appelle l' « univers d'échantillonnage », l'unité choisie doit être telle que toutes aient la même *chance de sélection*. Elle doit être *stable* et la proportion de la population qui l'utilise comme habitat doit rester constante. Enfin, elle doit être *raisonnablement petite* afin qu'un nombre suffisant d'unités puisse être examiné par parcelle et permettre une analyse de la variance. Avec une petite unité, l'expérimentateur peut déterminer préalablement la combinaison d'unités par arbre et d'arbres par parcelle qui donne la meilleure information avec les moyens disponibles.

Dans les travaux requérant l'estimation de la population absolue, l'unité d'échantillonnage doit permettre d'établir par conversion le nombre total d'unités par arbre et par unité de surface. Enfin, il est important de choisir une unité qui puisse être prélevée sans perte des individus à échantillonner.

Sur l'arbre, le conifère en particulier, seule *la branche* offre ces garanties, mais le problème fondamental consiste à choisir les branches de façon à obtenir une estimation représentative de la population.

Après une étude détaillée de la distribution de la popu-

lation de *C. fumiferana* sur *Abies balsamea* par analyse de la variance entre arbres et dans l'arbre (par étages et secteurs verticaux), MORRIS est parvenu dans ce cas aux conclusions suivantes :

a) Il n'y a pas différences significatives entre les divers côtés de l'arbre (N.S.E.O.).

b) Il y a des différences significatives et substantielles d'un étage à l'autre et l'on constate en général une tendance à de plus fortes populations en haut de l'arbre.

c) Il y a des différences significatives d'arbre à arbre, même entre sujets de dimensions semblables.

AUER a fait sur mélèze, dans le cas de la Tordeuse du mélèze, des constatations analogues.

Dans ces conditions, il est nécessaire que l'échantillon

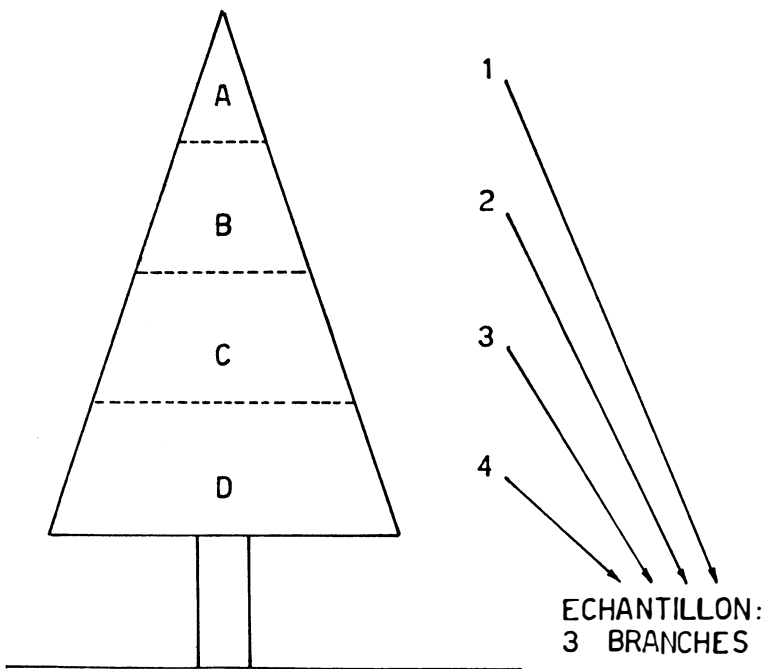


Figure 1. — Technique d'échantillonnage de MORRIS (Spruce Budworm sur *Abies balsamea*)

La couronne est subdivisée en quatre étages d'égale hauteur (A, B, C, D) dans lesquels sont prélevés :

- Etage A : 1 = une branche (moitié latérale)
- B : 2 = — — — — —
- C : 3 = une demi-branche (moitié latérale)
- D : 4 = — — — — —

L'échantillon total, comprenant ainsi trois branches avec les rameaux d'un seul côté, est examiné.

soit prélevé sur l'ensemble de la couronne, dans l'impossibilité de fixer un niveau représentant le « centre de gravité » de la population, lequel change d'année en année, chez certaines espèces de jour en jour, et varie probablement aussi d'un arbre à l'autre.

La quantité de feuillage prélevée aux différents étages devrait être proportionnelle au feuillage de l'étage considéré par rapport à l'arbre entier. Les échantillons par étages seront traités séparément pour certains travaux ou réunis en un échantillon unique représentatif de l'arbre entier.

Indépendamment l'un de l'autre, MORRIS (Canada) et AUER (Suisse) ont adopté une technique assez semblable. Sur *Abies balsamea*, MORRIS subdivise l'arbre en quatre étages et choisit comme unité la branche avec les rameaux d'un seul côté; il prélève par arbre une branche dans chacun des deux étages supérieurs et une demi-branche dans chacun des deux étages inférieurs, l'ensemble de l'échantillon représentant 2,5 % de la surface totale des branches d'un arbre d'un diamètre de 15 cm. AUER subdivise l'arbre en trois étages et prélève actuellement sur chaque étage une branche entière, plus trois ou quatre rameaux feuillus de 10 à 15 cm. De l'ensemble des rameaux feuillus, on prend 1 à 3 kg qui constituent l'unité d'échantillonnage de l'arbre.

La distribution des arbres échantillonnés variera en fonction du but que l'on se propose et, à ce point de vue, notre projet diffère, quant à la conception de l'échantillonnage, de celui du Spruce Budworm.

Dans le cas de la Tordeuse du Mélèze, l'action des facteurs écologiques a été mesurée par rapport à la population moyenne absolue d'une grande région, dans l'ignorance où l'on était au début de la distribution de cette population. Cela a conduit à un plan d'échantillonnage stratifié au hasard dans toute la région étudiée.

Nos collègues canadiens ont vérifié de façon directe l'action de certains facteurs écologiques sur une population locale. Ils limitèrent leurs enquêtes statistiques à des parcelles d'échantillonnage systématiquement sélectionnées au centre de peuplements homogènes, chaque parcelle étant typique d'une condition de l'ensemble du Bassin de la « Green River » et ils recoururent à la méthode des « Life Tables ».

La raison de ces conceptions de base différentes pour la solution de deux problèmes fondamentalement semblables tient aux conditions orographiques du milieu des deux populations.

Dans le domaine alpin, un grand nombre de biotopes, avec leur éoclimat particulier, sont différenciés par les conditions très changeantes d'exposition et d'altitude. Il était de ce fait difficile de sélectionner systématiquement dès le début des parcelles d'échantillonnage dans lesquelles les mouvements de population de la Tordeuse fussent caractéristiques. En fait, les résultats expérimentaux mirent en évidence dans de petites régions, en partie hétérogènes, des fluctuations caractéristiques qui ne pou-

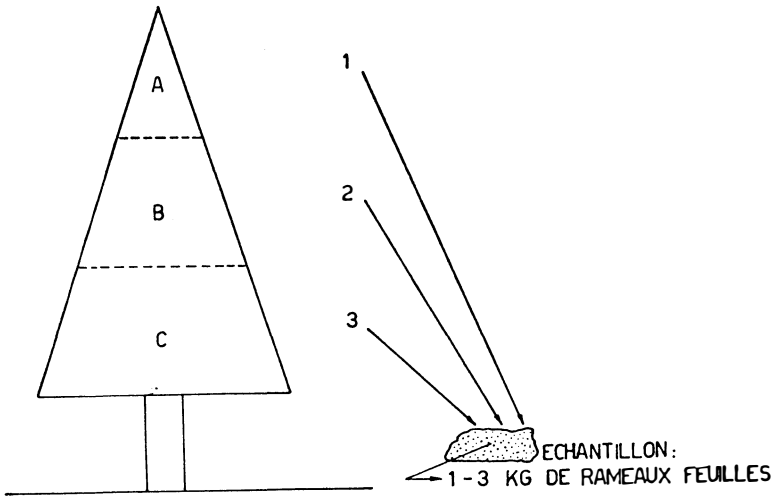


Figure 2. — Technique d'échantillonnage de AUER (Tordeuse grise du mélèze sur *Larix europea*).

La couronne est subdivisée en trois étages d'égale hauteur (A, B, C) dans lesquels sont prélevés :

Etage A : 1 = une branche + 4 rameaux
 — B : 2 = — — + 3 —
 — C : 3 = — — + 3 —

De la masse totale des rameaux feuillés des trois branches et 7 rameaux est prélevée une masse de 1 - 3 k qui constitue l'échantillon à examiner.

vaient toutefois être appréciées que par rapport à celles de l'ensemble de la population.

Les conditions écologiques sont totalement différentes dans le milieu du Spruce Budworm, à l'est du Canada. En raison de leur homogénéité sur de vastes surfaces, il fut possible d'y sélectionner dès le début des parcelles d'échantillonnage correspondant à une dynamique caractéristique de leurs populations de *C. fumiferana*.

Bien que l'expérience ait montré que dans les condi-

tions alpines le plan d'échantillonnage de KALIN et AUER était celui qui convenait, nous devons dès maintenant envisager pour l'analyse causale des mouvements de population de la Tordeuse grise du Méléze une étape complémentaire par le recours aux « Life Tables ». Quoique les divers stades de la Tordeuse du Méléze ne puissent être rapportés à la même unité d'échantillonnage, comme chez le Spruce Budworm, c'est chose réalisable moyennant certaines adaptations en relation avec le genre de vie particulier de l'insecte.

Dépouillement des résultats. — Les résultats, enregistrés lors de l'inventaire des espèces sur fiches spéciales, sont dépouillés en hiver et, dans notre projet, nous avons eu recours, durant la période de culmination, à l'emploi des machines électroniques, après report des résultats sur cartes perforées.

ÉTUDE DES OSCILLATIONS

Cette étude vise à déterminer les causes des variations numériques intracycliques intervenant durant le cycle des générations successives, de l'œuf à l'insecte parfait.

L'instrument par excellence de ces études sont les tables de mortalité (Life tables), imitation des tables de mortalité utilisées en statistique humaine.

Leur établissement implique des échantillonnages successifs du stade de l'œuf jusqu'à l'adulte, ce qui permet de fixer, pour chaque génération et dans les conditions auxquelles est soumise la population étudiée, la proportion d'adultes éclos par rapport à la population de départ (œuf), de préciser la tendance de l'évolution dynamique de l'espèce d'une génération à l'autre.

Le nombre des échantillonnages successifs de l'œuf à l'adulte dépendra de la biologie de l'insecte et de l'exactitude requise; le nombre des unités pour chacun des échantillonnages successifs de la densité de population et de la distribution des individus du stade considéré.

Tous les insectes forestiers primaires ne se prêtent pas avec le même bonheur à une telle analyse des facteurs de mortalité. Le cas idéal est représenté par les espèces phytophages dont tous les stades peuvent être rapportés à la même unité d'échantillonnage, lorsque œufs, larves et chrysalides se trouvent sur le feuillage. C'est le cas du Spruce Budworm (*C. fumiferana* Clem.) et du Lodgepole Needle Miner (*Recurvaria starki* Freem.) en Amérique du

Nord, deux espèces chez lesquelles la méthode a été récemment développée avec succès (MORRIS, 1954, STARK, 1958). Elle avait également été utilisée antérieurement par SCHWERDTFEGER (1942) sur *Panolis flamma* et *Bupalus piniarius*.

Les insectes phyllophages univoltins de la zone tempérée ont à ce point de vue l'avantage de ne pas présenter de générations chevauchantes.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- AUER, C. (1961). — Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegungen des Grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* Hübner (= *diniana* Guenée) im Oberengadin (1949/60). *Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw.* 37 : 165-263.
- IVES, W.G.H. (1952). — Sequential Sampling of Insect Populations. *Contr. N° 163 For. Biol. Div. Ottawa.*
- KÄELIN, A. u. AUER, C. (1954). — Statistische Methoden zur Untersuchung von Insektenpopulationen des Grauen Lärchenwicklers (*Eucosma griseana* Hb. = *Semasia diniana* Gn.) *Z. angew. Ent.* 36 : 241-282 ; 423-461.
- MORRIS, R.F. & MILLER, C.A. (1954). — The development of life tables for the Spruce Budworm. *Can. J. of Zool.* 32 : 283-301.
- MORRIS, R.F. (1954). — A sequential sampling technique for Spruce Budworm egg survey. *Can. J. of Zool.* 32 : 302-313.
- MORRIS, R.F. (1955). — The development of sampling techniques for forest insect defoliators, with particular reference to the Spruce Budworm. *Can. J. of Zool.* 33 : 226-294 (36 références bibliographiques).
- MORRIS, R.F. (1960). — Sampling insect populations. *Ann. Rev. of Ent.* 5 : 243-261 (106 références bibliographiques).
- SCHWERDTFEGER, F. (1942). — Ueber die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. *Z. angew. Ent.* 28 : 254-303.
- STARK, R.W. (1952). — Sequential sampling of the Lodgepole needle miner. *Forestry Chron.* 28 : 57-60.
- STARK, R.W. & DAHLSTEIN, D.L. (1961). — Distribution of cocoons of a Neodiprion Sawfly under open-grown conditions. *Can. Ent.* 93 : 443-450.
- STARK, R.W. (1958). — Life Tables for the Lodgepole Needle Miner, *Recurvaria starki* Freem. (*Lepidoptera* : *Gelechiidae*). *Proc. 10. Ent. Congress of Entomology*, vol. 4 : 152-164.
- STARK, R.W. (1958). — Population dynamics of the Lodgepole needle miner, *Recurvaria starki* Freeman, in Canadian Rocky Mountain Parks. *Can. J. Zool.*, 37 : 917-943.