

T D M
TRAVAUX ET DOCUMENTS
MICROFICHÉS

N° 95

F 3

BIOLOGIE, ÉCO-ÉTHOLOGIE ET DYNAMIQUE
DES POPULATIONS DU SCOLYTE
DES GRAINS DE CAFÉ, *HYPOTHENEMUS*
HAMPEI FERR. (COLEOPTERA, SCOLYTIDAE),
EN NOUVELLE-CALÉDONIE

Philippe GIORDANENGO

ORSTOM
Editions

N° d'Ordre : 822

THESE

présentée devant

L'UNIVERSITE DE RENNES I

U.F.R. Sciences de la Vie et de l'Environnement

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES I

Mention : Sciences Biologiques

par

GIORDANENGO Philippe

Sujet de la Thèse

**Biologie, éco-éthologie et dynamique des populations
du Scolyte des grains de café, *Hypothenemus hampei* Ferr.
(Coleoptera, Scolytidae), en Nouvelle-Calédonie.**

soutenue le 3 septembre 1992 devant la Commission d'Examen :

NENON J.P.	Professeur, Université de Rennes I	Président
DEBOUZIE D.	Professeur, Université de Lyon I	Rapporteur
FABRES G.	Directeur de Recherches, ORSTOM / Montpellier	"
DECAZY B.	Directeur de Recherches, IRCC-CIRAD / Montpellier	Examineur
JARRY M.	Chargé de Recherches, CNRS / Université de Pau	"
LABEYRIE V.	Professeur Emérite, Université de Pau	"

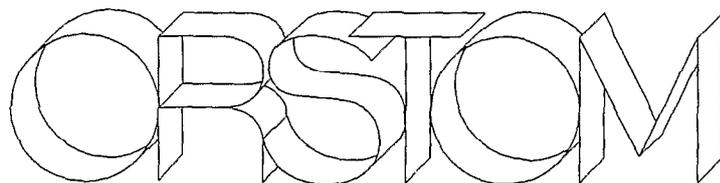
16 FEV. 1993

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36.833. ex 2

Cote : A

TDM 95



Editions de l'ORSTOM

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et Documents Microédités

PARIS 1993

ISBN : 2-7099-1129-9

© ORSTOM

F 3

«La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 « et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des- « tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé « que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

à mon père ...

AVANT-PROPOS

Ce travail a bénéficié du concours de très nombreuses personnes et je prie celles dont le nom n'apparaît pas de bien vouloir m'en excuser.

Je tiens à remercier tout particulièrement Messieurs les Professeurs Vincent Labeyrie et Jean-Pierre Nénon, respectivement Professeur émérite de l'Université de Pau et des pays de l'Adour et Directeur du laboratoire d'Entomologie Fondamentale et Appliquée de l'Université de Rennes I, qui ont bien voulu m'accorder leur confiance et m'accueillir au sein de leur formation doctorale.

Je voudrais également remercier vivement Monsieur Gérard Fabres, Directeur de Recherches au centre ORSTOM de Montpellier, pour son aide, son soutien et ses conseils tout au long de cette thèse et qui a accepté d'en être rapporteur.

Monsieur le Professeur Domitien Debouzie de l'Université Claude Bernard, Lyon I, s'est d'emblée intéressé à l'aspect statistique de ce travail. Je lui suis très reconnaissant d'avoir bien voulu être rapporteur de ce jury.

Monsieur Marc Jarry, m'a fait profiter de ses compétences en analyse des données et en informatique. Je le remercie de cette contribution.

Enfin, Monsieur Bernard Decazy, chef du Service d'Entomologie du département de l'IRCC du CIRAD, a accepté d'être membre du jury. Je lui adresse mes sincères remerciements.

Cette thèse n'aurait pu être réalisée sans le concours de Messieurs Jean Fages, Directeur du centre ORSTOM de Nouméa, et Jean Chazeau, Directeur du laboratoire de Zoologie appliquée de ce même centre. Je tiens à leur exprimer toute ma gratitude pour leur accueil, leur gentillesse et les nombreux conseils et encouragements qu'ils m'ont prodigués.

De nombreux amis canaques m'ont beaucoup encouragé durant mon séjour en Nouvelle-Calédonie. Que les familles Bouarat, Néaoutyine, Pouagoune, Naboumé et tout particulièrement M. et Mme Wabete Kalépo et leurs enfants trouvent ici l'expression de toute mon amitié.

De nombreuses personnes de l'IBEAS de Pau, dont Christian Wagner, m'ont apporté leur concours et je leur adresse ma reconnaissance.

Enfin, je remercie chaleureusement mon épouse pour son aide précieuse, ses encouragements et sa patience.

Ces travaux ont bénéficié du soutien financier du Ministère de la Recherche et de la Technologie, sous forme d'une bourse MRT et d'un financement Cordet, ainsi que de celui de l'ORSTOM.

**Biologie, éco-éthologie et dynamique des populations
du Scolyte des grains de café, *Hypothenemus hampei* Ferr.
(Coleoptera, Scolytidae), en Nouvelle-Calédonie.**

SOMMAIRE

INTRODUCTIONPage 8

CHAPITRE 1

LA PLANTE HOTE, *COFFEA SP.*

1. HISTORIQUE ET IMPORTANCE ECONOMIQUE 11

2. QUELQUES RAPPELS 12

3. DESCRIPTION ET CARACTERISATION DES HABITATS 13

 3.1. Description des habitats

 3.1.1. Les plantations traditionnelles

 3.1.2. La culture intensive 14

 3.1.3. Stations étudiées

 3.1.3.1. Habitat ombragé

 3.1.3.2. Habitat découvert 15

 3.1.4. Conclusion 16

 3.2. Conditions microclimatiques

 3.2.1. Le climat en Nouvelle-Calédonie 17

 3.2.2. Le microclimat des parcelles étudiées

 3.2.2.1. Appareillage utilisé

 3.2.2.2. La température ambiante 18

 3.2.2.3. L'hygrométrie relative

 3.2.2.4. La pluviométrie 19

 3.2.3. Conclusion

4. CYCLE DE FRUCTIFICATION DU CAFEIER EN NOUVELLE-CALEDONIE 19

 4.1. Introduction

 4.2. Méthodologie 20

 4.3. Résultats

 4.4. Conclusion 21

CHAPITRE 2

PRESENTATION DU RAVAGEUR :

LE SCOLYTE DES GRAINS DE CAFE, *HYPOTHENEMUS HAMPEI* FERR.

1. HISTORIQUE 22

2. TAXONOMIE DU RAVAGEUR 24

3. CYCLE DE DEVELOPPEMENT 25

4. DESCRIPTION MORPHOANATOMIQUE DES DIFFERENTS STADES 25

CHAPITRE 3
BIOLOGIE ET ECOLOGIE DU SEMINIVORE

1. MATERIEL BIOLOGIQUE ET METHODES	27
1.1. Les cerises de café	
1.2. Boîtes à émergences	
1.3. Les scolytes	28
2. PROPORTIONS DES SEXES, FECONDATION ET OVOGENESE	28
2.1. Le <i>sex ratio</i>	
2.2. Maturation sexuelle et accouplement	29
2.2.1. Méthodologie	
2.2.2. Résultats	30
2.2.3. Discussion	
2.3. Ovogenèse	31
3. DISPERSION	31
3.1. Sortie de la baie d'émergence	
3.1.1. Méthodologie	
3.1.2. Résultats Discussion	
3.2. Le vol de colonisation	32
3.2.1. Méthodologie	
3.2.1.1. Etude de la répartition des vols	
3.2.1.2. Etude de la fréquence des envols	33
3.2.1.2.1. Chez les femelles colonisatrices	
3.2.1.2.2. Chez les femelles vierges	
3.2.2. Résultats Discussion	
4. COLONISATION DES BAIES SAINES	35
4.1. Etude de l'activité de pénétration	
4.1.1. Les mâles	
4.1.2. Les femelles colonisatrices	
4.1.2.1. Méthodologie	
4.1.2.2. Résultats	36
4.2. Discussion	
4.3. Cas particulier des cerises immatures	38

CHAPITRE 4
ETUDE DE QUELQUES COMPORTEMENTS IMPLIQUES
DANS LES PROCESSUS DE DISPERSION ET DE COLONISATION

1. PHOTOTROPISME ET THIGMOTACTISME	40
1.1. Introduction	
1.2. Quelques observations sur les femelles d' <i>H. hampei</i>	
1.3. Phototropisme	41
1.3.1 Méthodologie	
1.3.1.1 Dispositif expérimental	
1.3.1.2 Matériel biologique et procédure	
1.3.2 Résultats et interprétation	42
1.4. Thigmotactisme	43
1.4.1. Méthodologie	
1.4.1.1. Dispositif expérimental	
1.4.1.2. Matériel biologique et procédure	
1.4.2. Résultats et interprétation	44
1.5. Action conjuguée des stimuli tactile et lumineux	45
1.5.1. Méthodologie	
1.5.2. Résultats et interprétation	
1.6. Discussion Conclusion	46

2. REACTIONS AUX SUBSTANCES CHIMIQUES	48
2.1. Relations interspécifiques	
2.1.1. Introduction	
2.1.2. Matériel et méthodes	49
2.1.2.1. Les cerises et les scolytes	
2.1.2.2. Tests comportementaux	
2.1.2.3. Olfactométrie	50
2.1.2.3.1. Réalisation des extraits	
2.1.2.3.2. Olfactomètre	
2.1.3. Analyse des résultats	51
2.1.4. Discussion	52
2.2. Relations intraspécifiques.....	53
2.2.1. Introduction	
2.2.2. Déterminisme de l'accouplement	
2.2.2.1. Matériel et méthodes	54
2.2.2.2. Résultats	55
2.2.2.3. Discussion	
2.2.3. Déterminisme de la répartition des infestations	56
2.2.3.1. Méthodologie	57
2.2.3.2. Résultats	
2.2.3.3. Discussion	
2.3. Conclusions générales.....	58

CHAPITRE 5 DYNAMIQUE DES POPULATIONS

1. EVOLUTION DE LA STRUCTURE DES POPULATIONS D' <i>HYPOTHENEMUS HAMPEI</i>	60
1.1. Influence de l'habitat sur l'abondance des populations	
1.1.1. Introduction	
1.1.2. Méthodologie.....	61
1.1.2.1. Procédure d'obtention des données	
1.1.2.2. Présentation des résultats	
1.1.3. Résultats Discussion	62
1.1.4. Conclusions.....	63
1.2. Effets de la succession des générations dans les cerises sur la taille des adultes.....	64
1.2.1. Introduction	
1.2.2. Méthodologie	
1.2.3. Résultats Discussion	65
1.2.4. Conclusion	66
2. REPARTITIONS SPATIO-TEMPORELLES DES INFESTATIONS : INFLUENCE DU CYCLE DE FRUCTIFICATION, DE LA PHENOLOGIE, DE LA LIGNEE CLONALE ET DE LA STRUCTURE MORPHOLOGIQUE DES CAFEIERS.....	67
2.1. Introduction et objectifs	
2.2. Méthodologie	
2.2.1. Collecte des données	
2.2.1.1. A l'échelle de l'arbuste	
2.2.1.2. A l'échelle d'une plantation	68
2.2.2. Méthodes statistiques	69
2.3. Analyse Triadique	70
2.3.1. Présentation	
2.3.2. Procédure	
2.3.3. Résultats et interprétation	71
2.3.3.1. Interstructure	
2.3.3.2. Compromis	73
2.3.3.3. Intrastructure.....	74

2.4. Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales	75
2.4.1. Procédure	
2.4.2. Résultats et interprétation	
2.5. Analyse en Composantes Principales.....	77
2.5.1. Présentation et mise en oeuvre	
2.5.2. Résultats et interprétation	
2.6. Discussion Conclusion	80
CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES.....	83
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	89
ANNEXE I.....	99
ANNEXE II.....	102
ANNEXE III.....	103
ABSTRACT	110

INTRODUCTION

L'origine de la boisson «café», bien que de création tardive au cours du XV^e siècle dans l'aire arabo-ottomane, demeure obscure.

La baie du caféier, d'après Shehabeddin Ben auteur d'un manuscrit arabe, aurait été utilisée en Abyssinie dans la haute antiquité sous forme d'une décoction du fruit entier. Cependant, les Croisés l'ignorèrent et Ebn Beithar, médecin arabe qui parcourut le nord de l'Afrique et la Syrie en quête de plantes médicinales au début du XIII^e siècle, n'en fit pas mention (BOIS, 1937).

Ce même auteur rapporte une légende syrienne, selon laquelle le café aurait été inventé par des adeptes yéménites du soufisme pour se tenir éveillés pendant les prières, avisés par un berger de l'état de surexcitation particulier des chèvres de son troupeau qui consommaient les baies d'un arbrisseau.

Quoi qu'il en soit, c'est au cours du XV^e siècle, sous le nom de «qahwa», que cette boisson gagne La Mecque, puis toute la Méditerranée orientale et la Perse. Découverte en Orient par les voyageurs, les diplomates et les commerçants, elle est introduite en Europe où, tout au long du XVII^e siècle, son usage conquiert les cours et les salons. Au début du XIX^e siècle, sa consommation est devenue courante. Le café est, dès lors, présent dans la plupart des foyers, toutes classes sociales confondues (DAVIRON et LERIN, 1990).

Le Yémen, où le caféier a été transplanté depuis l'Ethiopie, demeure jusqu'à la fin du XVII^e siècle la source unique d'approvisionnement des consommateurs.

Au XVIII^e siècle, la culture du café gagne l'Asie grâce à la Compagnie des Indes Orientales désireuse d'alimenter un commerce lucratif et de briser le monopole yéménite. Au Sri Lanka, l'apparition de cette activité agricole remonte sans doute aux années 1690. L'espèce est ensuite introduite aux Indes Néerlandaises (Indonésie) et sur l'île Bourbon (La Réunion). Puis, les Hollandais, les Français et les Anglais cherchent à l'implanter aux Caraïbes et sur le continent américain, plus proches de l'Europe dont la consommation de denrées tropicales ne cesse de croître. Avec celui du sucre, et plus tard du coton, le commerce du café stimule le développement de la traite négrière. C'est à cette époque que les premiers plants sont introduits en Afrique noire. A l'issue de cette phase esclavagiste, au début du XIX^e siècle, la production caféière entre dans sa période moderne, dominée par l'Amérique latine et surtout le «géant brésilien».

Aujourd'hui, la récolte mondiale de café se situe entre 5,5 et 6 millions de tonnes produites annuellement dans plus de soixante-dix pays de la ceinture tropicale.

Avec le coton, le sucre, le blé et la viande bovine, le café constitue l'un des marchés mondiaux les plus importants. Durant la dernière décennie, les pays développés ont dépensé plus de mille milliards de dollars afin que plusieurs centaines de millions de consommateurs boivent quotidiennement plus d'un milliard et demi de tasses de café! (DAVIRON et LERIN, 1990).

Plusieurs dizaines de millions de ruraux d'Amérique Latine, d'Afrique et d'Asie vivent, entièrement ou partiellement, de la culture de cet arbuste.

Si jusqu'à une date récente la production caféière a reposé sur une activité agricole de caractère extensif, la plupart des pays producteurs souvent peu industrialisés pour lesquels la caféiculture représente un enjeu économique essentiel, se sont engagés dans la modernisation - dès les années 1950 pour le Kenya et le Costa Rica (DAVIRON et LERIN, *op. cit.*) - à grande échelle des exploitations. L'objectif constant d'accroître la quantité et la qualité de la production de café s'est manifesté par un effort de recherche important réalisé dans les domaines génétique, physiologique et agronomique. Les nombreuses études développées sur la prévention et la lutte contre les phytophages ont permis de dénombrer plus de 850 espèces d'insectes d'origines très diverses qui effectuent tout ou partie de leur cycle aux dépens des caféiers (LE PELLECY, 1973).

Un petit Coléoptère, *Hypothenemus hampei* Ferr., connu sous le nom de Scolyte des grains de café, est depuis longtemps considéré comme l'ennemi majeur de la caféiculture.

Introduit durant la première moitié du XX^e siècle en Nouvelle-Calédonie, ce scolyte y est responsable de dégâts très importants. Malgré les traitements insecticides effectués, le café néo-calédonien, sur lequel repose en grande partie le programme de développement économique de ce territoire, est déclassé en août 1987 et passe de la catégorie «supérieur» (moins de 3% des grains scolytés) à «courant» (environ 9% des grains scolytés) (DECAZY, 1988) de moindre valeur marchande. Dès le mois de septembre de cette même année, un entomologiste du centre ORSTOM¹ de Nouméa (BRUN et RUIZ, 1987 ; BRUN *et al.*, 1989), alerté par les agronomes de l'Opération café qui développe ses activités au sein de l'ADRAF², met en évidence l'existence de souches de ce séminivore résistantes à l'un des pesticides les plus employés (endosulfan).

¹ Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération.

² Agence de Développement Rural et d'Aménagement Foncier.

Suite à la découverte de ce phénomène de résistance qui souligne la nécessité de diversifier les méthodes de lutte contre ce ravageur, l'ORSTOM initie, dès 1988, un programme de recherches visant à développer les moyens de prévention de la caféiculture à l'encontre de ce séminivore.

Nos travaux qui s'intègrent dans ce programme, se sont attachés à analyser les composantes biologiques qui structurent les relations établies entre *H. hampei* et son végétal hôte.

Les particularités de la caféiculture néo-calédonienne et les nombreuses divergences relevées dans les multiples ouvrages traitant de ce ravageur ont guidé l'élaboration de notre thématique de recherche.

Notre premier souci a été de rendre compte de la situation écologique générale rencontrée sur le terrain où coexistent dans les mêmes zones deux types d'agrocénoses très différents. Une caractérisation détaillée des zones d'étude et la comparaison du cycle de fructification des caféiers suivant les conditions microclimatiques propres à chacun des habitats seront donc présentées.

La connaissance partielle du cycle évolutif du scolyte nous a paru constituer une des causes des échecs relatifs aux diverses tentatives de lutte contre ce ravageur. Aussi, les différentes phases de ce cycle ont-elles fait l'objet de travaux au laboratoire.

D'autre part, nous avons étudié l'influence de quelques composantes éthologiques sur l'induction des processus de dispersion des imagos et de leur colonisation des fruits du caféier.

Enfin, l'étude comparée de la dynamique des populations dans les deux habitats a été réalisée. Nous avons tenté d'y intégrer l'ensemble des résultats acquis afin de rendre compte des modalités de la colonisation d'une parcelle et de l'évolution des populations en privilégiant l'étude des structurations spatiales et temporelles en relation avec la phénologie du végétal hôte.

Le plan de cet exposé s'efforcera, dans la mesure du possible, de suivre la chronologie du cycle biologique d'*H. hampei*.

Nos travaux, réalisés au centre ORSTOM de Nouméa, s'inscrivent dans le cadre des actions de recherche prioritaires définies par le département de l'IRCC³ du CIRAD⁴ lors d'une mission sur ce territoire en 1988 (DECAZY, 1988).

³ Institut de Recherches du Café, Cacao et autres plantes stimulantes.

⁴ Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.

CHAPITRE 1

LA PLANTE HOTE, *COFFEA SP.*

1. HISTORIQUE ET IMPORTANCE ECONOMIQUE

L'introduction du caféier en milieu mélanésien suit de très près l'arrivée des premiers plants importés en 1856 par la Mission Catholique. Bien qu'implantée sous la contrainte - en 1932 une circulaire administrative impose l'extension de la caféiculture aux réserves (SAUSSOL, 1979) ; la superficie des plantations européennes atteint alors 2800 hectares - cette culture est intégrée dans le système de production en place et rapidement valorisée par les mélanésiens pour lesquels elle constitue dès lors la principale source de revenus. Le renchérissement de la main d'oeuvre, le développement des cultures maraîchères et fruitières puis l'abolition en 1946 du régime de l'indigénat provoquent la reconversion des caféiculteurs européens vers l'élevage (SAUSSOL, 1981a). On assiste durant la décennie 1950-1960 à la multiplication des parcelles dans les réserves par la main d'oeuvre mélanésienne libérée des grandes plantations. En 1965, sa part sur la production caféicole est de 58%. Suite à l'abandon progressif des communautés et des activités rurales facilité par le développement de centres urbains, le «boom du nickel» accélère le déclin de la caféiculture en milieu mélanésien (KOHLEK et PILLON, 1986). Après 1965, les exportations chutent de 1500 à 400 tonnes (SAUSSOL, 1981b). Au début des années 80, environ 400 tonnes de café vert étaient produites annuellement (MATHIEU, 1989). Aujourd'hui, la production n'est plus que d'une centaine de tonnes (DECAZY, comm. pers.).

Bien qu'étant une activité procurant des revenus très inférieurs aux revenus salariaux, la caféiculture constitue cependant une ressource essentielle pour de nombreuses familles mélanésiennes, particulièrement sur la Côte Est au climat plus propice (DOUMENGE, 1981).



Fig. 1. Caf tier de Lib ria (*Coffea liberica*)^{*}.

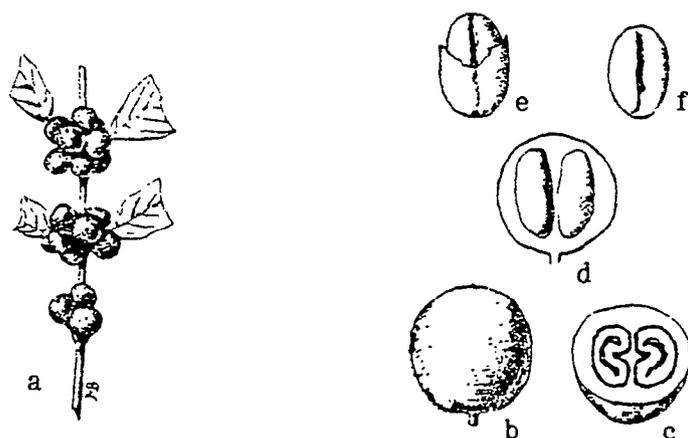


Fig. 2. Caf tier d'Arabie (*Coffea arabica*)^{*}.

- a : branche fructif re dont les feuilles sont sectionn es
- b : fruit
- c : coupe transversale
- d : coupe longitudinale
- e : un des noyaux partiellement envelopp  de sa parche
- f : grain d cortiqu 

^{*} Dessins et l gendes tir s de BOIS, 1937.

2. QUELQUES RAPPELS

Le caféier, petit arbre de 5 à 7 m, est une espèce de la famille des Rubiacées (tribu des Ixorées) originaire des plateaux éthiopiens. Le genre *Coffea* compte plus d'une cinquantaine d'espèces. Toutes sont sempervirentes. Les caféiers spontanés vivent dans les formations forestières peu ou pas perturbées de la zone humide intertropicale (entre 35° de latitude nord et 35° de latitude sud). L'arbuste craint le gel comme la sécheresse ; les températures optimales se situent, en règle générale, entre 15 et 28°C (DAVIRON et LERIN, 1990).

Blanches et odorantes, les fleurs, en glomérule, prennent naissance à l'aisselle des feuilles persistantes disposées par deux et opposées (Fig. 1). "...le fruit, appelé couramment «cerise», est une baie globuleuse ou oblongue, charnue, rouge... à maturité, contenant deux noyaux à coque (endocarpe) mince, parcheminée, désignée sous le nom de «parche». Ces noyaux se regardent par leur face ventrale, qui est plane, tandis que leur dos est convexe." (BOIS, 1937) (Fig. 2). Sous la parche, la graine est entourée d'un fin tégument, le spermodermes (LEBRUN, 1941), appelé «pellicule argentée».

Deux espèces se partagent aujourd'hui la quasi totalité des superficies cultivées. L'arabica (*Coffea arabica* L.) plus adapté aux habitats d'altitude (600 à 2100 m suivant la latitude) principalement produit en Amérique latine et dans quelques pays d'Afrique (Kenya et Cameroun essentiellement). Le robusta (*Coffea canephora* Pierre var. *robusta* Linden), qui nécessite des températures plus élevées et une pluviométrie plus abondante, est essentiellement une culture africaine et indonésienne. Peu présent jusqu'à une date récente, le robusta est aujourd'hui cultivé en Equateur et au Brésil sur de grandes surfaces (DAVIRON et LERIN, *op. cit.*).

Contrairement à *C. arabica*, *C. canephora* est une espèce autostérile. "En plantation, il est nécessaire d'associer plusieurs clones interfertiles en mélange afin d'assurer une fécondation croisée optimale." (CHARRIER, 1982).

En Nouvelle-Calédonie, si seul *C. arabica* était cultivé avant 1914, l'apparition de la rouille (*Hemileia vastatrix* Berk. et Br.) "...et les dégâts importants qui s'en suivirent contraignirent les colons à introduire le *Coffea canephora* Pierre var. *robusta* Linden réputé résistant à cette maladie." (COHIC, 1958). La culture de cette espèce, sur laquelle a porté notre étude, représente aujourd'hui l'essentiel de l'activité caféicole de ce territoire.

3. DESCRIPTION ET CARACTERISATION DES HABITATS

En Nouvelle-Calédonie, la caféiculture revêt deux formes.

Certaines parcelles sont de type traditionnel, où les seules attentions portées aux arbustes sont la récolte des cerises et la taille une fois par an. Les caféiers entrent en production en moyenne quatre années après leur plantation. Leur durée de vie peut atteindre 50 ans et plus, mais l'exploitation agronomique optimale oscille entre 15 et 20 ans⁵. L'association de cultures vivrières telles que taros (*Colocasia esculenta* (L.) Schott), chouchoutes (*Sechium edule* (Jacq.) Swartz.) ou manioc (*Manihot esculenta* Crantz) y est fréquente. L'ensemble des travaux d'entretien et de récolte est réalisé à la main. Les engrais et produits de traitements phytosanitaires restent, encore aujourd'hui, d'un usage limité.

L'année 1966, par la signature d'une convention entre le territoire néo-calédonien et l'Institut Français du Café et du Cacao (IFCC), voit le départ de l'Opération Café axée sur l'innovation technique et l'intensification de la production. A côté des caféières traditionnelles rappelant la forêt tropicale, apparaissent des modèles correspondant aux paysages agraires modernes rectilignes. Ils se caractérisent par une densité de plantation fortement augmentée, la suppression des cultures intercalaires et des arbres d'ombrages, l'utilisation de variétés sélectionnées et améliorées et l'emploi systématique de fertilisants chimiques et de produits de traitements phytosanitaires.

3.1. Description des habitats

3.1.1. Les plantations traditionnelles

Les caféiers y sont disséminés dans une zone arborée d'aspect forestier. Le rajeunissement de la parcelle est assuré par semis naturel ce qui rend toute identification des clones présents impossible. Afin de faciliter la récolte, les arbustes sont le plus souvent taillés en ombrelle.

La strate supérieure d'ombrage est généralement constituée de plusieurs essences, en particulier des bois noirs (*Albizzia lebeck* Benth.), des érythrina (*Erythrina fusca* Lour) et divers acacias (*Acacia* sp.). On peut, à l'occasion, y rencontrer quelques cocotiers (*Cocos nucifera* L.) et manguiers (*Mangifera indica* L.). Fréquemment associés, orangers (*Citrus sinensis* Osbeck) et mandariniers (*Citrus reticulata* Blanco) dominent les caféiers. Dans

⁵ Renseignements communiqués par l'Opération Café.

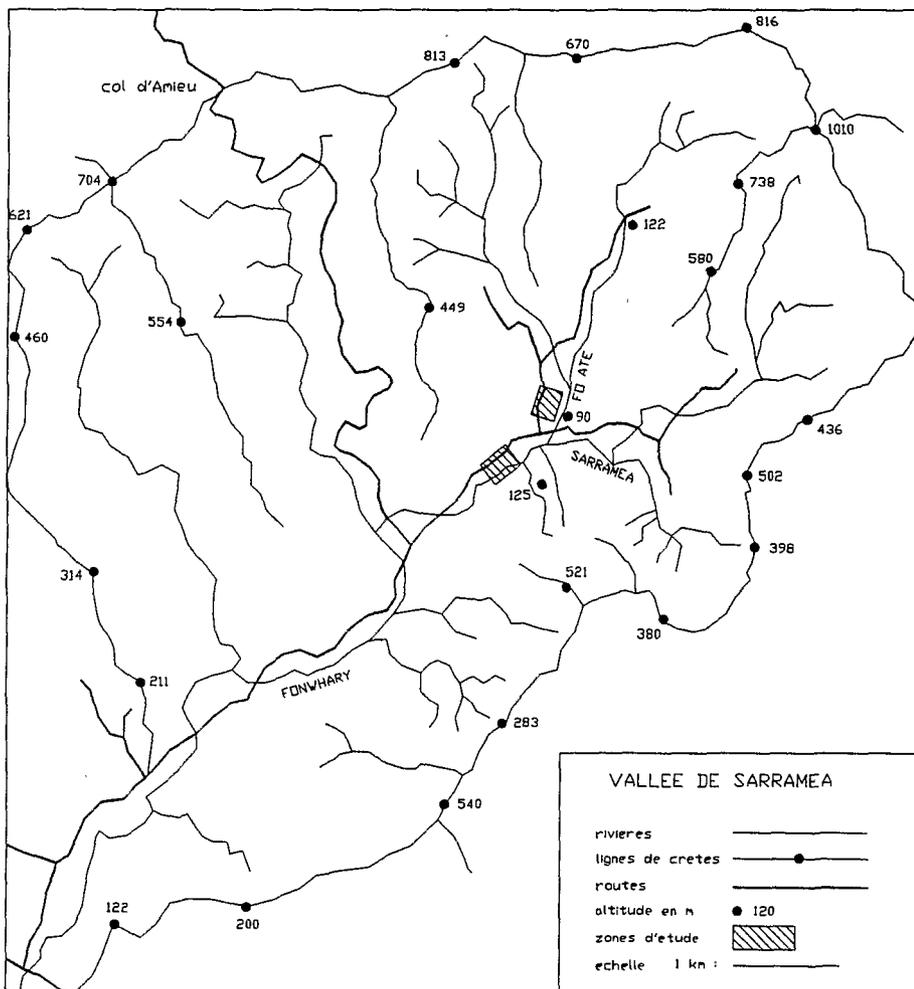
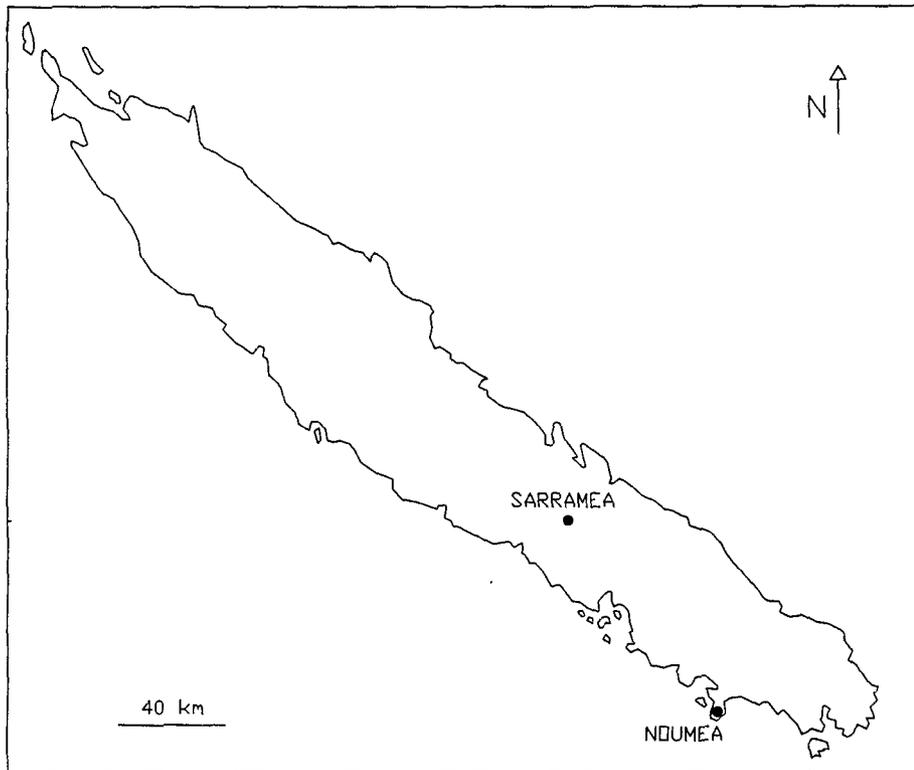


Fig. 3. Plan de situation des stations étudiées.

de nombreuses plantations cette strate intermédiaire agrumicole est remplacée par des bananiers (*Musa sapientum* L.) accompagnés de papayers (*Carica papaya* L.) et d'arbres à pain (*Artocarpus incisus* L.). Au sol, les jeunes plants de caféiers spontanés se mêlent à diverses espèces dont *Solanum torvum* Swartz, *Lantana camara* L., *Sida acutifolia* Stend., *Rubus moluccensis* L., *Impatiens* sp. (FABRES, 1979).

3.1.2. La culture intensive

Les parcelles, de taille très variable mais généralement réduite, sont constituées d'arbustes régulièrement espacés de 2 m et implantés en lignes distantes de 3 m (LEDROIT, 1989a). Les différents clones nécessaires à la fécondation sont répartis de manière plus ou moins régulière. Les plantations nécessitent un entretien régulier. Le sol est périodiquement défriché (3 à 5 fois par an) et reçoit deux apports de fertilisants, en octobre et en mars (LEDROIT, 1989b). La culture est généralement multicaule (3 à 4 tiges).

3.1.3. Stations étudiées

Plusieurs contraintes ont guidé notre choix des caféières étudiées. Afin de pouvoir suivre l'évolution naturelle des populations les parcelles devaient être exemptes de traitement insecticide. Leur accessibilité tout au long de l'année avec un véhicule ainsi que leur proximité, de manière à limiter les déplacements, étaient d'autre part nécessaires.

Ces conditions ont été réunies à 130 km au nord-ouest de Nouméa sur le territoire de la tribu de Petit Couli. La station en habitat découvert est située le long de la Fonwhari ; la plantation traditionnelle dans le vallon de la Fo Até, au pied des plateaux de Dogny, en est distante d'environ 500 m (Fig. 3).

3.1.3.1. Habitat ombragé

La plantation de robusta (P), âgée d'une cinquantaine d'années, est laissée dans un état de semi-abandon. Durant les 18 mois de l'étude, seulement deux récoltes très partielles y ont été effectuées. Certains des caféiers dont la taille a été négligée atteignent jusqu'à 6 m de hauteur. La couverture végétale est essentiellement assurée par les bois noirs (*Albizzia lebeck*

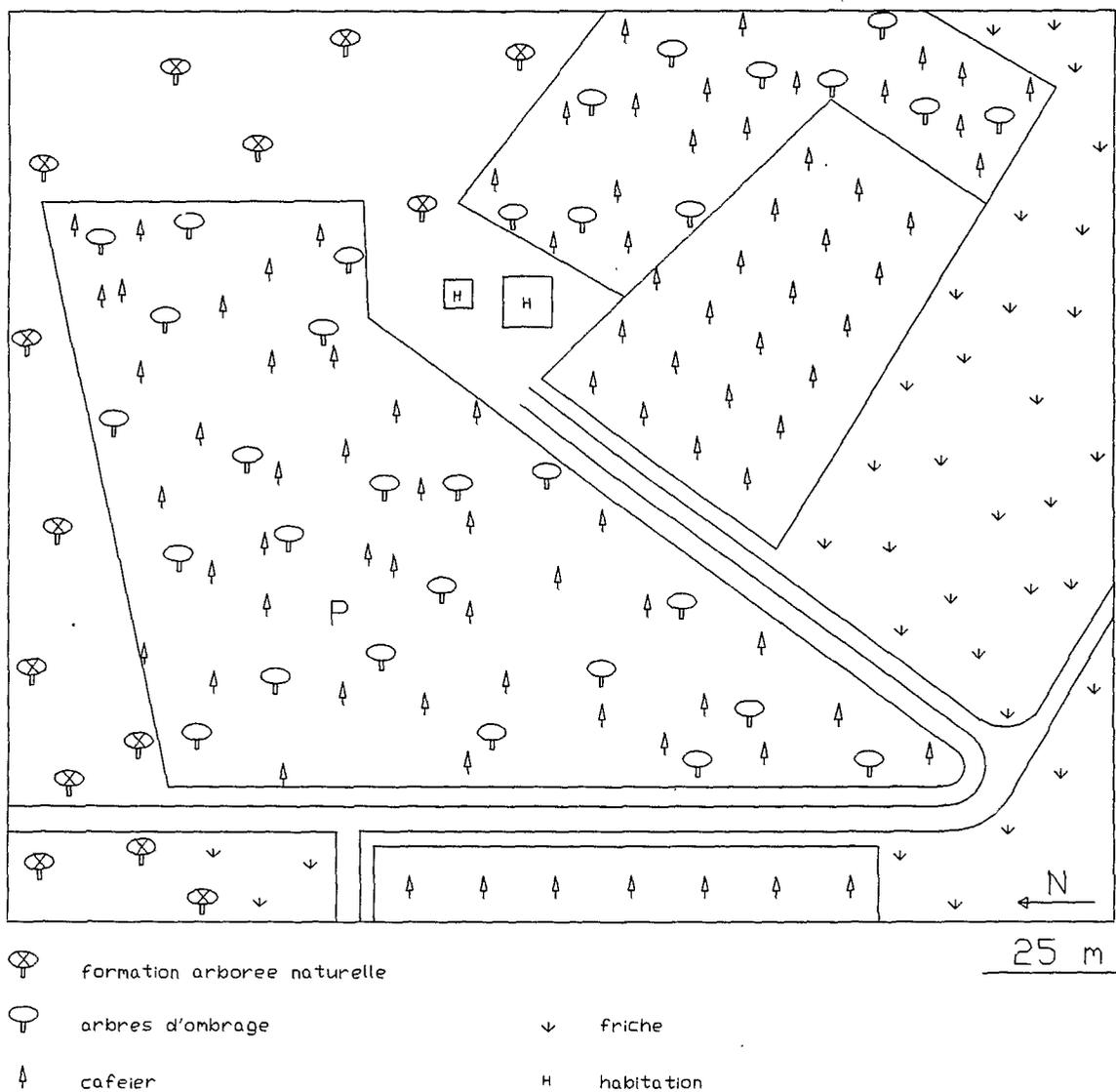


Fig. 4. La station en habitat ombragé dans le vallon de la Fo Até.

Benth.) et des acacias (*Acacia simplicifolia* Druce). On y trouve quelques cocotiers (*Cocos nucifera* L.) et de rares orangers (*Citrus sinensis* Osbeck).

Cette caféière (Fig. 4) qui s'étend sur plus d'un demi-hectare est située sur un terrain présentant une nette déclivité, sur les trente premiers mètres mitoyens à la piste, à l'ouest, qui s'atténue rapidement. Le reste de la parcelle est implanté sur une zone plane légèrement concave en son centre où s'accumulent les eaux de pluie lors des fortes précipitations.

Sur l'ensemble de la superficie de la caféière les arbustes présentent un feuillage fourni et bien vert.

A proximité de la plantation étudiée se trouvent trois autres caféières ; deux sont implantées en habitat découvert, la troisième sous ombrage.

3.1.3.2. Habitat découvert

Il s'agit de deux parcelles de robusta plantées en juillet 1985 (Fig. 5). La parcelle 1 (P1) qui compte 186 caféiers s'étend sur 13 ares. Elle est constituée de deux clones régulièrement répartis : le HB (146 plants) dit clone producteur et le H865 (40 plants) dit clone pollinisateur.

Dans la parcelle 2 (P2) qui couvre 20 ares et compte 260 arbustes, on trouve un pollinisateur supplémentaire : le LD1. Les caféiers des 3 lignées sont distribués de la façon suivante : HB, 185 plants ; H865, 52 plants et LD1, 23 plants. Leur répartition est régulière sur une bonne partie de la caféière. Sur le reste, elle semble avoir été laissée au hasard.

Ces deux caféières, alignées dans leur longueur, sont encadrées au nord-ouest par la route en surplomb, et au sud-est en contrebas, par la Fonwhari. Un drain, mal entretenu, destiné à l'évacuation des eaux de pluies chemine en deçà de la route, à 2 m des caféiers. Il passe entre les deux parcelles, séparées d'environ 6 m, et débouche dans le torrent. Le terrain légèrement en pente vers le vallon est bordé par de grands arbres (15 à 20 m de hauteur) qui l'en séparent. On y trouve des jameloniers (*Sizygium cumini* (L.) Skeels), des manguiers (*Mangifera indica* L.) des bancouliers (*Aleurites moluccana* Willd.) et de rares jambosiers (*Sizygium jambos* (L.) Alston). Sur sa face nord-est, la parcelle 1 est limitée par une zone défrichée de 3 m de large au delà de laquelle s'étend une association végétale de type brousse à niaoulis dégradée (*Melaleuca quinquenervia* (Cav.) Blake) où poussent quelques goyaviers (*Psidium guajava* L.) dominant une strate inférieure essentiellement constituée de graminées sauvages. Du côté sud-ouest, la parcelle 2 est mitoyenne avec une friche où prolifèrent les herbes spontanées et les sensibles (*Mimosa pudica* L. et *Mimosa* sp.).

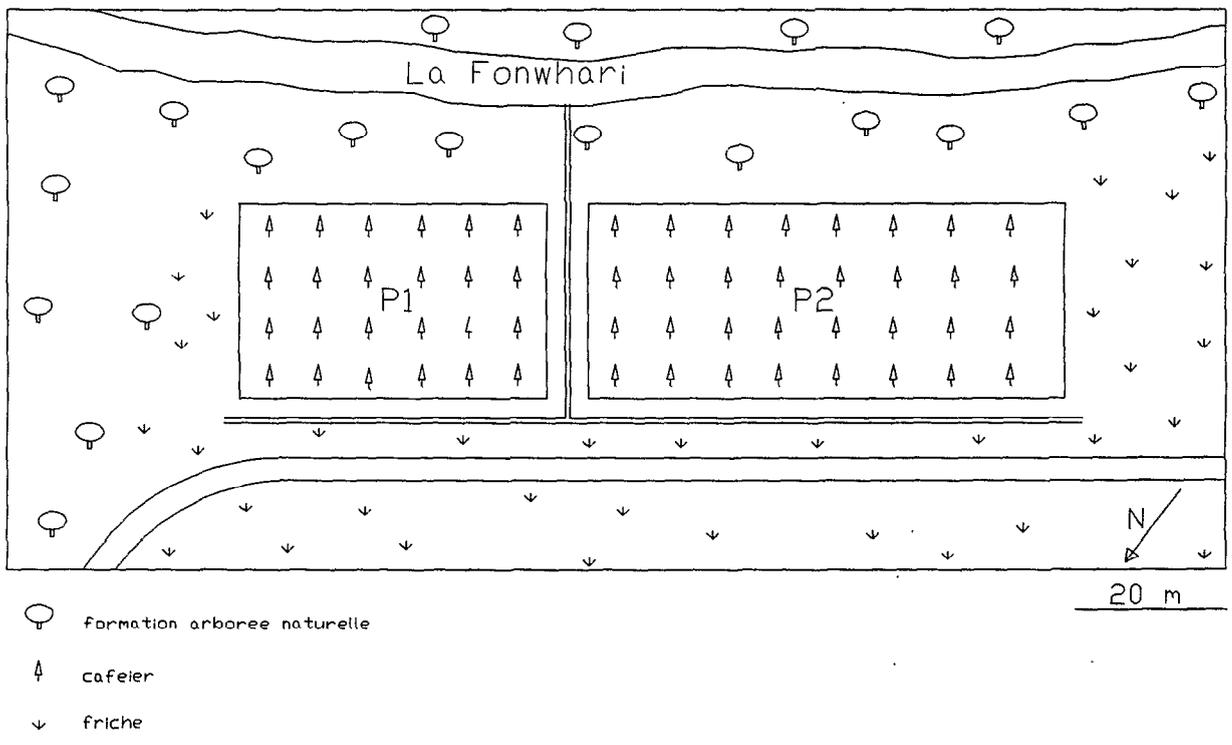


Fig. 5. La station en habitat découvert le long de la Fonwhari.

L'observation de ces deux parcelles dans leur largeur, depuis le drain jusqu'à la bordure d'arbres, montre un gradient dans la taille et la phénologie des caféiers. Ceux-ci, d'une taille moyenne de 1,6 m avec un feuillage jaune et peu fourni le long du drain atteignent, à l'autre extrémité de la plantation, une hauteur moyenne de 3 m et présentent un feuillage vert et bien fourni. La couverture végétale partielle dont profitent les arbustes côté torrent explique sans doute, en partie, leur bon état physiologique. Cependant, il semble que leur distance vis-à-vis du drain en soit le facteur essentiel. En effet, ce dernier, souvent obstrué, retient les eaux d'écoulement. Celles-ci imprègnent le sol dont la capacité de rétention élevée est révélée par la présence de *Carex sp.* Ce stress hydrique est la cause de l'affaiblissement des caféiers qui se manifeste par le gradient observé.

Les caféières les plus proches de ces deux parcelles sont situées au sud à quelques centaines de mètres.

3.1.4. Conclusion

Les deux types d'agrocénoses décrits apparaissent fort différents. La plantation sous ombrage est un système écologique complexe, constitué par l'association de diverses espèces botaniques. De part leur aspect et la richesse des interactions qu'elles impliquent, les caféières traditionnelles s'apparentent plus à la forêt tropicale humide qu'aux parcelles de culture intensive. Celles-ci, sont en effet caractérisées par une structure écologique simplifiée à l'extrême qui se traduit par une végétation monospécifique résultant des pratiques culturales.

3.2. Conditions microclimatiques

Les composantes du milieu habité qui interviennent en modulant l'expression des caractéristiques biologiques propres aux individus (fécondité, physiologie de la reproduction, nombre de générations annuelles, *sex ratio*,...) concourent à limiter l'accroissement des populations d'insectes (CHARARAS, 1970).

Tous ces facteurs qui structurent l'équilibre dynamique d'une espèce sont dépendants des conditions climatiques (WELLINGTON, 1957 ; WELLINGTON *et al.*, 1966 ; WELLINGTON et TRIMBLE, 1984). Aussi, avons-nous attaché une grande importance à la caractérisation des composantes thermohygrométriques et pluviométriques des microclimats propres à chacune des stations considérées. Par microclimat, nous entendons l'ensemble des facteurs physiques qui agissent sur les organismes au niveau de leur habitat (FABRES, 1979).

3.2.1. Le climat en Nouvelle-Calédonie

Le territoire néo-calédonien s'étire dans la zone sud-pacifique entre 19°30' et 22°14' de latitude. Sa nature insulaire, son orientation par rapport aux vents alizés qui soufflent avec une force de 5 à 10 noeuds toute l'année et la présence de reliefs élevés - le mont Panié, point culminant, atteint 1628 m - atténuent le caractère tropical du climat.

Les variations thermiques annuelles de faible amplitude (6 à 7°C en moyenne) déterminent une saison chaude, de décembre à avril, et une saison fraîche, de juin à septembre⁶.

Bien que l'on distingue une saison des pluies de la mi-janvier à la fin juin, les violentes averses sont réparties de manière très hétérogène. En outre, à cette variabilité temporelle s'ajoute un déséquilibre spatial. La Côte Ouest protégée des vents dominants par la chaîne montagneuse est, en effet, beaucoup moins arrosée que la Côte Est. Enfin, le passage aléatoire des cyclones tropicaux augmente le caractère irrégulier des précipitations.

3.2.2. Le microclimat des parcelles étudiées

3.2.2.1. Appareillage utilisé

Nous avons utilisé deux stations météorologiques automatiques⁷ munies, chacune, d'un thermomètre et d'un hygromètre. La station destinée aux parcelles ensoleillées était, en outre, équipée d'un pluviomètre.

Les moyennes horaires thermiques, hygrométriques et pluviométriques stockées en mémoire vive étaient déchargées sur disquettes informatiques, par l'intermédiaire d'un micro-ordinateur, tous les 15 jours.

Le calcul des moyennes mensuelles pour les composantes thermiques et hygrométriques et de la somme des hauteurs de pluie enregistrées ont permis de réaliser les deux graphes et l'histogramme qui constituent la figure 6.

⁶ Renseignements communiqués par le centre de la Météorologie Nationale en Nouvelle-Calédonie et Dépendances.

⁷ Matériel Unidata-Australia, P.O. Box 90, Bentley, 6102 Western Australia.

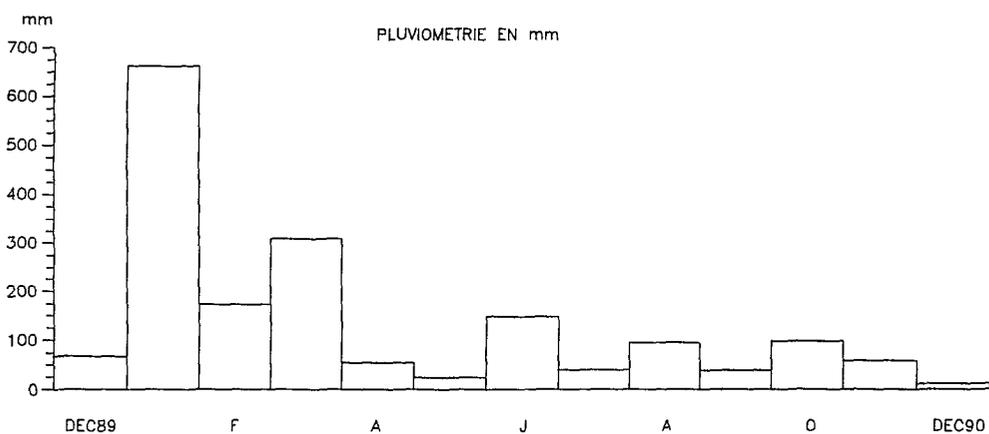
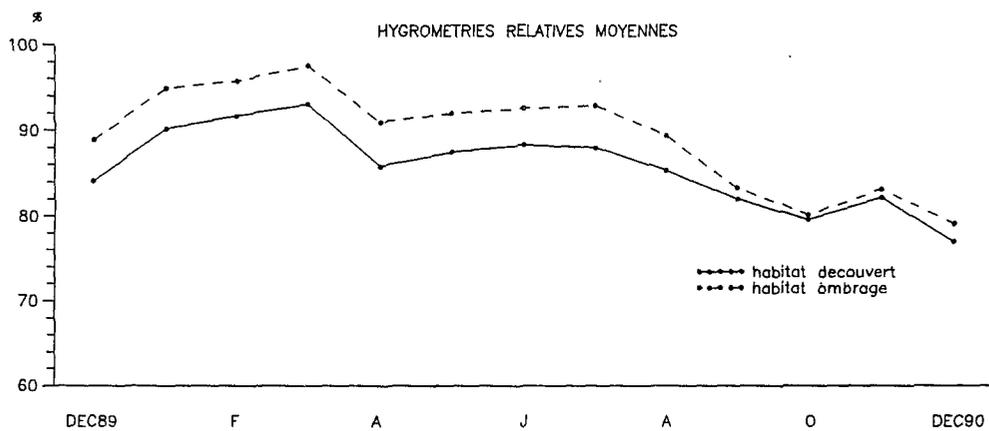
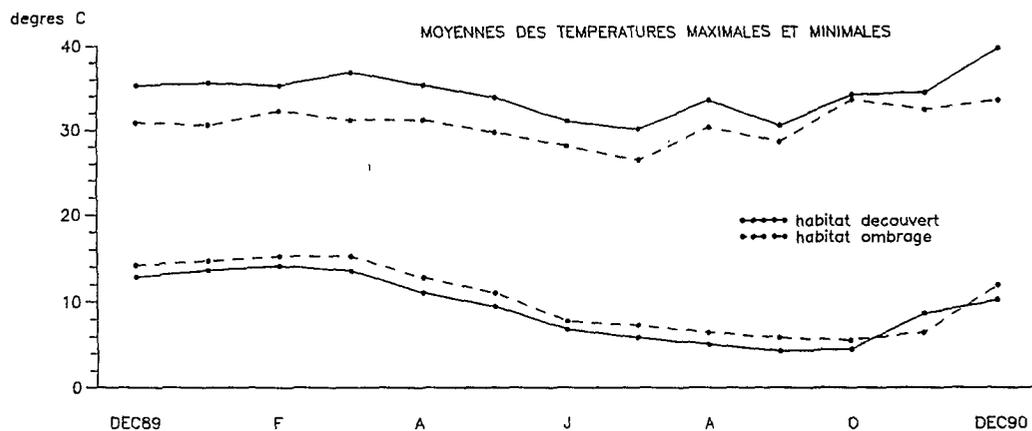


Fig. 6. Caractéristiques microclimatiques des habitats de Sarraméa.

Fluctuations mensuelles des amplitudes thermiques, de l'hygrométrie relative moyenne et de la pluviométrie.

3.2.2.2. La température ambiante

Les enregistrements obtenus rendent compte de la succession d'une saison chaude et d'une saison fraîche.

Les moyennes annuelles des températures enregistrées de décembre 1989 à décembre 1990 en habitat couvert et découvert sont respectivement 20,3°C et 20,6°C. Il semble donc n'exister, selon ce paramètre, qu'une très faible différence entre les deux milieux.

Cependant, la comparaison des moyennes mensuelles maximales et minimales montre de nettes différences entre les deux biotopes. En habitat découvert les températures minimales sont inférieures de 1,1°C, en moyenne sur un cycle annuel, à celles mesurées dans la parcelle ombragée ; excepté en novembre 1990 où cette tendance s'inverse. A l'opposé, les températures maximales, enregistrées dans la plantation découverte durant les heures chaudes de la journée, sont en moyenne annuelle supérieures de 3,6°C à celles mesurées à l'ombre.

Le bilan global annuel calculé par simple différence des températures moyennes horaires enregistrées dans chacune des plantations est d'environ 6°C par jour en faveur de la parcelle ensoleillée.

Cette étude comparative permet de mettre en évidence l'effet tampon joué par la couverture végétale. L'observation de minimales plus basses dans la parcelle ombragée que dans la parcelle ensoleillée durant le mois de novembre, peut être expliquée par l'influence du couvert végétal qui en retarde le réchauffement.

3.2.2.3. L'hygrométrie relative

Les moyennes mensuelles mesurées, toujours supérieures à 75%, permettent de définir deux périodes. La première, de décembre 1989 à août 1990, est caractérisée par de très fortes hygrométries fluctuant de 84 à 98%. Des valeurs plus faibles qui varient de 77 à 83% ont été enregistrées de septembre 1990 à décembre 1990. Les hygrométries moyennes sont systématiquement plus élevées en habitat couvert. Cet écart n'a pas la même valeur toute l'année. Il varie de 4 à 5% durant la première période et de 1 à 2% durant la seconde. Le biotope ombragé est nettement plus humide que le biotope découvert. Outre le rôle de tampon thermique décrit précédemment, la réduction des processus d'évaporation et d'évapotranspiration due à la couverture végétale permet d'expliquer de telles différences.

3.2.2.4. La pluviométrie

Les données enregistrées traduisent le caractère irrégulier des précipitations. L'année 1990 n'a bénéficié que d'une courte saison des pluies de janvier à mars. Après les inondations de janvier (661 mm), les pluies ont été faibles en avril (54,4 mm) et en mai (24 mm). Les faibles valeurs mesurées en avril sont à l'origine de la chute des hygrométries relatives moyennes mesurées dans les deux habitats durant ce même mois.

3.2.3. Conclusion

L'habitat découvert se caractérise par des températures diurnes élevées et, compte tenu de l'abondance des précipitations, par une tendance à de faibles hygrométries. Les amplitudes thermohygrométriques journalières et saisonnières y sont fortement marquées.

La couverture végétale de l'habitat ombragé, malgré son hétérogénéité, minimise les échanges thermiques. L'amortissement du rayonnement solaire direct et des mouvements d'air réduit les processus d'évaporation. Les variations des diverses composantes microclimatiques se trouvent ainsi limitées.

4. CYCLE DE FRUCTIFICATION DU CAFEIER EN NOUVELLE-CALEDONIE

4.1. Introduction

C'est au sein des habitats précédemment décrits que se développe la biocénose d'*H. hampei*.

La dynamique des populations d'un phytophage ne peut être dissociée de l'évolution physiologique de ses plantes hôtes.

Outre la nature strictement monophage de ce Scolytide, tous les individus aux divers stades de leur développement, à l'exception des femelles en phase de dispersion, vivent à l'intérieur des graines de café. Ce trait de biologie, souligne l'intimité des relations établies entre la plante hôte et le séminivore. Aussi, il nous a paru nécessaire de préciser le cycle de fructification des caféiers dans les stations choisies pour cette étude.

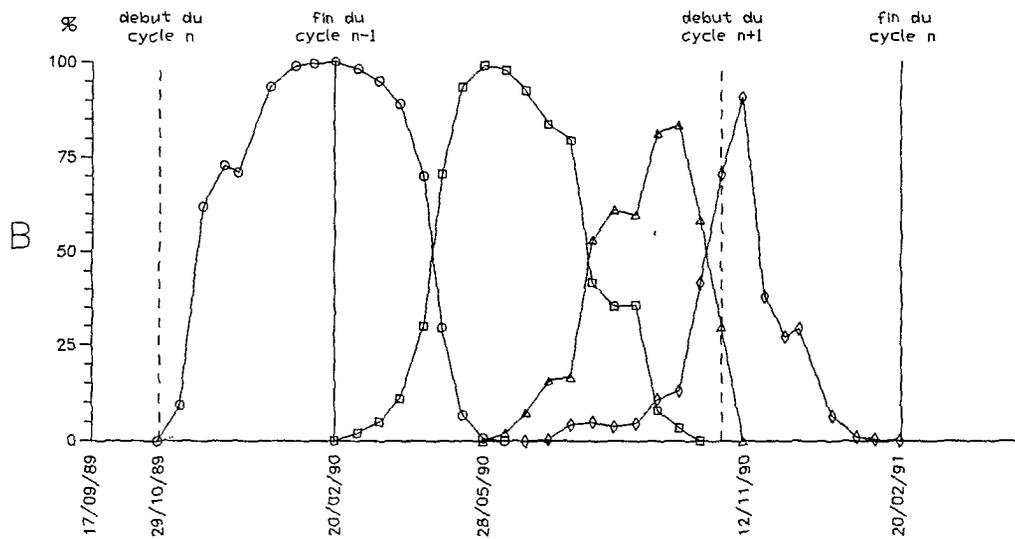
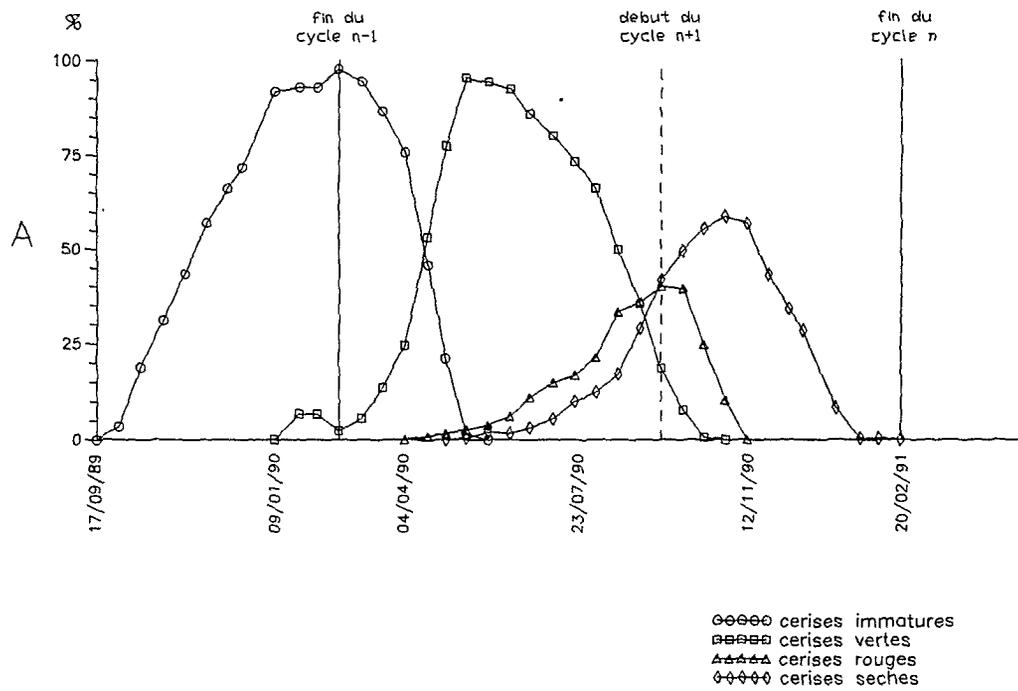


Fig. 7. Cycle de fructification des caféiers dans les habitats de Sarraméa.

A : en habitat découvert
 B : en habitat ombragé

Sur le graphe A le début du cycle n est confondu avec l'axe des ordonnées.

4.2. Méthodologie

Dans chacun des deux habitats étudiés, 50 rameaux choisis au hasard sur 10 arbustes ont été marqués puis suivis de mai 1989 à mars 1991 avec une fréquence de 15 jours. Afin de rendre compte le plus fidèlement possible de la situation, nous sommes intervenus auprès des caféiculteurs de façon à ce que les récoltes aient lieu de manière habituelle. Ces observations nous ont permis de déterminer le cycle de fructification des caféiers. Les cerises à différents stades de maturation ont été dénombrées à chaque noeud et réparties suivant 4 classes :

- cerises vertes avec un endosperme immature (aqueux) mesurant au moins 0,5 cm de long,
- cerises vertes avec un endosperme vitrifié,
- cerises rouges avec un endosperme mature,
- cerises sèches avec un endosperme en voie de dessiccation.

Les dates de floraison ont été déterminées de la même manière.

La différenciation des cerises vertes des deux premières catégories est basée sur la coloration légèrement plus foncée de la pulpe - due à sa teneur en eau très élevée - des baies présentant des graines immatures.

4.3. Résultats

Les résultats obtenus font l'objet des figures 7A et 7B qui représentent l'évolution au cours du temps de la proportion des différentes classes de cerises présentes sur les rameaux. Le recouvrement des cycles de fructification successifs nous a poussé, dans un souci de clarté, à n'en représenter qu'un seul sur ces figures. Néanmoins, les traits verticaux pleins et pointillés qui matérialisent respectivement la fin et le début d'un cycle rendent compte de ce phénomène.

Le nombre de floraisons annuelles (5 à 10 en plantation ensoleillée contre 3 à 6 sous ombrage), leur durée (quelques jours à 2 semaines) et leur intensité soumises à l'influence des précipitations sont très variables. En habitat découvert celles-ci ont généralement lieu de la fin mai à la fin octobre. Dans les caféières traditionnelles les premières fleurs n'apparaissent que vers la fin du mois d'août ; les dernières fleurs tombent au début décembre. Cette précocité

des floraisons dans les parcelles ensoleillées se traduit par un décalage d'environ un mois et demi dans l'apparition des premières cerises immatures entre les deux habitats. Si la vitrification de l'endosperme débute avec cette avance d'un mois et demi en habitat ouvert, ces premières cerises vertes tombent pour la plupart. Il s'agit là d'un phénomène naturel de délestage ; l'action du scolyte ne se manifeste de manière significative que sur les fruits dont les graines ne sont pas encore formées. Bien que présent dans les caféières sous ombrage, ce processus de délestage physiologique n'apparaît pas sur la figure 7B. Celui-ci est, en effet, beaucoup moins intense du fait d'un effectif moyen de cerises par glomérule plus faible.

Environ douze mois plus tard, au début du mois d'octobre, la majorité des baies a atteint sa maturité. La simultanéité des maturations dans les deux types de plantation peut être expliquée par l'influence du couvert végétal. Celui-ci limite l'amplitude des variations thermohygrométriques en habitat traditionnel et accélère ainsi le processus de maturation. Puis, les cerises se dessèchent peu à peu et tombent au sol. A la fin février, environ dix-sept mois après leur apparition, les dernières cerises ont disparu des rameaux.

La comparaison des figures 7A et 7B montre une très nette différence dans l'évolution des proportions de cerises rouges et sèches. Il est, à ce sujet, nécessaire de préciser que la plantation ombragée n'a fait l'objet que de deux récoltes très partielles durant la durée de l'étude. Au contraire, les cerises rouges des caféières ensoleillées ont subi quatre cueillettes sur chacune des deux années 1989 et 1990. Celles-ci sont à l'origine des faibles taux de cerises rouges répertoriés en habitat découvert.

4.4. Conclusion

Excepté le décalage d'un mois et demi dans l'apparition des baies immatures, le cycle de fructification des caféiers paraît être indépendant de l'habitat considéré.

La durée de dix-sept mois, nécessaire à la réalisation du cycle complet, implique un recouvrement des fructifications successives. Durant la période de décembre à janvier, suite aux récoltes et à la chute des baies sèches, il ne subsiste qu'un nombre limité de cerises sur les caféiers. Cependant, leur présence permanente, favorisée par des récoltes souvent partielles et qui ne touchent que les cerises rouges (les vertes et les sèches sont laissées sur les rameaux), assure le maintien *in situ* des populations du Scolyte des grains de café.

CHAPITRE 2

PRESENTATION DU RAVAGEUR :

LE SCOLYTE DES GRAINS DE CAFE, *HYPOTHENEMUS HAMPEI* FERR.

1. HISTORIQUE

Hypothenemus hampei Ferr. est un Coléoptère Scolytide strictement inféodé au genre *Coffea*. Ce séminivore qui s'alimente et se développe exclusivement aux dépens des graines de café a vraisemblablement suivi l'extension de cette culture dans la zone intertropicale à partir des plateaux éthiopiens, lieux d'origine de sa plante hôte.

Bien que décrit en 1867 par l'entomologiste autrichien Ferrari (SCHMITZ et CRISINEL, 1957), le Scolyte des grains de café ne fut observé pour la première fois *in situ* qu'en 1901 au Gabon (FLEUTIAUX, 1901 *in* BEILLE, 1925). Peu à peu sa présence est signalée dans toute l'Afrique, au Tchad (CHEVALIER, 1947), au Cameroun (LEPLAE, 1928), en Ouganda et en Angola (HAGEDORN, 1910 *in* TICHELER, 1961), au Burkina-Faso (BEILLE, *op. cit.*), au Kenya (WILKINSON, 1928 *in* SCHMITZ et CRISINEL, *op. cit.*). En 1909, il est découvert sur l'île de Java en Indonésie (VAN DER WIELE, 1909 *in* ROEPKE, 1919). Introduit au Brésil en 1919 (NEIVA *et al.*, 1924), il envahit rapidement les caféières de l'Amérique latine (BORBON-MARTINEZ, 1989). Arrivé sur le continent asiatique en Malaisie, probablement en 1919 (CORBETT, 1933), sa présence est rapportée, dès 1930, en Inde dans le sultanat de Mysore (KUNHI KANNAN, 1930).

Aujourd'hui, seule la Papouasie Nouvelle-Guinée semble demeurer indemne de ce ravageur.

Depuis 1924, *H. hampei* est considéré comme l'ennemi majeur de la caféiculture. "*L'un des ennemis les plus redoutés actuellement dans les plantations de Café est un tout minuscule Insecte, le Stephanoderes coffeae.*" (SCHOUTEDEN, 1924).

L'évaluation des dégâts dans divers pays producteurs confirme la réputation du séminivore. Ainsi, en Malaisie en 1933, CORBETT (*op. cit.*) estime à 26% les pertes en cerises pour des taux d'infestations de 50%. JERVIS (1939) au Tanganyika et INGRAM (1968) en Ouganda, rapportent que suivant la saison et l'importance de la fructification jusqu'à

90% des fruits peuvent être infestés. Dix ans après son introduction accidentelle aux Philippines, la proportion de cerises «scolytées» (terme consacré) variait, en 1973, de 38 à 97% (MORALLO-REJESUS *et al.*, 1981). Suite aux pullulations du séminivore au début des années 80, les exportations de café jamaïcain chutent de 21% (REID et MANSINGH, 1985).

Découvert en 1948 en Nouvelle-Calédonie dans la région de Gomen au nord-ouest de la «Grande Terre» (BUGNICOURT, 1950), il avait envahi, en 1953, la presque totalité de ce territoire (COHIC, 1958). Sa monophagie et son potentiel de multiplication élevé ainsi que des conditions très favorables à son installation sont à l'origine de la rapide extension des populations et des sérieux dégâts causés par ce phytophage. Dès 1950, BUGNICOURT (*op. cit.*) écrivait à propos des plantations de Hienghène, Tipindjé, Ouabatché et Pouébo situées au nord-est du territoire : "*Il n'est pas rare d'observer des verticilles où toutes les baies sont parasitées.*" Des comptages de cerises scolytées, réalisés dans plusieurs caféières de la Côte Est, de la «Chaîne» et de la Côte Ouest en septembre 1964 et février 1965, révélaient l'omniprésence d'*H. hampei* et des taux d'infestations pouvant atteindre 94% (COCHEREAU, 1965).

La coexistence de *C. arabica* et *C. canephora robusta* présentant une floraison et une maturation décalées dans les mêmes zones de culture, voire dans les mêmes plantations, "...se traduit par la présence de cerises sur les caféiers durant toute l'année et assure au scolyte un développement pratiquement continu." (HAMMES, 1966). A aucun moment il n'est, en effet, possible de trouver une période d'au moins deux mois sans cerise. En outre, la persistance des parcelles traditionnelles sous ombrage abandonnées à la brousse à partir de 1965 et l'exploitation incomplète de nombreuses plantations (COCHEREAU, *op. cit.*) constituent un inépuisable foyer de contamination.

Un programme de lutte chimique a été développé, dès 1967, pour limiter les pullulations de ce phytophage. Les traitements sont assurés par le Service de l'Agriculture qui a dû se doter de nombreux agents de terrain. Cependant, les foyers d'infestations restent souvent inaccessibles et la topographie de certaines plantations rend impossible tout traitement rationnel.

Malgré la récente découverte, en 1987, d'un phénomène de résistance d'une fraction des populations néo-calédoniennes d'*H. hampei* à l'endosulfan (BRUN et RUIZ, 1987 ; BRUN *et al.*, 1989), pesticide le plus employé, son utilisation encore largement répandue favorise l'extension des caractères de résistance au sein des populations.

2. TAXONOMIE DU RAVAGEUR

D'après BALACHOWSKY (1949) la position systématique du Scolyte des grains de café, *Hypothenemus hampei* Ferr., est la suivante :

Ordre	<i>Coleoptera</i>
Division	<i>Polyphaga</i>
Sous-Ordre	<i>Rhynchophora</i>
Super-Famille	<i>Scolytoidea</i>
Famille	<i>Scolytidae</i>
Sous-Famille	<i>Ipinae</i>
Super-Tribu	<i>Ipini</i>
Tribu	<i>Cryphalina</i>
Genre	<i>Hypothenemus</i> (= <i>Stephanoderes</i>)
Espèce	<i>hampei</i>

L'espèce fut décrite par Ferrari (1867) comme *Cryphalus hampei*. Après de nombreux débats, ROEPKE (1919) et SAMPSON (1923) mirent en synonymie *Stephanoderes coffeae* Hagedorn et *Stephanoderes hampei* Ferr. Dès 1924, DA COSTA LIMA (1924) propose d'unifier les genres *Stephanoderes* et *Hypothenemus*. Il faudra cependant attendre les travaux de BROWNE (1963 in KOCH, 1973) pour que la confusion autour de la taxonomie du Scolyte des grains de café soit terminée.

Outre les dénominations précédemment citées, il fut présenté comme :

Xyleborus coffeivorus Van der Weele (DA COSTA LIMA *op. cit.*)

Xyleborus coffeicola Campos Novaes (LE PELLELY, 1968)

3. CYCLE DE DEVELOPPEMENT

D'après une étude que nous avons réalisée durant les mois d'avril, mai et juin 1990 dans une parcelle de l'habitat ensoleillé soumise aux conditions climatiques naturelles et les données bibliographiques recueillies (HARGREAVES, 1935 ; BERGAMIN, 1943 ; TICHELER, 1961 ; MORALLO-REJESUS et BALDOS, 1980 ; BARTRA *et al.*, 1982 ; BAKER, 1985 ; BORBON-MARTINEZ, 1989) le cycle de développement d'*H. hampei* Ferr. peut être résumé ainsi :

j = 0	infestation d'une cerise
j = 3	ponte des 1 ^{er} oeufs
j = 15	éclosion des 1 ^{ères} larves
j = 45	début des nymphoses
j = 60	dispersion des femelles de 1 ^{ère} génération

Ce schéma introduit uniquement les individus issus du premier amas d'oeufs.

Les durées rapportées ne représentent qu'un ordre de grandeur. En effet, la vitesse de développement des différents stades est très variable suivant les conditions thermiques.

4. DESCRIPTION MORPHOANATOMIQUE DES DIFFERENTS STADES

L'oeuf est blanc laiteux de forme elliptique. Il mesure en moyenne 0,60 mm de long et 0,30 mm de large (CORBETT, 1933).

La larve néonate (0,75 mm de long sur 0,25 mm de large) est de type éruciforme. Elle est apode et fortement arquée. Le système trachéen qui comprend neuf paires de stigmates, une paire prothoracique et huit paires abdominales, est de type péripneustique (MBONDJI, 1973). Ses mandibules très sclérifiées articulées latéralement lui permettent de s'alimenter de l'endosperme dès son éclosion.

En 1943, BERGAMIN (*op. cit.*) détermine le nombre de stades larvaires en mesurant la largeur de la capsule céphalique en fonction de la largeur du corps. Il trouve ainsi un stade chez le mâle et deux chez la femelle. Selon HERNANDEZ et SANCHEZ (1978a et b), il y

aurait deux stades larvaires chez le mâle et trois chez la femelle. Ces dernières données nous ont été confirmées en 1990 (TI A HING, comm. pers.).

Parvenue à son complet développement, la larve s'immobilise et cesse de s'alimenter. C'est le stade prénympgal.

La nymphe est de type libre, semi-obtectée, de coloration blanchâtre. La taille de la femelle, en moyenne 2,1 mm, est une fois et demie supérieure à celle du mâle (HARGREAVES, 1935). "*La réduction du nombre de stigmates à 6 paires, ..., la place parmi les espèces hypopneustiques.*" (MBONDJI, 1973).

Les imagos des deux sexes se distinguent facilement par leur taille. Les mâles mesurent en moyenne 1,3 mm de long contre 1,7 mm pour les femelles (Fig. 8) (MORALLO-REJESUS et BALDOS, 1980). Les mâles sont brachyptères, leurs ailes membraneuses réduites les rendant inaptes au vol. Leurs yeux sont, d'autre part, constitués d'un faible nombre d'ommatidies (MBONDJI, 1974).

Les élytres des adultes des deux sexes portent de nombreuses soies orientées vers l'arrière et toujours alignées.

La tête globuleuse, cachée sous le pronotum, est ornée de deux antennes coudées terminées en massue.

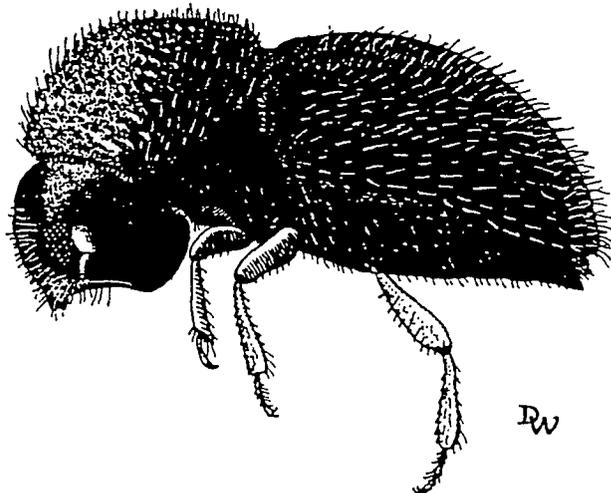


Fig. 8. *Hypothenemus hampei*, imago femelle (x5)⁸.

⁸ Gravure tirée de LE PELLEY, 1968.

CHAPITRE 3

BIOLOGIE ET ECOLOGIE DU SEMINVORE

L'étude de la biologie d'*H. hampei* a donné lieu à de multiples monographies, tant à Java qu'au Brésil ou en Afrique, qui témoignent de l'intérêt suscité par ce ravageur. Les diverses informations contradictoires et les imprécisions relevées à la lecture de cette abondante bibliographie nous ont amené à développer des expérimentations, au laboratoire et sur le terrain, afin de déterminer quelques-unes des composantes bioécologiques qui nous ont paru essentielles pour la compréhension du cycle évolutif de ce phytophage.

1. MATERIEL BIOLOGIQUE ET METHODES

1.1. Les cerises de café

Saines ou scolytées et à différents stades de maturation, elles ont toutes été récoltées dans la parcelle 1 de la station en habitat découvert décrite précédemment (Chap. 1, § 3.1.3.2.).

1.2. Boîtes à émergences

Le dispositif expérimental est réalisé à partir de boîtes en polystyrène, de 7 cm de diamètre et de 5,5 cm de profondeur, noircies à la laque glycérophtalique de manière à les rendre opaques à la lumière. A la base de chacune d'elles, un tube transparent est embranché. Des cerises de café scolytées récoltées sur le terrain sont entreposées dans ces boîtes à émergences. Les insectes qui sortent des baies sont attirés par la lumière et gagnent le tube transparent.

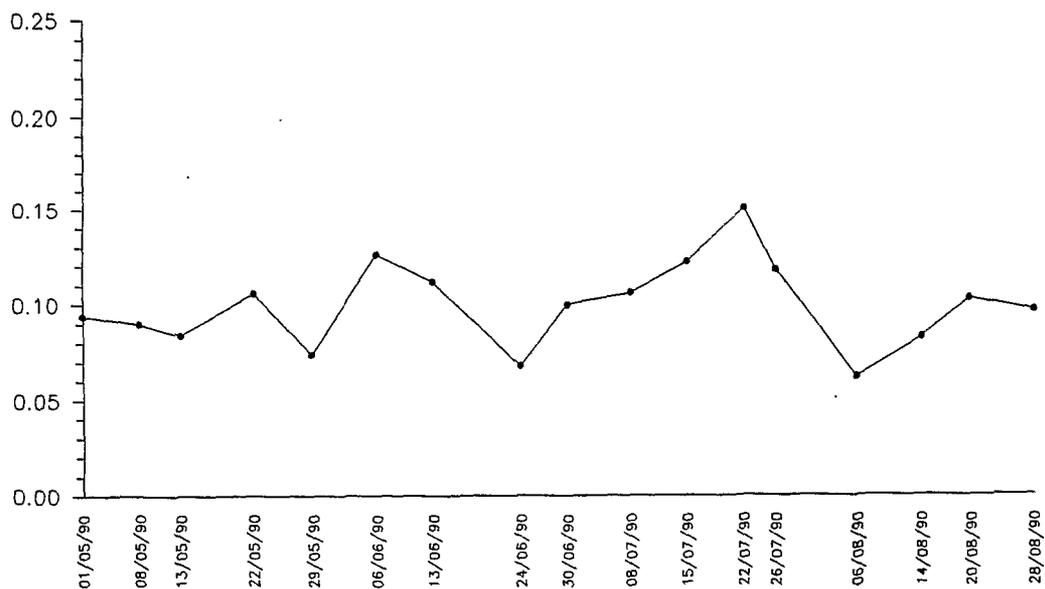


Fig. 9. Evolution de la fréquence relative des mâles par rapport à la population imaginaire durant les mois de mai à août inclus.

Tab. 1. Etude de la longévité chez 5 mâles et du nombre de femelles fécondées par ces 5 mâles.

n° mâle	longévité en jours	nombre de femelles fécondées
1	47	128
2	36	81
3	24	70
4	52	121
5	49	116

1.3. Les scolytes

Les femelles colonisatrices sont collectées dans les tubes transparents des boîtes à émergences. Par femelles colonisatrices, nous entendons les insectes qui quittent leur cerise d'émergence de leur propre chef.

De manière à disposer d'imagos à divers stades de développement, des nymphes mâles et femelles ont été extraites de cerises. Elles ont, ensuite, été disposées dans des boîtes de Pétri (9 cm de diamètre) dont le fond avait préalablement été tapissé de papier filtre humide. Dès leur émergence, les imagos étaient placés, suivant leur sexe, dans deux petites boîtes en polystyrène (2 cm de diamètre et 0,6 cm de profondeur) contenant de l'endosperme de café concassé comme substrat nourricier et disposées à l'obscurité.

Toutes les expérimentations ont été initiées à 14 heures dans les conditions thermohygrométriques suivantes :

$$T^{\circ} = 24 \pm 2^{\circ}\text{C}$$
$$\text{H.R.} = 80 \pm 10\%$$

2. PROPORTIONS DES SEXES, FECONDATION ET OVOGENESE

2.1. Le *sex ratio*

Les populations d'*H. hampei* sont caractérisées par une disproportion des sexes en faveur des femelles (HARGREAVES, 1926 ; BERGAMIN, 1943 ; LE PELLEY, 1968). En pleine période de multiplication lorsque le nombre de baies saines disponibles est pléthorique, le rapport mâles/adultes ne dépasse jamais 15%. Cette répartition des sexes semble soumise à une régulation très stricte car ce rapport varie très peu au sein des populations tout au long de l'année (Fig. 9). LEGRAND *et al.* (1987), JUCHAULT et MOCQUARD (1988) et JUCHAULT et LEGRAND (1989) ont montré, chez divers Crustacés Oniscoïdes, la complexité de tels processus de régulation faisant intervenir de manière conjointe des facteurs épigénétiques - de nature abiotiques (température, photopériode, salinité, pH, régime alimentaire, ...) ou biotiques (substances émises par les individus de la même espèce ou par l'hôte animal ou végétal) qui agissent sur la gamétogenèse des femelles ou sur le zygote même

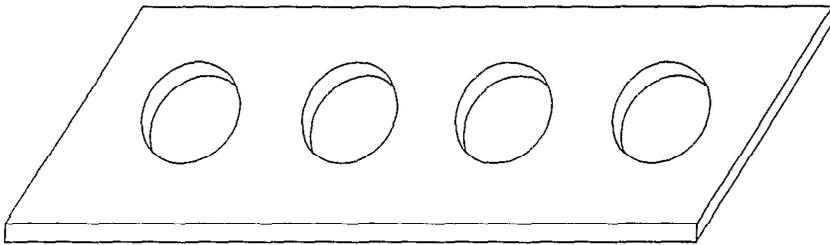


Fig. 10. Dispositif expérimental utilisé pour l'étude de l'accouplement en fonction de l'âge des adultes.

- des systèmes polygéniques de détermination du sexe et la présence chez certaines espèces d'une bactérie endocellulaire féminisante.

A l'inverse des observations rapportées par TICHELER (1961), nous n'avons pu mettre en évidence de phénomène de protandrie. Au contraire, lors de l'émergence des mâles, des femelles vierges sont toujours présentes.

5 mâles maintenus en élevage ont fécondé chacun au moins 70 femelles à raison de 2 par jour en moyenne (Tab. 1) sur les ♂ qui leur étaient fournies, avec des extrêmes de 0 et 6. Nos résultats sont beaucoup plus élevés que ceux avancés par FRIEDERICHS (1925) et SLADDEN (1934) pour lesquels un mâle pouvait féconder en moyenne 13 femelles.

La faible représentation des mâles dans la population ne constituerait donc pas un facteur limitant la cinétique de croissance des effectifs.

2.2. Maturation sexuelle et accouplement

2.2.1. Méthodologie

Le dispositif expérimental (Fig. 10) est constitué d'une plaquette de plexiglass (7,6 cm x 2,6 cm) de 2 mm d'épaisseur percée de quatre orifices de 1 cm de diamètre et distants de 1 cm. Les adultes sont disposés par couples dans chacune des logettes ainsi aménagées. Ce montage est inséré entre deux lames de préparation microscopique. L'ensemble est maintenu en place par des morceaux de ruban adhésif.

Des imagos mâles âgés de 8 jours et femelles âgés de 5 jours ont ainsi été testés avec des adultes du sexe opposé âgés de moins de 24 heures, de 24 à 48 heures et de 48 à 72 heures.

Afin de recréer des conditions aussi proches que possible de celles rencontrées dans le milieu naturel, de l'endosperme de café concassé était déposé dans chacune des logettes. De nombreuses tentatives ont été nécessaires afin de déterminer la quantité d'endosperme à utiliser. Celle-ci doit, en effet, être telle que les insectes puissent se mouvoir mais soient contraints, lors de leurs déplacements, de déblayer le broyat, édifiant ainsi des galeries. Enfin, les tests ont été effectués en obscurité complète.

Au bout de 24 heures les individus sont retirés du dispositif. Chaque femelle est mise en présence d'une cerise verte saine jusqu'à infestation de celle-ci. Vingt jours plus tard, ces cerises sont disséquées et l'état fécondé ou non des femelles défini par la présence ou l'absence

Tab. 2A.

âge des femelles	répétitions	nombre de femelles fécondées
de 48 à 72 h	10	10
de 24 à 48 h	10	10
moins de 24 h	10	10

Tab. 2B.

âge des mâles	répétitions	nombre de femelles fécondées
de 48 à 72 h	10	10
de 24 à 48 h	10	9
moins de 24 h	10	10

Tab. 2. Essais d'accouplements entre adultes vierges en fonction de leur âge.

A : mâles âgés de 8 jours

B : femelles âgées de 5 jours

de larves. Nous n'avons, en effet, pu mettre en évidence aucun phénomène de parthénogenèse parmi les populations étudiées.

2.2.2. Résultats

L'analyse du tableau 2A montre que les femelles âgées de moins de 24 heures sont susceptibles de s'accoupler et d'être fécondées. De même, les mâles du même âge sont capables de féconder les femelles (Tab. 2B).

Ainsi, quelques heures seulement après leur émergence, la sclérification des pièces génitales externes mâles et femelles est suffisante pour permettre l'accouplement. La maturation physiologique des organes génitaux internes arrivée à son terme chez les adultes des deux sexes permet la fécondation des femelles.

2.2.3. Discussion

En conditions naturelles la fécondation a toujours lieu dans une graine (HUTSON, 1939 ; BUGNICOURT, 1950 ; HAMMES, 1966). Nos observations au laboratoire nous ont permis de constater que l'obscurité totale, un contact étroit avec les parois d'une galerie et la présence d'endosperme de café sont en effet indispensables à la réalisation des accouplements. La suppression de l'un de ces trois facteurs inhibe tout comportement de parade.

Après seulement quelques heures de vie imaginale, les femelles s'accouplent, dans leur baie d'émergence, avec leurs propres frères.

Bien qu'en fin de phase de maturation des baies, aux derniers jours d'octobre, et durant les deux mois suivant la dernière récolte, en décembre et janvier, un certain nombre de cerises sèches présente plusieurs trous de pénétration, les individus présents dans une baie sont en règle générale tous issus d'une même femelle. Un tel mode de reproduction, essentiellement basé sur des accouplements de type frère-soeur pose le problème du maintien de la variabilité génétique au sein de l'espèce, même si cette consanguinité n'est pas stricte.

Faut-il supposer, ainsi que le suggère SLADDEN (1934), que seuls quelques cas de fécondation inter-lignées associés à une diversité génique très importante suffisent à contrebalancer les effets de taux de consanguinité aussi élevés?

Ou bien, existe-t-il, ainsi que le propose BIEMONT (1973, 1974, 1975a et b) chez la drosophile (*Drosophila melanogaster*) et la Bruche du haricot (*Acanthoscelides obtectus* Say)

un complexe génique particulier responsable de la répression des divisions cellulaires dans les premiers stades du développement embryonnaire des zygotes consanguins présentant certaines homologies génétiques?

2.3. Ovogenèse

L'espèce est synovogénique, l'ovogenèse ne débutant qu'après l'émergence. Aux environs du douzième jour de la vie imaginale 1 à 2 ovocytes en cours de vitellogenèse sont observables dans les ovarioles. Cet état physiologique particulier est accompagné par un processus d'inversion des tropismes responsable de la sortie des cerises des individus femelles, que ceux-ci se soient ou non accouplés. Il ne semble donc y avoir aucun effet de stimulation des premières étapes de l'ovogenèse par la copulation, ni de modification du comportement de sortie des baies.

Cette inversion des réactions comportementales n'est cependant pas systématique. Une fraction des femelles reste, en effet, dans la cerise d'émergence et dépose sa ponte dans la graine où elle a effectué son propre développement, soit dans la seconde graine du fruit qu'elle gagne en perforant les deux endocarpes.

3. DISPERSION

3.1. Sortie de la baie d'émergence

3.1.1. Méthodologie

Les résultats ont été acquis par simple dénombrement heure par heure des femelles colonisatrices dans les boîtes à émergences. L'expérimentation s'est étalée sur douze jours durant lesquels 1201 sorties ont été répertoriées.

Les données ainsi acquises font l'objet de la figure 11 (histogramme en trait plein).

3.1.2. Résultats Discussion

Sur les 1201 scolytes dénombrés seuls 3 étaient de sexe mâle. Ce résultat demande confirmation. Cependant, il laisse supposer que certains mâles sont susceptibles de participer à

la dispersion des populations, même si leur champ d'exploration est limité du fait de leur inaptitude au vol.

Les sorties des cerises qui s'effectuent toujours par le trou de pénétration établi par la femelle fondatrice ont lieu uniquement durant la photophase (CORBETT, 1933 ; MORALLO-REJESUS et BALDOS, 1980). Elles débutent, de manière significative, entre 9 et 10 heures pour se terminer vers 17 heures, avec un pic très prononcé entre 13 et 14 heures. Durant la réalisation de ces travaux, en novembre 1990, la période diurne s'étale de 5h30 à 18h30. Ces observations suggèrent l'existence d'un seuil de photosensibilité propre aux insectes. En deçà et au delà de ce seuil, le processus d'inversion du phototropisme, nécessaire à la dispersion des femelles colonisatrices, serait inhibé.

Un lot de cerises rouges scolytées et un lot de cerises rouges saines ont été déposés à quelques centimètres l'un de l'autre dans une boîte en polystyrène et maintenus en complète obscurité durant 7 jours. A l'issue de l'expérience, de très nombreuses cerises saines avaient été infestées. Bien qu'elles doivent être appréciées avec beaucoup de prudence du fait de la suppression de tout cycle photopériodique et du stress causé aux insectes, ces sorties obtenues en obscurité totale au laboratoire nous conduisent à envisager l'hypothèse d'une possible dispersion durant la nuit.

3.2. Le vol de colonisation

3.2.1. Méthodologie

3.2.1.1. Etude de la répartition des vols

Après une expérimentation préliminaire effectuée en laboratoire visant à tester leur efficacité, des pièges, destinés à capturer les insectes en vol, ont été réalisés à l'aide de 12 panneaux de tulle de 20 cm de côté recouverts de glu entomologique. Ceux-ci ont été fixés sur des fils de fer tendus entre 2 piquets métalliques à différentes hauteurs (1,8 m, 2,2 m, 2,6 m et 3 m). Les scolytes piégés y étaient dénombrés toutes les heures.

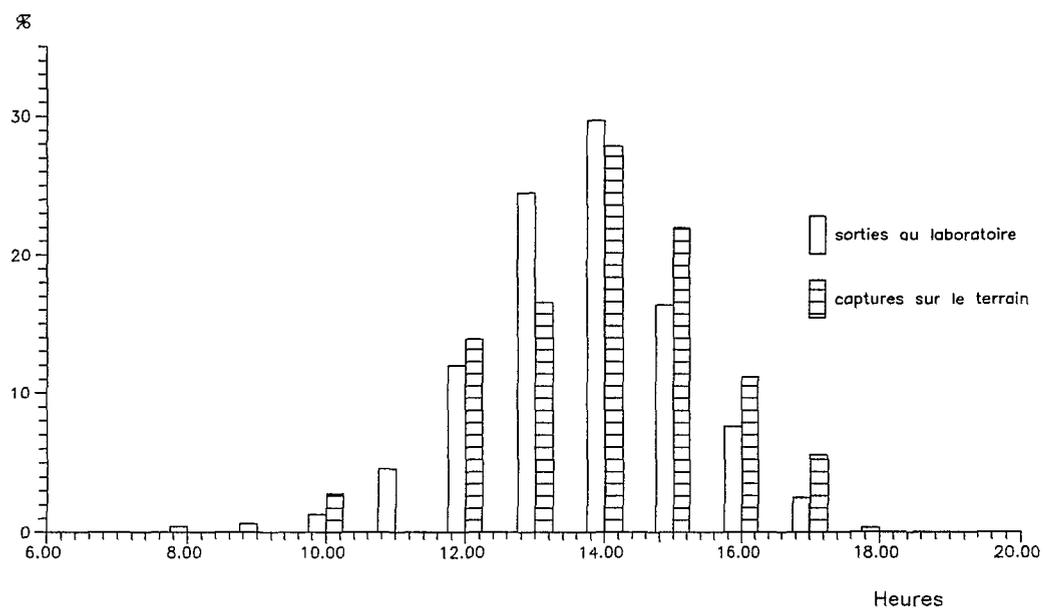


Fig. 11. Distribution des fréquences relatives de l'activité de dispersion des femelles colonisatrices.

3.2.1.2. Etude de la fréquence des vols

3.2.1.2.1. Chez les femelles colonisatrices

Nous avons utilisé une boîte en polystyrène de 4 cm de diamètre contenant 11 cerises rouges collectées le matin même et disposées en petit tas. Lors de chaque essai, les 20 femelles testées recueillies dans les boîtes à émergences (§ 1.2.) durant l'heure écoulée, ont été déposées au contact des cerises. 3 heures plus tard, les orifices de pénétration dans les cerises ont été dénombrés.

3.2.1.2.2. Chez les femelles vierges

Des lots, d'effectifs variables, d'imagos âgés de 15 jours ont été déposés dans des boîtes de Pétri (9 cm de diamètre) vides. Des boîtes en verre ont été utilisées afin que leurs parois, trop lisses, ne permettent l'accrochage des insectes et leur franchissement par la marche. Les femelles vierges sont donc contraintes de s'envoler pour en sortir. Les individus présents dans les boîtes sont comptabilisés après 3 heures de test.

3.2.2. Résultats Discussion

Les vols de colonisation ont lieu durant la photophase.

La répartition des captures (Fig. 11, histogramme hachuré), statistiquement identique au sens du D_{max} de Kolmogorov-Smirnov ($D_{max} = 0,1201$ pour une valeur critique au seuil de 1% de 0,2842) à la distribution des heures de sorties paraît confirmer l'existence d'un seuil de photosensibilité des femelles colonisatrices. Elle semble cependant infirmer l'hypothèse précédente de dispersion nocturne. En effet, plusieurs tentatives de piégeages d'individus en vol effectuées la nuit, et en particulier durant les périodes de pleine lune, se sont révélées vaines. Cependant, l'étude d'une éventuelle dispersion par la marche durant la phase nocturne n'a pas été réalisée et cette possibilité ne peut donc être négligée.

Le vol de dispersion paraît concerner, en moyenne, 64% des femelles sortant des fruits (Tab. 3A). Les individus restants ne semblent pouvoir se déplacer que par la marche. Bien que soumis à une nouvelle expérimentation ceux-ci ont, en effet, tous été retrouvés dans les cerises. De nombreux vols de telles femelles ont cependant été provoqués au laboratoire et l'utilisation de la marche comme moyen de locomotion ne semble donc pas résulter d'une

Tab. 3A.

n° essai	effectif	nombre d'infestations	nombre d'envols
1	20	7	13
2	20	6	14
3	20	6	14
4	20	7	13
5	20	8	12
6	20	15	5
7	20	9	11
8	20	4	16
9	20	5	15
10	20	4	16
11	20	11	9
12	20	10	10
13	20	10	10
14	20	3	17
15	20	4	16
total	300	109	191 (64%)

Tab. 3B.

n° essai	effectif	nombre d'individus présents	nombre d'envols
1	17	17	0
2	8	8	0
3	11	11	0
4	15	15	0
5	13	13	0
total	64	64	0

Tab. 3. Etude des fréquences d'envol.

A : femelles colonisatrices

B : femelles vierges

incapacité fonctionnelle. Enfin, aucun critère concernant la morphologie ou la taille n'a pu être mis en évidence pour les caractériser. Ainsi que le suggère CHAPMAN (1956) pour diverses espèces de scolytes, une telle variabilité au sein de la population pourrait être expliquée par une réduction de la musculature alaire chez certains individus.

Les femelles vierges sont incapables de voler (Tab. 3B). Aucune tentative de déploiement des ailes n'a été observée chez ces individus. Si la virginité des femelles ne paraît pas influencer leur comportement de sortie des cerises, elle semble, cependant, être liée à une inhibition de l'activité de vol.

Ces imagos qui ne volent pas infestent uniquement les baies appartenant au même verticille que leur cerise d'émergence. En effet, malgré la mise en place de pièges englués autour des rameaux entre les différents glomérules aucun insecte n'a été capturé. D'autre part, lors des suivis hebdomadaires sur le terrain aucun scolyte n'a pu être observé se déplaçant sur un rameau entre deux glomérules. Ainsi, seul le vol semble permettre l'attaque des verticilles sains et la propagation des infestations.

Des travaux réalisés en laboratoire semblent indiquer de faibles capacités de dispersion. Selon FRIEDERICHS (1925), LEPLAE (1928) et BAKER (1984), le vol serait assez lent et les déplacements du scolyte généralement restreints, 200 à 300 m. "*Cependant, le vent aidant, il peut parcourir de beaucoup plus grandes distances.*" (SLADDEN, 1934).

En milieu naturel, le vol se déroule au sein d'un système extrêmement complexe, structuré par la dynamique des différents facteurs atmosphériques et les échanges énergétiques qui y sont associés. D'après les travaux de CHAPMAN et KINGHORN (1958) il semblerait que les conditions climatiques influencent la fréquence d'envol de diverses espèces de Scolytides. Les courants de convection générés par les échanges thermiques entre masses d'air seraient susceptibles de favoriser l'ampleur des déplacements (RAINEY, 1974 ; WELLINGTON, 1984). JOHNSON (1969) donne quelques exemples de l'influence de la charge électrique de l'atmosphère sur l'envol de certaines espèces. De même, les variations de pressions atmosphériques affecteraient le comportement des insectes et en particulier l'activité de vol (WELLINGTON, 1946 ; WELLINGTON, 1983). Enfin, ainsi que le rapportent WELLINGTON (1980) et KENNEDY (1986) chez diverses espèces, la variabilité inter-individuelle de l'activité d'envol, que nous avons mise en évidence chez *H. hampei*, et d'amplitude des vols nous conduit à considérer la possibilité de dispersion sur de grandes distances pour certains individus et dans des conditions climatiques particulières.

Cependant, seuls des moyens de propagation passifs peuvent expliquer la rapide extension des populations. Ainsi, au Cameroun, SLADDEN (1934) inspecte les sacs de cueillette ayant contenu des baies infestées et y dénombre jusqu'à 450 scolytes!

4. COLONISATION DES BAIES SAINES

4.1. Etude de l'activité de pénétration

4.1.1. Les mâles

Les mâles, brachyptères sont inaptes au vol (MBONDJI, 1988). Ils sont de plus incapables de forer l'endocarpe entourant la graine pour accéder à l'endosperme nourricier. Sur 36 mâles mis en présence de cerises vertes pendant 24 heures, seuls 16 en avaient infesté une. Ceux-ci sont cependant tous restés dans l'épaisseur de la pulpe où ils sont morts dans les 10 jours suivants. L'observation de l'endocarpe à la loupe binoculaire montrait, dans tous les cas, de fines éraflures, témoins des tentatives de perforation.

Les mâles ne participent donc pas à la colonisation des baies, réalisée par les seules femelles.

4.1.2. Les femelles colonisatrices

4.1.2.1. Méthodologie

Des femelles colonisatrices, recueillies la veille dans les boîtes à émergences, ont été mises chacune en présence d'une cerise verte disposée sur une feuille de papier filtre et isolées sous une boîte de Pétri. Toutes les heures, les femelles qui avaient initié la perforation de la baie étaient dénombrées par simple observation.

Deux séries d'expérimentations ont ainsi été réalisées. La première qui a débuté à 3 heures a porté sur 101 femelles, la seconde initiée à 7 heures sur 94 femelles.

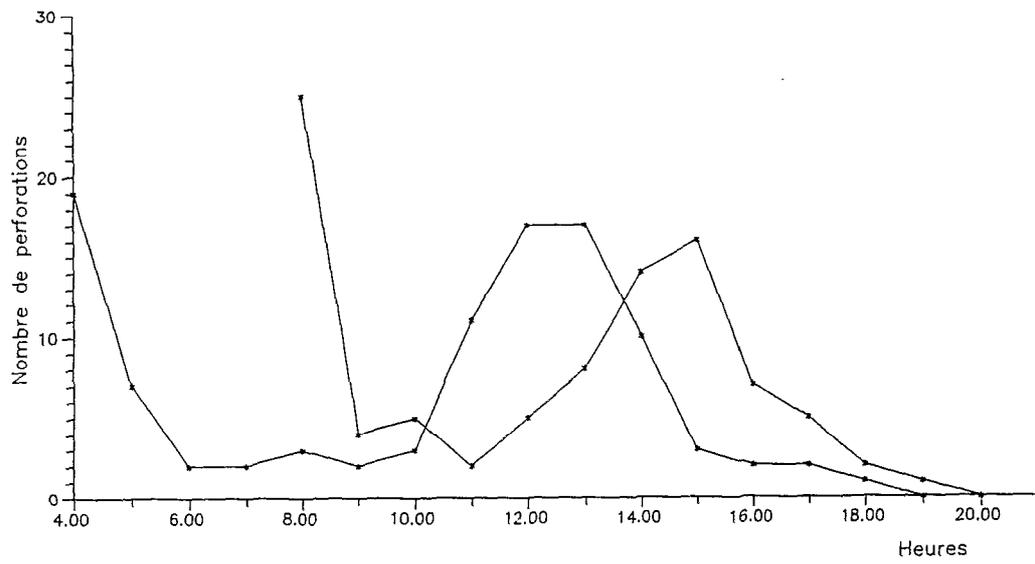


Fig. 12. Distribution des fréquences absolues de l'activité d'infestation des baies par les femelles colonisatrices.

4.1.2.2. Résultats

L'aspect bimodal des répartitions obtenues (Fig. 12) traduit l'existence de deux types de comportements vis-à-vis des cerises.

La majorité des femelles montre une activité de pénétration entre 10 et 15 heures pour l'expérience initiée à 3 heures, et entre 11 et 17 heures pour l'expérience initiée à 7 heures.

Alors que les deux essais ont débuté avec un décalage de 4 heures, seul un écart de 2 heures sépare l'apparition des pics d'activité situés respectivement entre 11 et 13 heures et entre 13 et 15 heures.

Dès le début des expérimentations, une fraction de la population (19% et 26% durant la première heure pour les expériences initiées respectivement à 3 et 7 heures) perfore les cerises. Les perturbations causées par leur manipulation en dehors de leur plage horaire d'activité expliquent sans doute le comportement de ces insectes.

4.2. Discussion

La suppression de la phase de vol, impliquée par le dispositif utilisé, pourrait être à l'origine d'une inhibition temporaire du comportement de pénétration dans les cerises chez une partie des femelles colonisatrices (WELLINGTON, 1980) responsable de l'étalement des distributions observé. De nombreuses tentatives de vol, vite stoppées par les parois de la boîte, ont en effet pu être observées durant la réalisation de ces travaux.

Cependant, on se souvient que l'étude de la répartition des sorties et des vols de colonisation (§ 3., Fig. 11) a permis de déterminer une période d'activité entre 10 et 17 heures. Cette coïncidence entre les deux types de distribution valide les résultats obtenus. Elle souligne d'autre part la nature étroitement liée de ces deux processus et suggère l'influence de la photopériode dans la phase d'infestation des baies. Durant la première heure du test, le nombre de scolytes manifestant une activité de pénétration plus élevée (1,4 fois) entre 7 et 8 heures qu'entre 3 et 4 heures semble confirmer cette hypothèse.

Enfin, ces résultats, qui montrent une distribution temporelle très semblable des activités de dispersion et d'infestation, semblent indiquer la brièveté de la phase exploratoire.

La colonisation par perforation des cerises est le fait exclusif des femelles.

L'initiation de l'excavation qui a lieu durant la photophase est toujours suivie par la pénétration dans la baie bien que celle-ci puisse n'être que temporaire.

En conditions naturelles, l'orifice de pénétration est la plupart du temps localisé au niveau du disque stigmatique, quelquefois à la base du pédoncule (MONTI, 1954 ; PENAGOS et FLORES, 1974 ; McNUTT, 1975 ; BARTRA *et al.*, 1982). Très rarement des trous de pénétration situés hors de ces deux zones ont été observés. Cependant, ceux-ci sont toujours localisés dans une zone de contact entre deux fruits d'un même verticille. De plus, lors des infestations réalisées au laboratoire nous avons pu noter une distribution identique des attaques à la surface des fruits. L'ensemble de ces observations nous conduit à conclure que seule la présence d'aspérités au niveau du disque stigmatique, d'un support représenté par le pédoncule ou d'une cerise, favorisant l'accrochage des femelles sur les baies durant la perforation, sont responsables d'une telle répartition des orifices de pénétration.

Bien qu'en fin de cycle de fructification de nombreuses femelles colonisatrices soient contraintes d'infester des cerises déjà scolytées, celles-ci établissent, en règle générale, leur propre orifice de pénétration pour accéder à l'endosperme.

Après avoir percé la pulpe et l'endocarpe - ce qui nécessiterait environ 4 heures (PENAGOS et FLORES, 1974) - dont les débris sont rejetés à l'extérieur, la femelle creuse dans l'endosperme qu'elle consomme une courte galerie (quelques millimètres) terminée par une excavation plus importante où elle dépose un nombre variable d'oeufs, de 0 à 24 avec une moyenne de 15 à raison de 2 à 3 par jour en moyenne. Les premières pontes apparaissent en moyenne 3 jours après la pénétration dans la baie.

Un second lot est pondu environ 30 jours après la colonisation de la cerise dans une autre logette établie à l'extrémité d'une galerie secondaire s'embranchant sur la première ou la prolongeant. A ce stade, les individus issus du premier amas d'oeufs poursuivent leur développement larvaire, chacun isolé dans un petit tunnel qui rayonne depuis la chambre d'éclosion.

Bien que certains auteurs dont BERGAMIN (1943) et TICHELER (1961) y fassent référence, la présence d'imago de première génération dans les graines ne nous permet pas d'attribuer l'excavation d'une troisième logette et le dépôt d'un nouvel amas d'oeufs à la femelle fondatrice. En outre, la densité du réseau de galeries n'autorise pas la réalisation d'une nouvelle logette de ponte et les oeufs sont généralement retrouvés au niveau des embranchements des tunnels.

Les parois des tunnels creusés par les scolytes prennent en quelques heures une teinte verdâtre. Cette coloration serait due à l'oxydation d'acides chlorogéniques (HARGREAVES,

1926 et 1935 ; SLADDEN, 1934) présents dans les graines de café (SMITH, 1963 in MBONDJI, 1974).

Les femelles vierges sont capables de perforer les différentes enveloppes de la graine pour atteindre l'endosperme. La logette creusée elles peuvent y déposer quelques oeufs, mais ceux-ci toujours stériles dégèrent. Aucun cas de parthénogenèse n'a été observé. De telles lignées, même si elles sont rares (moins de 1% des femelles colonisatrices sont vierges), semblent donc condamnées, à moins que la femelle ne pénètre dans une baie déjà infestée contenant des mâles adultes ou bien qu'un mâle «migrant» ne vienne la rejoindre. Dans ce cas, le brassage génétique résultant joue vraisemblablement un rôle important dans le maintien de la variabilité génétique des populations.

Les femelles restent généralement dans la même cerise pour pondre le second amas d'oeufs. Cependant, contrairement aux observations rapportées par MORALLO-REJESUS et BALDOS (1980) : "*The borer remains in a single berry until all the food is exhausted...*", certains individus semblent susceptibles d'en sortir pour aller coloniser un nouveau fruit. Dans 3 essais, sur les 63 réalisés, nous avons pu observer l'abandon par la femelle de la cerise où elle avait effectué une première ponte au profit d'une cerise rouge saine déposée à proximité immédiate. Chacune d'entre elles avait excavé une logette où une nouvelle ponte avait été déposée.

TICHELER (1961) observe une dégénérescence irréversible des muscles alaires après la ponte et en conclut : "*...la femelle de *Stephanoderes hampei* ne produit qu'un seul couvain.*" Nous n'avons pas étudié l'aptitude au vol de tels individus. Cependant, ces résultats histologiques n'infirmement en rien l'hypothèse qu'une petite fraction de la population soit susceptible d'une nouvelle colonisation par la marche, bien que celle-ci semble limitée aux cerises appartenant au même verticille. L'absence de femelle mature observée à plusieurs reprises lors de la dissection de baies, collectées sur le terrain, contenant des oeufs et des larves semble confirmer cette hypothèse.

4.3. Cas particulier des cerises immatures

Suite aux récoltes, généralement effectuées entre le début août et la mi-novembre, il ne reste qu'un nombre limité de baies sèches sur les caféiers. Les populations ayant pu se maintenir poursuivent leur développement à leurs dépens jusqu'à l'apparition, vers la mi-

décembre, des nouvelles cerises susceptibles d'être colonisées. Infestées dès lors que leur taille atteint 5 mm de long, celles-ci sont cependant impropres à la multiplication des insectes. Ainsi que le rapportent divers auteurs, l'endosperme non vitrifié ne permet ni l'établissement d'une galerie ni le développement éventuel de larves (MENDES, 1949 ; MONTI, 1954 ; PENADOS *et al.*, 1978 ; RHODES et MANSINGH, 1985).

Les femelles ne pénètrent jamais profondément dans ces cerises, mais creusent une excavation ou une courte galerie au niveau du disque stigmatique, atteignant souvent le niveau de la parche (endocarpe), où elles se tiennent. Elles n'en exploitent pratiquement que la pulpe et en de rares cas seulement entament le parenchyme séparant les deux endocarpes ou l'endosperme non vitrifié. Un grand nombre de ces baies immatures infestées jaunissent, brunissent et tombent (LE PELLEY, 1968) les contraignant à passer de fruit en fruit afin de changer d'abri. Ces femelles pourraient subsister ainsi plusieurs mois (FRIEDERICHS, 1925).

Durant cette phase d'attente dans l'épaisseur de la pulpe des fruits immatures, l'ovogenèse se trouve bloquée. La dissection de 43 femelles restées 20 jours dans de telles baies a montré 1 à 2 gros ovocytes dans les oviductes latéraux à un stade de maturation identique à celui observé chez les femelles colonisatrices en phase de dispersion. La reprise de la vitellogenèse intervient uniquement suite à la perforation de l'endosperme qui s'accompagne d'une prise alimentaire.

En de très rares occasions nous avons pu observer la présence de quelques oeufs (de 1 à 4) déposés sur l'endosperme non vitrifié entamé par la femelle ou à proximité immédiate de celui-ci. Tous les oeufs au contact de l'endosperme ont rapidement dégénéré. Certains de ceux déposés sur la parche ou sur le parenchyme ont donné naissance à des larves, mais toutes sont mortes faute d'avoir pu se nourrir ou engluées dans l'endosperme de consistance laiteuse.

La consommation d'un endosperme vitrifié semble donc nécessaire à la poursuite de l'ovogenèse.

On peut supposer que les nutriments fournis par cette prise alimentaire participent à l'élaboration et au stockage du vitellus de l'oeuf. Cependant, la relative pauvreté de telles graines en composés lipidiques suggère l'intervention de l'endosperme en tant que stimulus, de nature chimique ou plus simplement mécanique, dont la perception induirait la reprise de l'ovogenèse.

CHAPITRE 4

ETUDE DE QUELQUES COMPORTEMENTS IMPLIQUES DANS LES PROCESSUS DE DISPERSION ET DE COLONISATION

1. PHOTOTROPISME ET THIGMOTACTISME

1.1. Introduction

A l'exception de la petite fraction de scolytes adultes qui ont abandonné leur cerise d'émergence et sont à la recherche d'une baie saine afin d'y établir une nouvelle colonie, le reste de la population se compose d'individus isolés du milieu extérieur par la graine et les enveloppes du fruit. Le comportement de ces insectes photophobes semble aussi contrôlé par de puissants réflexes tactiles qui s'expriment au contact permanent des galeries dans lesquelles ils évoluent. La sortie des individus de leur baie d'émergence nécessite donc de profondes modifications comportementales.

Les travaux rapportés dans cette section n'ont pas la prétention d'aborder la multitude des tropismes qui interviennent dans l'organisation des diverses phases comportementales lors de la dispersion des populations. Seuls le phototropisme et le thigmotactisme, qui, au travers des observations réalisées sur le terrain et au laboratoire, semblent être des composantes essentielles des comportements responsables de la sortie des femelles colonisatrices de leur baie d'émergence, font l'objet de cette étude.

1.2. Quelques observations sur les femelles d'*H. hampei*

Les imagos fraîchement dégagés de leurs galeries présentent deux types de comportements qui semblent contradictoires. S'ils sont déposés dans une boîte de Pétri contenant des abris (débris de graines, petits morceaux de pulpe de cerise de café ou de papier filtre, etc...) la majorité s'y réfugient. Si, par contre, aucun abri n'est disponible ils errent, semble-t-il au hasard, avant de se regrouper en petits agrégats de quelques individus généralement localisés contre la paroi de la boîte. Cependant, dans les deux cas, certains individus viennent immédiatement se coller contre la paroi la plus éclairée qu'ils essaient de traverser fébrilement, puis, après quelques minutes, s'immobilisent.

1.3 Phototropisme

La plupart des insectes réagissent de manière plus ou moins nette à la lumière. La multiplicité des comportements observables rend compte de l'ensemble des réactions complexes développées par chaque individu, en réponse à l'intensité et à la durée du stimulus lumineux, en fonction d'un certain seuil qui lui est propre. "*...certains insectes peuvent être photopositifs ou photonégatifs pendant toute leur vie, il en est beaucoup qui le sont à un certain stade, étant tour à tour euryphtotes, sténophotes ou indifférents.*" (LAVABRE, 1961).

1.3.1 Méthodologie

1.3.1.1 Dispositif expérimental

Il consiste en fonds de boîtes de Pétri en polystyrène dont la surface extérieure a été noircie à la laque glycérophtalique sur l'une de ses moitiés de manière à la rendre opaque à la lumière. Des lots de scolytes adultes, d'effectif variable, sont disposés sur une feuille de papier filtre, destinée à faciliter leurs déplacements, puis recouverts par les boîtes précédemment décrites. L'ensemble du dispositif est placé à proximité d'une source lumineuse représentée par les baies vitrées du laboratoire. Deux zones sont ainsi délimitées : une éclairée et une obscure.

1.3.1.2 Matériel biologique et procédure

Des imagos d'âge et de sexe différents sont utilisés pour cette étude : des femelles vierges âgées de 1 jour, 7 jours et 14 jours, des femelles colonisatrices et des mâles âgés de 10 à 16 jours.

Toutes les séries de tests ont été initiées à 14 heures. Afin d'étudier les variations dans le temps de leur comportement, le nombre d'individus présents dans chacune des zones est répertorié à l'issue d'1 heure, 3 heures, et 24 heures d'expérimentation.

Les différentes distributions obtenues ont été soumises au test d'ajustement du khi-2 de Pearson noté X^2_t , c'est-à-dire comparées à une répartition théorique uniforme - soit une fréquence relative de 0,5 dans la zone obscure et de 0,5 dans la partie éclairée du dispositif. L'homogénéité des résultats observés à l'issue d'1 heure, 3 heures et 24 heures d'expérimentation a été testée par le calcul du khi-2 sur tableau de contingence noté X^2_h .

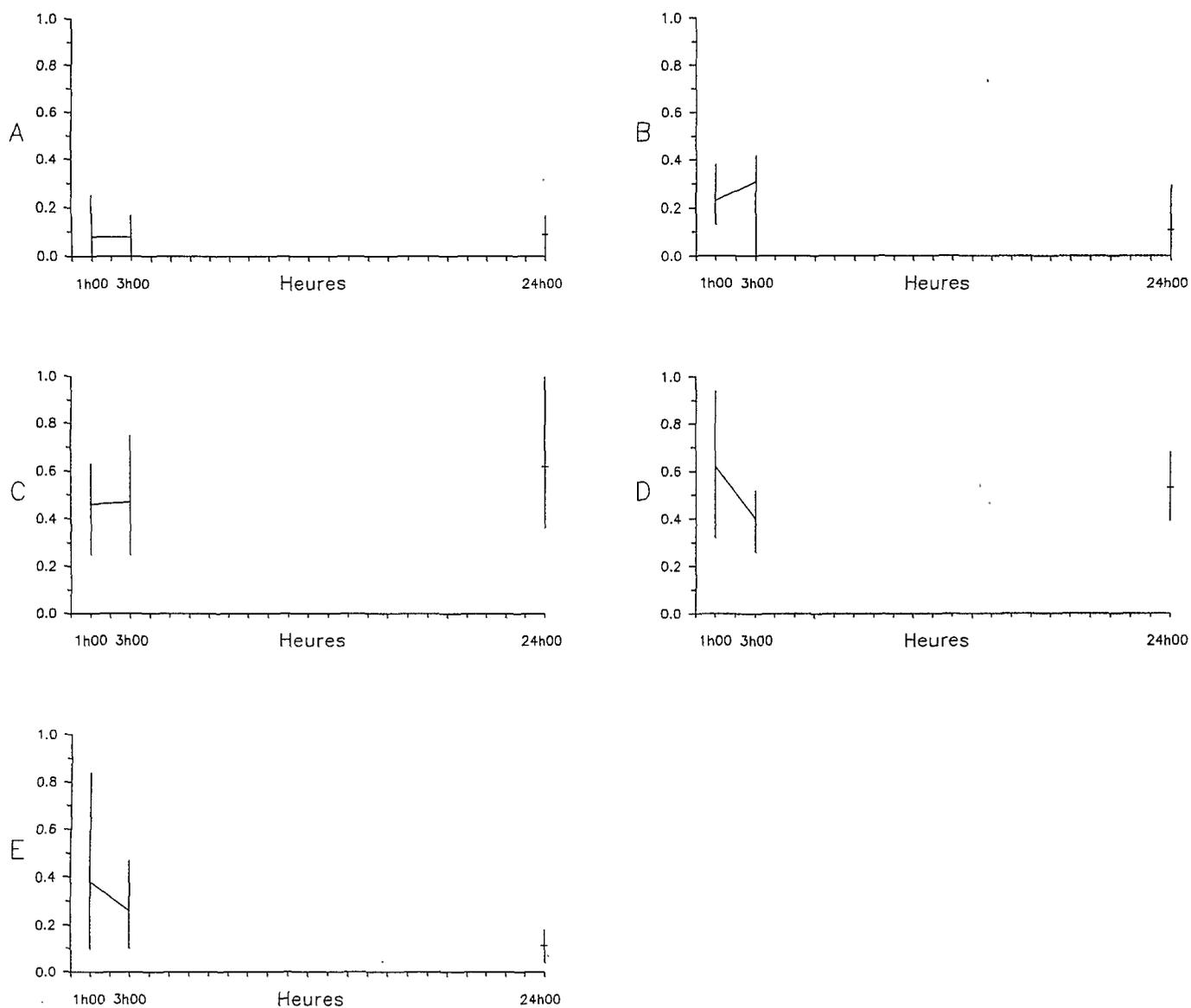


Fig. 13. Fréquences relatives des femelles dans la zone éclairée.

- A : femelles vierges âgées de 1 jour
- B : femelles vierges âgées de 7 jours
- C : femelles vierges âgées de 14 jours
- D : femelles colonisatrices
- E : mâles âgés de 10 à 16 jours

Les traits verticaux représentent les écarts de fréquence entre les lots.

1.3.2 Résultats et interprétation

Passé un premier moment d'agitation dû à la perturbation provoquée par leur manipulation, les scolytes se regroupent dans la zone éclairée ou obscure.

Les données brutes obtenues sont consignées dans le tableau 1 de l'Annexe I.

Quelle que soit la durée de l'expérimentation, plus de 90% des femelles vierges âgées de 1 jour se trouvent sous la partie noircie de la boîte de Pétri (Fig. 13A). Celles-ci semblent donc exprimer, de manière très significative tout au long de l'expérimentation, un comportement d'évitement du stimulus lumineux ($X^2_t = 99$ et $X^2_h = 0,1$; ddl = 2).

Les individus âgés de 7 jours (Fig. 13B) réagissent de manière identique, bien que leur sensibilité photique paraisse moins marquée surtout à l'issue de la troisième heure d'expérimentation ($X^2_t = 46,4$ et $X^2_h = 10$; ddl = 2).

La répartition obtenue pour les femelles vierges âgées de 14 jours (Fig. 13C) est statistiquement semblable ($X^2_t = 2,4$; ddl = 2) à une répartition au hasard. Ces individus semblent donc, en moyenne, indifférents à la lumière. L'homogénéité de la répartition des individus aux 3 sessions d'échantillonnage ($X^2_h = 5,6$; ddl = 2) et l'amplitude des réactions comportementales observée en fin de test paraissent confirmer cette hypothèse.

L'intensité de la réaction des femelles vierges paraît être liée à leur âge. L'expression d'une photopie négative semble d'autant plus faible que le stade de maturation des insectes est plus avancé.

Les femelles colonisatrices (Fig. 13D) semblent indifférentes au stimulus lumineux ($X^2_t = 5,6$; ddl = 2). Néanmoins, la proportion de 40% d'individus localisés dans la zone éclairée 3 heures après le début de test, contre 62% et 53% respectivement à l'issue de 1 et 24 heures d'expérimentation ($X^2_h = 11$; ddl = 2), suggère l'existence d'une certaine sensibilité photique des insectes qui semble se manifester, pour une partie des femelles testées, par une réaction de fuite de la lumière à la troisième heure du test.

Les scolytes mâles soumis à ce test (Fig. 13E) montrent une réaction de fuite vis-à-vis de la lumière ($X^2_t = 5,6$; ddl = 2). Bien que ses réactions soient très variables durant la première heure, la fraction mâle de la population d'*H. hampei* semble donc exprimer, dans son

ensemble, une phototaxie négative dont l'intensité paraît liée à la durée de l'expérimentation ($X^2_h = 19,6$; ddl = 2).

1.4. Thigmotactisme

Les insectes fouisseurs, durant tout ou partie de leur cycle, soumis à des contacts dorsaux-ventraux et latéraux ont développé de puissants réflexes tactiles.

Le Scolyte des grains de café dont l'existence, exceptée la brève phase de dispersion, se déroule à l'intérieur des tunnels qu'il a excavés au sein de l'endosperme semble extrêmement sensible à de tels stimuli. Ainsi, au cours des travaux menés au laboratoire, de nombreux individus ont été retrouvés dans une courte galerie creusée dans la paroi de tubes en polystyrène dans lesquels ils avaient été oubliés. De même, la réaction de regroupement des individus en agrégats le long de la paroi des boîtes de Pétri (§ 1.2.) se rapporte, en partie du moins, à une réaction thigmotactique.

1.4.1. Méthodologie

1.4.1.1. Dispositif expérimental

Il est constitué d'une lame porte-objet surélevée d'environ 1 mm par de petites cales de ruban adhésif disposées à ses deux extrémités. Des lots de scolytes adultes, d'effectif variable, sont disposés à proximité de ce montage sur une feuille de papier filtre. L'ensemble du dispositif est ensuite recouvert par une boîte de Pétri. Une zone abritée (sous la lame) et une zone libre sont ainsi délimitées.

1.4.1.2. Matériel biologique et procédure

Se reporter au § 1.3.1.2.

Les données brutes obtenues sont consignées dans le tableau 2 de l'Annexe I.

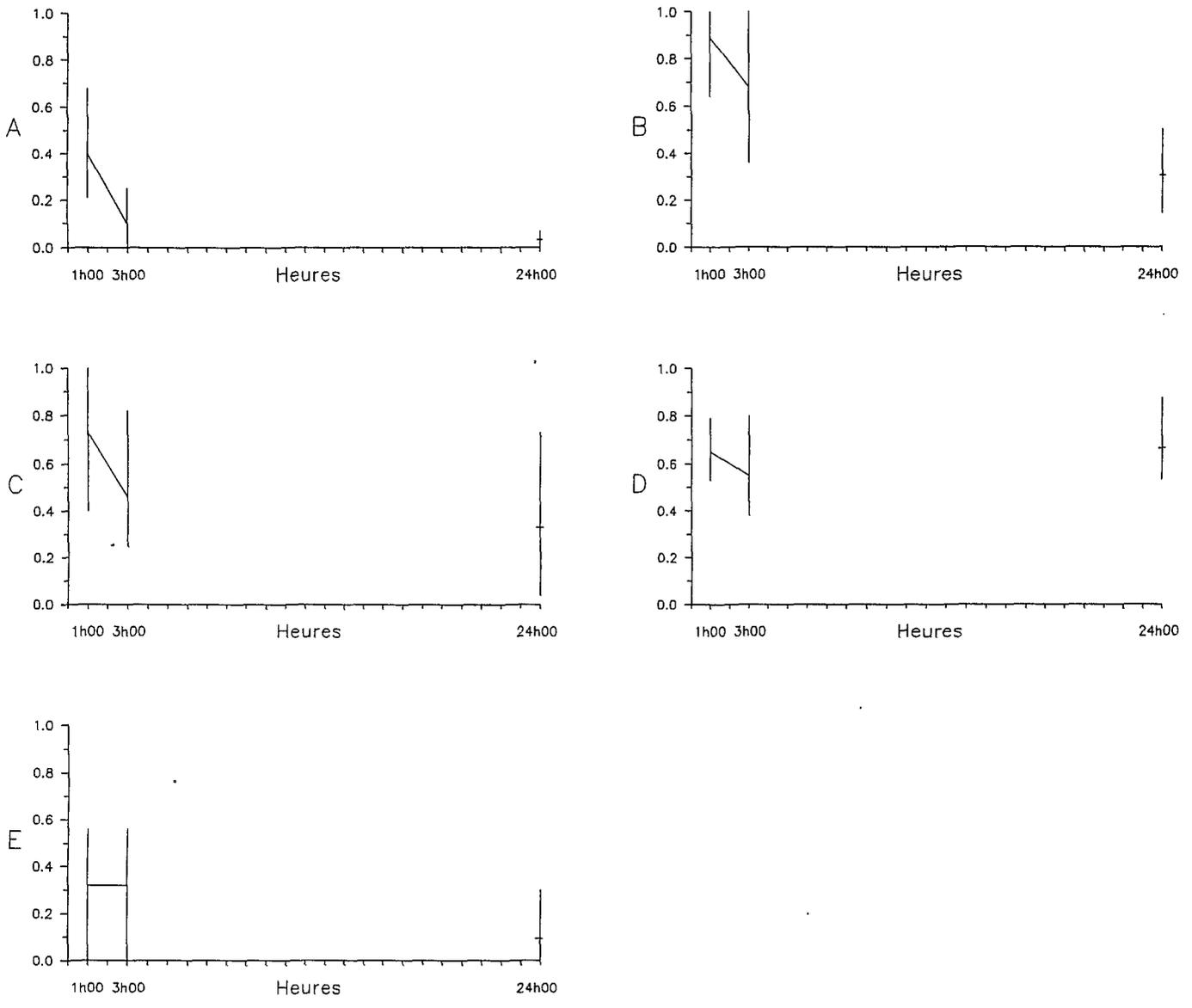


Fig. 14. Fréquences relatives des femelles dans la zone non abritée.

- A : femelles vierges âgées de 1 jour
- B : femelles vierges âgées de 7 jours
- C : femelles vierges âgées de 14 jours
- D : femelles colonisatrices
- E : mâles âgés de 10 à 16 jours

Les traits verticaux représentent les écarts de fréquence entre les lots.

1.4.2. Résultats et interprétation

Les femelles vierges âgées de 1 jour se regroupent rapidement sous la lame (Fig. 14A). Lors de la première observation, 40% d'entre elles se trouvent dans la zone découverte. Dès la troisième heure, 90% des femelles se sont abritées sous la lame. Ces individus qui recherchent un contact enveloppant, paraissent ainsi exprimer un comportement thigmotactique positif dont l'intensité semble liée à la durée écoulée depuis la suppression du contact ($X^2_t = 58$ et $X^2_h = 39,42$; ddl = 2).

La répartition des effectifs des femelles âgées de 7 jours (Fig. 14B) montre, sur toute la durée du test, une diminution progressive des taux d'insectes localisés hors de l'abri. Les proportions élevées de 89% et de 68%, respectivement répertoriées au bout d'1 heure et 3 heures, contrastent fortement avec celle de 30% observée 24 heures après l'initiation du test. Une partie des insectes qui paraissent tout d'abord indifférents à la suppression du stimulus tactile semble être sensible à l'absence prolongée de celui-ci. Leur recherche d'un contact enveloppant, de même que pour les femelles vierges âgées de 1 jour, paraît d'autant plus intense qu'ils en sont privés depuis plus longtemps ($X^2_t = 25,2$ et $X^2_h = 45,5$; ddl = 2).

Les résultats obtenus pour les femelles vierges âgées de 14 jours (Fig. 14C) ($X^2_t = 13,5$ et $X^2_h = 26,4$; ddl = 2) indiquent, en moyenne, une réaction thigmotactique négative 1 heure après le début de l'expérimentation. Ce comportement semble s'estomper rapidement. En fin de test, l'amplitude des réponses observées suggère une certaine indifférence de ces individus vis-à-vis du stimulus tactile.

La répartition des femelles colonisatrices (Fig. 14D) paraît traduire ($X^2_t = 8,2$; ddl = 2) leur indifférence à la présence ou à l'absence de contact enveloppant. Ce comportement ne varie pas avec la durée de l'expérimentation ($X^2_h = 2,6$; ddl = 2).

Quant aux mâles (Fig. 14E), ils expriment de manière très significative une thigmotaxie de type positif ($X^2_t = 33,5$; ddl = 2). 68% d'entre eux se réfugient, en effet, sous la lame durant la première heure. Si leur répartition ($X^2_h = 14$; ddl = 2) ne se modifie pas durant les deux heures suivantes, il n'en reste que 9% dans la zone libre à l'issue de l'expérimentation. De même que pour les jeunes femelles vierges, la suppression prolongée du stimulus tactile semble induire, chez les individus non abrités, un comportement thigmotactique positif.

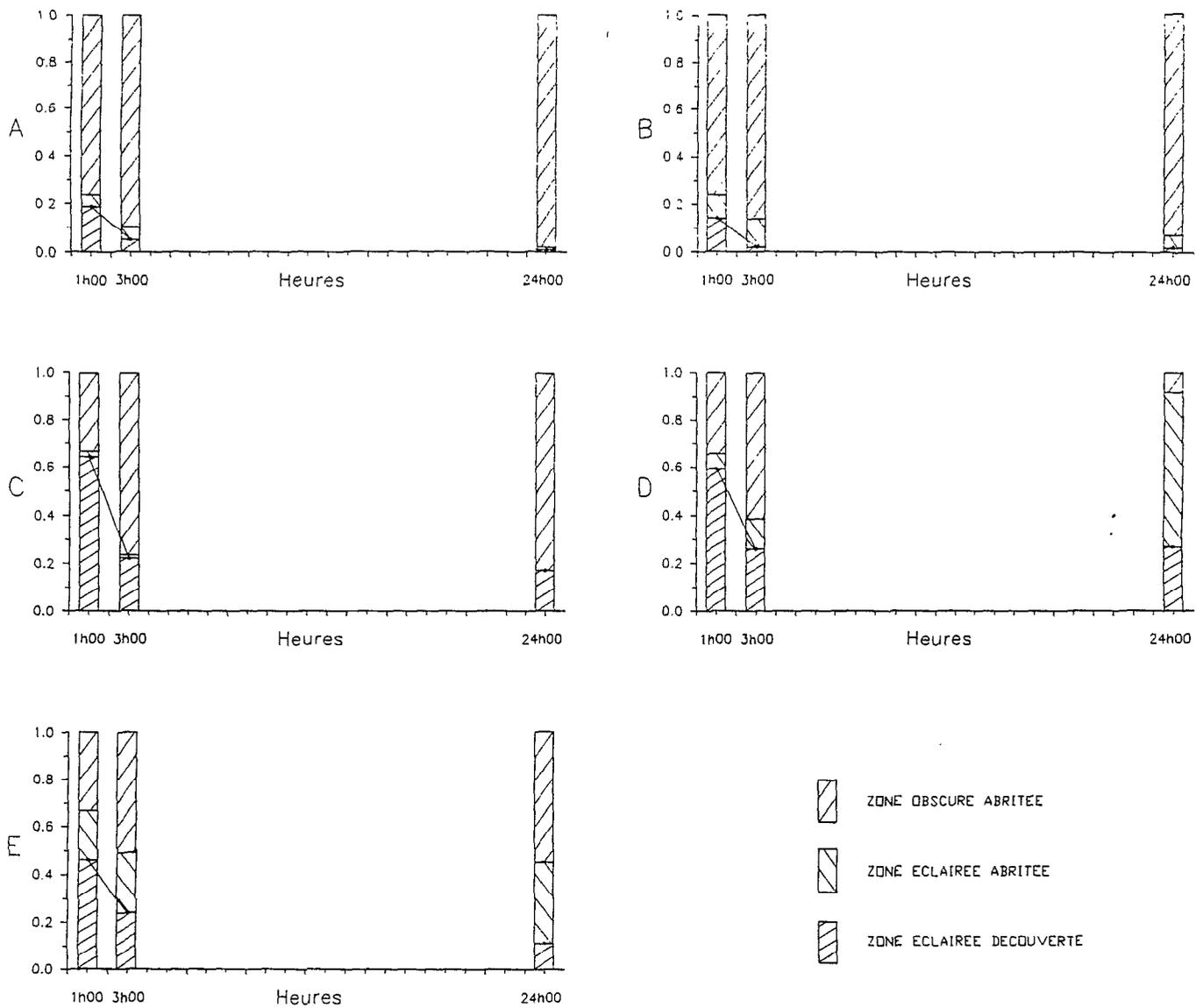


Fig. 15. Fréquences relatives des femelles dans les 3 zones du dispositif.

- A : femelles vierges âgées de 1 jour
- B : femelles vierges âgées de 7 jours
- C : femelles vierges âgées de 14 jours
- D : femelles colonisatrices
- E : mâles âgés de 10 à 16 jours

1.5. Action conjuguée des stimuli tactile et lumineux

Lors de leur sortie de la baie d'émergence, les femelles sont soumises à l'influence simultanée de leur exposition à la lumière et de leur perte de contact avec les parois des galeries.

Afin de rendre compte de cette situation, une série de tests faisant intervenir ces deux stimuli de manière concomitante a été mise en place.

1.5.1. Méthodologie

Elle est identique à celle employée durant l'étude des comportements thigmotactiques (§ 1.4.1.), les lames de préparation microscopique étant préalablement noircies sur une de leurs moitiés, à l'aide de laque glycérophtalique, afin de la rendre opaque à la lumière.

Trois zones se trouvent ainsi délimitées : une zone non abritée éclairée, une zone abritée éclairée et une zone abritée sombre.

Les données brutes obtenues sont consignées dans le tableau 3 de l'Annexe I.

1.5.2. Résultats et interprétation

Les femelles vierges âgées de 1 jour ($X^2_t = 662,2$; ddl = 8 et $X^2_h = 37,6$; ddl = 4) et de 7 jours ($X^2_t = 467,2$; ddl = 8 et $X^2_h = 29,7$; ddl = 4) recherchent très activement l'obscurité ainsi qu'un contact enveloppant (Fig. 15A et B).

Chez les femelles vierges âgées de 14 jours ($X^2_t = 212,2$; ddl = 8 et $X^2_h = 51,4$; ddl = 4) (Fig. 15C) et les femelles colonisatrices ($X^2_t = 139,3$; ddl = 8 et $X^2_h = 143,4$; ddl = 4) (Fig. 15D), le comportement exprimé à l'issue de la première heure du test paraît dominé par une phototaxie positive. Deux heures plus tard, leur réactions s'inversent et la recherche d'un contact enveloppant s'accompagne d'une fuite de la lumière pour la plupart des individus testés.

En fin d'expérimentation, alors que la distribution des femelles vierges âgées de 14 jours ne s'est pas modifiée, l'interaction des stimuli photique et tactile est à l'origine de l'expression d'un comportement photopositif et thigmopositif chez 73% des femelles colonisatrices.

Les faibles proportions de femelles vierges âgées de 1, 7 et 14 jours (toujours inférieures à 14%) présentes sous la partie claire de la lame suggèrent que, pour ces adultes vierges, l'expression d'un thigmotactisme positif s'accompagne d'une réaction phototropique négative. La réponse comportementale observée est donc la conséquence de l'interaction des comportements induits par chacun des stimuli.

Les comportements des mâles (Fig. 15E) paraissent, dans l'ensemble, dominés par leur réponse tactile ($X^2_t = 35,7$; ddl = 8 et $X^2_h = 23,4$; ddl = 4).

1.6. Discussion Conclusion

La comparaison des trois séries de tests semble mettre en évidence le caractère interdépendant des comportements étudiés.

Ainsi, lors de l'étude de la seule thigmotaxie, les taux élevés de femelles vierges âgées de 1 et 7 jours observées dans la partie non abritée du dispositif à l'issue de la première heure sont vraisemblablement la conséquence d'une perturbation temporaire du comportement des scolytes suite à leur exposition forcée à la lumière induite par l'expérience.

Le phototropisme, lorsqu'il ne peut s'exprimer, paraît inhiber, du moins en partie, la réponse tactile. De même, la suppression de toute possibilité de contact enveloppant semble perturber la réaction phototaxique.

L'existence d'un seuil de photosensibilité propre aux insectes proposée précédemment (Chap. 3, § 3.1.2. et 3.2.2.) semble ici confirmée. Elle explique, en effet, les réponses comportementales observées à la troisième heure (17 heures au soleil) des femelles vierges âgées de 7 jours lors de l'étude des réactions phototropiques et des femelles colonisatrices durant de l'application conjointe des stimuli lumineux et tactile. L'intensité du rayonnement qui diminue rapidement serait à l'origine de l'inhibition du comportement de fuite de la lumière chez les imagos vierges et de celui de dispersion chez les femelles colonisatrices. L'inversion, quelques heures seulement après leur sortie des cerises, des réactions phototropique et thigmotactique des femelles colonisatrices induirait ainsi leur comportement d'infestation.

Le comportement de la fraction mâle de la population paraît essentiellement régi par un thigmotactisme positif dominant les réponses au stimulus lumineux. Cependant, contrairement

aux individus femelles, les réactions phototropique et thigmotactique semblent indépendantes. La suppression de l'un des stimuli ne paraît pas perturber la réponse comportementale des mâles.

Pendant la période de mélanisation des téguments les réactions de thigmotactisme positif s'accompagnent d'une phototropie négative. Dans les baies, les femelles en début de stade imaginal se trouvent dans la logette au sein de laquelle s'est déroulée leur nymphose.

Au fur et à mesure de leur maturation, les femelles semblent de moins en moins sensibles au stimulus lumineux et le thigmotactisme positif apparaît comme caractère dominant. Dans la nature, ces imagos ont abandonné leur logette nymphale et se déplacent à l'intérieur des tunnels. Lors du décorticage de cerises au laboratoire, de tels individus ont fréquemment été trouvés à proximité de l'orifice de pénétration aménagé par la femelle fondatrice.

Chez les femelles matures, la réaction phototropique positive inhibe tout réflexe tactile au moment de la sortie de la baie d'émergence. Ces individus sont représentés, dans les conditions naturelles, par les femelles en vol d'exploration durant les heures les plus ensoleillées, libérées de tout contact avec les parois des galeries. Les comportements phototropique négatif et thigmotactique positif observés à 17 heures confirment la brièveté de la durée exploratoire lors de la phase de colonisation.

Les résultats décrits ci-dessus doivent être appréciés avec prudence. En effet, les individus immatures sont perturbés durant une période de repos correspondant à une phase de maturation. Quant aux femelles vierges âgées de 14 jours et aux mâles, ils sont brusquement privés de tout contact et exposés en pleine lumière. D'autre part, l'étude de l'influence d'un signal isolé implique de profondes modifications du "...fond informatif de la biocénose..." et fausse donc les conditions de l'analyse (LABEYRIE, 1977). Diverses caractéristiques extérieures sont en effet susceptibles d'interférer dans le déclenchement des phases comportementales. BAKER (1984) montre que de fortes précipitations sont à l'origine d'émergences en masse. De faibles taux d'humidité relative, qui activent la déshydratation de l'endosperme, provoquent l'abandon précoce des cerises (TICHELER, 1961). Enfin, WELLINGTON *et al.* (1951 et 1954) chez des larves de Lépidoptères et d'Hyménoptères, et ATKINS (1966b) chez le Scolyte du sapin de Douglas, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins, montrent que la privation alimentaire, de même que la température ambiante et l'hygrométrie relative, pourraient être à l'origine de l'inversion des réactions phototropiques.

Cependant, cette étude comportementale permet de mettre en évidence l'importance des stimuli photique et tactile suivant la maturité des insectes et de confirmer leur rôle en particulier en ce qui concerne le périodisme des émergences, ainsi que le rapportent CHAPMAN et KINGHORN (1958) chez le Scolytide *Trypodendron lineatum* Oliv., le caractère photopositif de la fraction itinérante, la brièveté du stade exploratoire et le déterminisme du foussement.

2. REACTIONS AUX SUBSTANCES CHIMIQUES

2.1. Relations interspécifiques

2.1.1. Introduction

Chez les insectes phytophages la plante hôte n'est pas seulement une base trophique. Elle représente également une source d'informations sensorielles pouvant induire ou influencer l'expression de divers comportements. L'existence de liens physiques et chimiques entre insectes et végétaux a été reconnue dès le début du XX^e siècle (VERSCHAFFELT, 1910 et RICHARDSON, 1925 *in* ROBERT, 1986). Les nombreux travaux sur ces relations, dans lesquelles toutes les parties de la plante sont impliquées, ont permis de mettre en évidence la présence de structures morphoanatomiques particulières au niveau des surfaces végétales ainsi qu'une multiplicité de substances biochimiques d'origines et de structures moléculaires très diverses qui jouent un rôle fondamental dans ces interactions.

Ainsi que le suggère l'approche coévolutive de FRAENKEL (1959) dans son article "*The «raison d'être» of secondary plant substances*", le caractère strictement monophage d'*H. hampei* semble impliquer l'existence de liens très intimes entre le ravageur et son végétal hôte.

Nous nous sommes limités à l'étude des aspects chimiosensoriels de quelques processus qui interviennent lors de la phase de recherche et de colonisation des cerises de café.

2.1.2. Matériel et méthodes

2.1.2.1. Les cerises et les scolytes

Les cerises saines à divers stades de maturation - cerises vertes avec endosperme immature, cerises vertes avec endosperme vitrifié, cerises rouges avec endosperme mature et cerises sèches avec endosperme en voie de dessiccation - ont été collectées dans la parcelle 1 de la station en habitat découvert sur les clones HB ou H865 en fonction de leur seule disponibilité. Des tests préliminaires avaient, en effet, montré un potentiel attractif identique des cerises de l'une ou l'autre lignée clonale. Les manipulations réalisées à l'aide de pinces ont été réduites au strict nécessaire.

Les femelles testées ont été choisies au hasard parmi les insectes collectés dans les boîtes à émergences précédemment décrites (Chap. 3, § 1.2.).

Tous les tests réalisés ont été initiés à 14 heures au laboratoire où les conditions thermohygro-métriques étaient maintenues à 26 ± 2 degrés Celsius et $80 \pm 10\%$ d'humidité relative.

Tous les résultats ont été analysés par le test statistique du khi-2 de Pearson. Les distributions observées ont été comparées à l'hypothèse nulle qui traduit une distribution au hasard des individus (50%, 50%). Seules les femelles ayant infesté une baie ont été prises en compte pour le calcul du khi-2.

2.1.2.2. Tests comportementaux

Ils ont été réalisés à l'aide de couvercles de boîtes de Pétri en polystyrène de 9 cm de diamètre renversés sur les baies à tester. Celles-ci étaient disposées à 6 cm l'une de l'autre sur une feuille de papier filtre destinée à faciliter les déplacements des insectes. Une seule femelle était déposée au centre de ce dispositif à égale distance des deux baies. Afin de réduire les interférences dues au caractère phototropique positif des femelles durant cette phase de recherche, les cerises ont été disposées suivant un axe perpendiculaire vis-à-vis de la source lumineuse représentée par la baie vitrée du laboratoire. De plus, leur position a été inversée pour chaque essai.

Tab. 4. Choix des femelles colonisatrices entre une cerise verte immature (endosperme aqueux) et une cerise verte mature (endosperme vitrifié).

répartition des infestations		nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
cerises vertes immatures	cerises vertes matures		
48	78	13	139

Tab. 5. Choix des femelles colonisatrices entre une cerise verte mature (endosperme vitrifié) et une cerise rouge (endosperme mature).

répartition des infestations		nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
cerises vertes	cerises rouges		
34	101	9	144

Tab. 6. Choix des femelles colonisatrices entre une cerise rouge (endosperme mature) et une cerise sèche (endosperme desséché).

répartition des infestations		nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
cerises rouges	cerises sèches		
101	33	10	144

Tab. 7. Choix des femelles colonisatrices entre une cerise sèche (endosperme desséché) et une cerise verte immature (endosperme aqueux).

répartition des infestations		nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
cerises sèches	cerises vertes immatures		
92	42	10	144

Au bout de 3 heures les boîtes étaient retirées et les résultats acquis en comptabilisant le nombre de cerises infestées de chaque classe. Nous avons considéré comme infestée, toute baie où la perforation de la pulpe avait été initiée.

Chaque expérimentation a été répétée au moins 139 fois avec différentes femelles colonisatrices.

2.1.2.3. Olfactométrie

2.1.2.3.1. Réalisation des extraits

Immédiatement suite à leur récolte, des lots de 35 cerises vertes saines présentant un endosperme vitrifié ont été immergés dans 70 ml de solvant (hexane, acétone ou alcool à 90°) contenus dans des flacons en PVC (chlorure de polyvinyle) munis d'un système de fermeture hermétique. Transportés dans une glacière jusqu'au laboratoire ils ont ensuite été stockés en chambre froide à -18°C à l'abri de la lumière. De manière à réduire les processus de dénaturation (oxydation et estérification) des divers composés actifs, ces lots étaient utilisés 24 heures après leur réalisation.

L'utilisation exclusive de cerises vertes pour la réalisation des extraits a été conditionnée par leur seule disponibilité. Ces travaux ont, en effet, été effectués en octobre 1989, période durant laquelle il ne restait que peu de cerises rouges sur les caféiers. En outre, leur taux d'infestation était voisin de 99%.

2.1.2.3.2. Olfactomètre

Il s'agit d'un tube en Y, en verre, d'un diamètre intérieur de 0,5 cm connecté par sa base à un système aspirant. Les branches, qui font un angle de 40° entre elles, sont reliées à leur extrémité à un tube en PVC d'un diamètre intérieur de 2 cm destiné à recevoir les échantillons. Le dispositif est traversé par un flux d'air circulant à 1,8 m/s provenant de la salle d'expérimentation. La fenêtre a été maintenue ouverte lors de chaque manipulation.

Sur les vingt olfactomètres commandés à un souffleur de verre, seuls ont été conservés les quatre qui, utilisés sans stimulus, ont montré une répartition entre les deux branches des trente femelles testées statistiquement identique à une distribution uniforme.

Tab. 8. Choix des femelles colonisatrices entre une cerise rouge récoltée 4 heures avant le test et une cerise récoltée 24 heures avant le test.

répartition des infestations		nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
cerises rouges récoltées depuis 4 h	cerises rouges récoltées depuis 24 h		
88	50	6	144

Tab. 9. Etude en olfactomètre de l'attraction comparée exercée par une cerise rouge et un ½ coton dentaire.

choix des femelles		effectif testé
cerise rouge	½ coton dentaire	
43	7	50

Tab. 10. Etude en olfactomètre de l'attraction comparée exercée par un cerise rouge (+) et une cerise verte présentant un endosperme vitrifié (-).

choix des femelles		effectif testé
(+)	(-)	
37	13	50

Après 5 essais, l'ensemble du dispositif était rincé successivement avec les trois solvants utilisés (hexane, alcool à 90°, acétone), les échantillons renouvelés et leur position inversée. De plus, la position des branches de l'olfactomètre était inversée par rotation de 180° du tube en Y tous les 10 essais.

Le test des extraits a été réalisé à l'aide de demi-cotons dentaires, l'un imbibé de solvant pur (-) l'autre de l'extrait obtenu par macération (+). Après évaporation complète du solvant chaque demi-coton était disposé dans l'un des tubes porte-échantillon de l'olfactomètre.

Lors de l'étude de l'attraction exercée par une cerise rouge dont les résultats font l'objet du tableau 9, un demi-coton dentaire de volume sensiblement égal à celui d'une baie a été disposé dans le second tube porte-échantillon afin de créer une perturbation de l'écoulement de la colonne d'air identique dans les deux branches de l'olfactomètre.

Les femelles colonisatrices étaient déposées dans le tube de base à 5 cm de l'embranchement. Leur choix de se diriger vers l'un ou l'autre des stimuli était considéré définitif lorsqu'elles avaient pénétré de plus de 1,5 cm dans une des branches. Si après un délai de 20 minutes les insectes n'avaient pas exprimé de choix ils étaient retirés du dispositif et remplacés par un nouvel individu.

Chaque expérimentation a été répétée au moins 50 fois avec différentes femelles colonisatrices.

2.1.3. Analyse des résultats

Les expérimentations réalisées sous boîtes de Pétri montrent que les femelles sont capables de différencier les diverses classes de cerises soumises aux tests. La comparaison des réponses comportementales des insectes vis-à-vis de baies d'âge différent met en évidence une gradation de leur pouvoir attractif en fonction de leur stade de maturation (Tab. 4-7). Les cerises vertes présentant un endosperme immature (aqueux) sont moins infestées que les cerises vertes plus âgées chez lesquelles les graines sont formées ($X^2 = 7,7$; ddl = 1). Cependant, à ces dernières les femelles préfèrent les fruits rouges chez lesquels les graines sont arrivées à maturité ($X^2 = 31,7$; ddl = 1), de même qu'aux cerises sèches présentant un endosperme en voie de dessiccation ($X^2 = 32,8$; ddl = 1).

Les cerises rouges récoltées depuis 24 heures sont moins infestées que les cerises rouges cueillies 4 heures auparavant ($X^2 = 10,3$; ddl = 1) (Tab. 8).

Tab. 11. Etude en olfactomètre de l'attraction exercée par l'extrait réalisé avec l'acétone.

choix des femelles		effectif testé
(+)	(-)	
53	27	80

Tab. 12. Etude en olfactomètre de l'attraction exercée par l'extrait réalisé avec l'alcool à 90°.

choix des femelles		effectif testé
(+)	(-)	
45	35	80

Tab. 13. Etude en olfactomètre de l'attraction exercée par l'extrait réalisé avec l'hexane.

choix des femelles		effectif testé
(+)	(-)	
45	35	80

Les tests olfactométriques réalisés avec les cerises (Tab. 9-10) montrent que les femelles colonisatrices sont capables de reconnaître la présence d'une cerise rouge par leur seule sensibilité olfactive ($X^2 = 25,9$; ddl = 1) et de différencier les spectres d'odeurs émis par une cerise rouge et une cerise verte. Les composés volatils émis par les cerises rouges sont plus attractifs que ceux émis par les cerises vertes ($X^2 = 11,5$; ddl = 1).

Les différents extraits, réalisés par macération de cerises vertes, testés en olfactomètre (Tab. 11-13) semblent montrer que ces substances volatiles pourraient être extraites par l'acétone ($X^2 = 8,45$; ddl = 1). Les résultats obtenus avec l'hexane ($X^2 = 1,25$; ddl = 1) et l'alcool à 90° ($X^2 = 1,25$; ddl = 1) ne sont pas significatifs.

2.1.4. Discussion

Ces résultats confirment des travaux préliminaires qui montrent une infestation préférentielle des cerises rouges (CORBETT, 1933 ; IGBOEKWE, 1984) et suggèrent l'intervention de composés volatils durant la phase de colonisation (PRATES, 1969).

Les capacités de discrimination dont font preuve les femelles vis-à-vis des différentes classes de cerises testées suggèrent l'évolution du spectre d'odeur, résultant de la combinaison de diverses substances allélochimiques, parallèlement à la maturation des baies (DETHIER, 1953).

Les composés chimiques impliqués paraissent instables. Le potentiel attractif des baies est en effet d'autant plus faible que la durée écoulée depuis leur récolte est importante. L'information véhiculée semble donc de qualité puisque la nature labile de ces composés réduit leur probabilité d'adsorption sur les divers substrats environnants susceptibles, ainsi, de devenir des émetteurs secondaires (LABEYRIE, 1988).

La colonisation qui représente l'étape où les scolytes sont le plus vulnérables est ainsi facilitée par des kairomones émises par les cerises de café.

L'intervention d'éventuels stimuli visuels n'a pas été testée, et nous ne pouvons rejeter l'hypothèse d'une action synergétique de ces deux stimuli (PROKOPY, 1986). Des tests réalisés avec des papiers colorés représentant les divers stades de maturation des cerises auraient montré les préférences suivantes, en ordre décroissant : blanc, rouge, jaune, vert, noir et orange (MORALLO-REJESUS et BALDOS, 1980). Cependant, la conclusion de TICHELER (1961) "...que l'odorat joue un rôle subordonné à la vue, quant au choix de la

cerise. ", nous semble un peu hâtive, d'autant que la méthodologie employée paraît sujette à caution.

Aucun test comparatif n'ayant été effectué, les résultats obtenus avec les solvants utilisés doivent être appréciés avec prudence. L'acétone semble permettre d'extraire, du moins en partie, les substances volatiles impliquées dans ce processus d'attractivité. Au sujet de l'hexane et de l'alcool qui réagissent chacun dans un intervalle de polarités différent, bien que les répartitions observées ne soient statistiquement pas différentes d'une distribution au hasard, il serait prématuré de conclure dans un sens ou dans un autre.

Les tests réalisés sous boîte de Pétri montrent une proportion relativement constante (de 4 à 9%) de femelles n'exprimant aucune activité d'infestation. Il est nécessaire de rappeler, à ce sujet, que les expérimentations étaient interrompues au bout de 3 heures, soit à 17 heures. Les taux observés durant ces tests sont en accord avec les résultats obtenus lors de l'étude de la répartition temporelle des colonisations (Chap. 3, § 4.1.2.).

2.2. Relations intraspécifiques

2.2.1. Introduction

Contrairement à la plupart des Scolytides parasites des essences forestières qui ont fait l'objet de très nombreux travaux, les communications inter-individuelles qui régissent les relations sociales au sein des populations d'*H. hampei* n'ont donné lieu à aucune recherche. Ce fait paraît étonnant pour un phytophage dont l'impact économique est depuis longtemps reconnu. En outre, les composantes bioécologiques de son cycle évolutif, et en particulier la densité de ses populations, laissent entrevoir l'existence d'un système complexe de signaux nécessaire aussi bien à la structuration de la population au sein d'une cerise, qu'à la répartition de l'ensemble de la population à l'échelle d'une caféière.

2.2.2. Déterminisme de l'accouplement

Ainsi que nous l'avons vu précédemment (Chap. 3, § 3.2.), la fécondation des femelles conditionne leur aptitude à la dispersion. L'accouplement a lieu dans un espace très restreint et le rapprochement des partenaires sexuels ne semble pas, *a priori*, constituer un obstacle à la

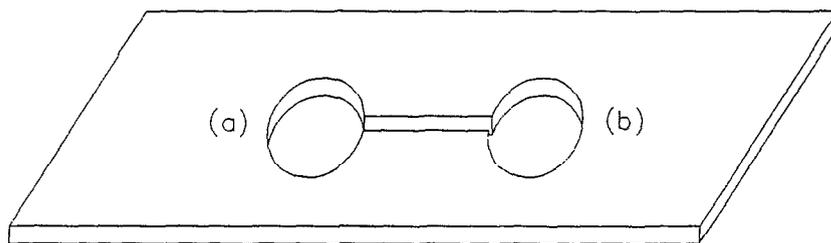


Fig. 16. Dispositif expérimental utilisé pour l'étude du rapprochement des partenaires sexuels.

reproduction. Aussi, si le statut fécondé de la plupart des femelles colonisatrices peut apparaître banal, il est nécessaire de préciser que nous avons pu dénombrer jusqu'à 153 individus, dont 103 femelles et 4 mâles, dans une seule baie! Dès lors, la rencontre des imagos de sexe opposé ne peut être laissée au hasard des déplacements, d'ailleurs fortement limités par un tel surpeuplement, et il existe nécessairement un processus de sélection du partenaire.

2.2.2.1. Matériel et méthodes

Des nymphes mâles et femelles extraites de cerises collectées dans les parcelles étudiées, ont été disposées dans des boîtes de Pétri en polystyrène (9 cm de diamètre) dont le fond avait préalablement été tapissé de papier filtre humide. Dès leur émergence, les imagos étaient placés, suivant leur sexe, dans deux petites boîtes en polystyrène (2 cm de diamètre et 0,6 cm de profondeur) contenant de l'endosperme de café concassé comme substrat nourricier.

Le dispositif expérimental (Fig. 16) est constitué d'une plaquette de plexiglass (7,6 cm x 2,6 cm) de 2 mm d'épaisseur percée de deux orifices de 1 cm de diamètre et distants de 1,5 cm. Une fine bande de plexiglass de 1,5 mm de large a été découpée de manière à établir un passage reliant les deux orifices. Ce dispositif est inséré entre deux lames de préparation microscopique. L'ensemble est maintenu en place par des morceaux de ruban adhésif. Les deux individus testés sont disposés chacun dans une des logettes ainsi aménagées. Les mâles dans la logette notée (a), les femelles dans la logette notée (b).

Le comportement d'imagos vierges des deux sexes, âgés de 5 jours, vis-à-vis de nymphes, d'adultes vierges émergents et d'adultes vierges âgés de 5 jours du sexe opposé a ainsi été testé.

Afin de recréer des conditions aussi proches que possible de celles rencontrées dans le milieu naturel, de l'endosperme de café concassé est déposé dans les deux logettes (voir Chap. 3, § 2.2.2.). De plus, les tests ont été effectués en obscurité complète à une température de $24 \pm 2^\circ\text{C}$ et une hygrométrie relative de $80 \pm 10\%$.

Les résultats ont été acquis en répertoriant la position des individus testés, dans l'une ou l'autre des logettes, au bout de 24 heures.

Les différentes répartitions observées ont été soumises à l'analyse statistique du khi-2 de Pearson.

Tab. 14. Effet des femelles vierges à divers stades de développement sur le comportement de mâles vierges âgés de 5 jours (*).

	répétitions	nombre de mâles ayant changé de logette
Témoin	37	8
Nymphes	33	9
Adultes émergents	32	22
Adultes âgés de 5 jours	54	49

(*) aucune femelle ne s'étant déplacée lors des tests, seuls les résultats acquis avec les mâles font l'objet de ce tableau.

2.2.2.2. Résultats

De manière à disposer d'un témoin pour comparer les différentes distributions obtenues une série de d'expérimentations ne faisant intervenir qu'un seul imago mâle ou femelle a été réalisée. Ceux-ci ont tous été déposés dans la logette (a). A l'issue des 24 heures, 8 mâles sur les 37 testés ont été retrouvés dans la logette (b). Aucune des femelles (33 mises en expérience) ne s'était déplacée.

Les résultats sont consignés dans le tableau 14.

Toutes les femelles vierges âgées de 5 jours testées avec des nymphes mâles, des mâles vierges émergents et des mâles vierges âgés de 5 jours sont restées dans la logette où elles avaient été déposées. Cette absence de réaction semble montrer que les femelles vierges sont incapables de reconnaître, à distance, les individus mâles.

La présence proche de nymphes femelles n'induit pas de comportement particulier chez les mâles vierges. La distribution observée ne diffère pas de façon significative avec la distribution témoin ($X^2 = 0,07$; ddl = 1).

Les femelles vierges émergentes ($X^2 = 13,6$; ddl = 1), de même que les femelles vierges âgées de 5 jours ($X^2 = 44,9$; ddl = 1) paraissent être à l'origine de l'émission de stimuli attractifs.

Bien que faiblement significative ($X^2 = 5,3$; ddl = 1) la différence observée entre les répartitions des mâles testés avec les femelles émergentes et avec les femelles âgées de 5 jours suggère une augmentation du potentiel attractif des femelles vierges en fonction de leur âge. Les mâles vierges paraissent capables de percevoir la présence de femelles vierges. Ce processus de reconnaissance se traduisant par un déplacement des mâles vers la source du stimulus.

2.2.2.3. Discussion

L'ensemble des résultats met en évidence l'intervention de stimuli émis par les femelles vierges dans les processus de rapprochement des sexes. De même que chez la majorité des espèces de scolytes monogames (CHARARAS, 1982 ; RYKER, 1984) c'est la femelle d'*H. hampei* qui attire le mâle. Chez cette espèce, la maturité sexuelle est acquise quelques heures seulement après l'émergence (Chap. 3, § 2.2.). Il semble, cependant, qu'une femelle vierge plus âgée soit d'autant plus attractive.

Les scolytes testés, sont déposés à distance l'un de l'autre, chacun isolé dans une des logettes du dispositif. Le processus attractif mis en évidence ne peut donc pas être la conséquence de l'expression d'une sensibilité gustative ou tactile des mâles. RYKER (1984) a montré l'intervention d'un signal acoustique dans l'induction du comportement de rapprochement des sexes chez le Scolyte du sapin de Douglas (*D. pseudotsugae*). Cette éventualité a été envisagée, mais aucune structure morphologique particulière susceptible d'engendrer une stridulation n'a pu être observée. Il semble donc légitime de suggérer la nature olfactive de tels stimuli.

L'accouplement se déroule dans les galeries excavées au sein de l'endosperme qui représentent un milieu clos, très peu ventilé. Aussi, la probabilité d'adsorption des composés chimiques impliqués dans ce mécanisme de reconnaissance, dans les parois des tunnels, est-elle très élevée. Seuls des composés écologiquement instables qui se dégradent rapidement semblent donc susceptibles de véhiculer une information de qualité (LABEYRIE, 1988).

Des travaux visant à étudier l'évolution de la structure des populations de ce phytophage (Chap. 5) ont montré, que, pour 2 à 3 mâles présents par cerise il n'était pas rare de trouver 20 à 30 femelles. De plus, lors de leur sortie des cerises, la quasi totalité des femelles (plus de 99%) est fécondée. L'étude du comportement des mâles vis-à-vis de femelles déjà fécondées n'a pas été réalisée. Cependant, ces observations suggèrent une rapide atténuation de l'attractivité sexuelle des femelles après l'accouplement (JACOBSON, 1966 ; RUDINSKY, 1966 ; BORDEN *et al.*, 1968 ; CHARARAS, 1970). Outre la nature labile des constituants chimiques, le caractère temporaire de leur émission apparaît comme une condition nécessaire au déroulement des événements tels qu'ils ont été observés.

2.2.3. Déterminisme de la répartition des infestations

Vers la mi-août, juste avant la première récolte alors que de nombreuses baies (plus de 20%) sont arrivées à maturité, les taux d'infestation qui atteignent jusqu'à 90% sur certains caféiers traduisent la densité des populations. Cependant, à cette époque, seules 8% des cerises présentent plus d'un trou de pénétration. Ces observations semblent indiquer que les femelles colonisatrices, outre les capacités de discrimination dont elles font preuve vis-à-vis des fruits à divers stades de maturation, sont susceptibles de différencier les baies saines des baies scolytées.

Tab. 15. Choix des femelles colonisatrices entre une cerise verte scolytée et une cerise verte saine.

répartition des infestations		nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
cerises vertes scolytées	cerises vertes saines		
53	84	7	144

Tab. 16. Choix des femelles extraites de graines par décorticage entre une cerise verte scolytée et une cerise verte saine.

répartition des infestations		nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
cerises vertes scolytées	cerises vertes saines		
77	45	22	144

Tab. 17. Choix des femelles colonisatrices entre deux cerises vertes, une scolytée l'autre saine (lot 1) et deux cerises vertes saines (lot 2).

répartition des infestations			nombre de femelles restées hors des cerises	effectif testé
lot 1 cerises scolytées	lot 1 cerises saines	lot 2 cerises saines		
23	78	65	20	186
101				

2.2.3.1. Méthodologie

Elle est identique à celle utilisée pour les tests comportementaux (§ 2.1.2.2.).

Les quatre cerises vertes utilisées pour l'obtention des résultats qui font l'objet du tableau 17 ont été réparties en deux lots. Le lot 1 constitué d'une cerise scolytée et d'une cerise saine ; le lot 2, de deux cerises saines. Ces lots dont les deux cerises étaient déposées côte à côte, étaient disposés à 6 cm l'un de l'autre.

2.2.3.2. Résultats

Les femelles colonisatrices sont capables de différencier les cerises scolytées des cerises saines qu'elles infestent préférentiellement ($X^2 = 7,0$; ddl = 1) (Tab. 15).

Les femelles extraites de graines présentent une capacité discriminatoire identique (Tab. 16). Elles préfèrent cependant réinfester une cerise déjà scolytée ($X^2 = 8,4$; ddl = 1) qu'elles pénètrent généralement en utilisant l'orifice préexistant.

La répartition des infestations entre le lot 1 et le lot 2 (Tab. 17) n'est pas due au hasard des déplacements des femelles colonisatrices sous la boîte, mais bien à un choix délibéré de ces dernières ($X^2 = 7,8$; ddl = 1). La présence d'une cerise scolytée dans le lot 1 rend celui-ci plus attractif que le lot 2 constitué de deux cerises saines. Au sein du lot 1, les femelles préfèrent infester le fruit sain ($X^2 = 29,9$; ddl = 1), ainsi que nous l'avons vu précédemment.

La comparaison des répartitions des infestations entre la cerise saine et la cerise scolytée obtenues pour les femelles colonisatrices lors des deux tests (Tab. 15 et 17) montre, de manière très significative ($X^2 = 6,8$; ddl = 1), l'influence de la position des baies, l'une par rapport à l'autre, dans le processus de reconnaissance.

2.2.3.3. Discussion

Ces résultats mettent en évidence l'existence d'un signal caractérisant les cerises infestées que les femelles sont capables de percevoir. La réponse comportementale exprimée lors de la réception de l'information semble dépendre, en partie, de l'état physiologique des femelles.

Les femelles extraites de graines par décorticage préfèrent rejoindre un fruit infesté.

Inversement, les cerises scolytées semblent être répulsives pour les femelles colonisatrices qui infestent, pour la plupart, la baie saine. Cependant, ce caractère répulsif des fruits scolytés paraît être modifié par la présence d'une cerise saine. L'interaction des divers signaux impliqués est à l'origine d'un stimulus présentant un potentiel attractif très élevé vis-à-vis des femelles colonisatrices.

Il semble donc que les glomérules présentant déjà une ou plusieurs cerises scolytées soient infestés en priorité.

Ces travaux préliminaires ne se sont pas attachés à déterminer la nature de ces stimuli. Cependant, diverses observations semblent suggérer l'intervention de la sensibilité olfactive des femelles dans ce processus de reconnaissance. Bien que cette hypothèse doive être avancée avec prudence, le comportement des femelles d'*H. hampei* est, en effet, semblable à celui de différents Coléoptères xylophages, tels que les Platypodides *Platypus flavicornis* (RENWICK *et al.*, 1977) et *P. gracilis* (MILLIGAN *et al.*, 1988) ou le Scolytide *Dendroctonus frontalis* (PAYNE, 1986), chez qui la perception de phéromones et de l'odeur de la plante hôte stimulerait l'agrégation. Ces auteurs précisent, d'autre part, que la prise alimentaire ou le forage est nécessaire à la production de phéromone.

La divergence observée entre les répartitions des infestations suivant la position des baies (en contact ou éloignées de 6 cm) est en accord avec divers travaux montrant que des concentrations élevées de phéromones pourraient retarder l'exécution d'un mouvement d'approche, de manière d'autant plus intense que l'insecte est plus près de la source d'émission, et même induire un comportement d'évitement (SHOREY, 1973 ; KENNEDY, 1978 ; VISSER, 1986).

Un tel processus permettrait d'expliquer les faibles taux de cerises présentant plusieurs orifices de pénétration.

Enfin, de nombreuses études effectuées parmi les ordres d'insectes les plus divers semblent indiquer l'origine interactive (kairomones + phéromones) des stimuli responsables des comportements d'agrégation (SCHOONHOVEN, 1968 ; SHOREY, *op. cit.* ; VISSER, *op. cit.*).

2.3. Conclusions générales

Nous avons montré l'influence de la lumière, et plus précisément de son caractère périodique, dans le déclenchement du vol de dispersion et de l'infestation des baies.

L'intervention de la perception visuelle dans la reconnaissance et la sélection des cerises de café par les femelles d'*H. hampei* n'a pas été étudiée. Cependant, de nombreux travaux indiquent le rôle de la vision dans les processus de recherche de la plante hôte par les insectes phytophages. Ainsi, les adultes du Curculionide *Pissodes strobi* sélectionneraient les rameaux de Sitka en fonction de leur silhouette (VANDERSAR et BORDEN, 1977). Le Doryphore (*Leptinotarsa decemlineata*, *Chrysomelidae*) (ZEHNDER et SPEESE, 1987) et la Mouche de l'oignon (*Delia antiqua*, *Anthomyiidae*) (JUDD *et al.*, 1988) seraient capables de différencier les rayonnements réfléchis par les surfaces végétales suivant leur longueur d'onde et de détecter ainsi la présence de leur plante hôte.

Cependant, les informations visuelles sont indissociables de la multitude des signaux acoustiques, tactiles, gustatifs et olfactifs qui caractérisent l'habitat. "It is likely that many, if not most, herbivorous insects use combined visual and chemical information to locate potential hosts." (PROKOPY et OWENS, 1983).

Si les stimuli visuels sont impliqués dans la phase de colonisation, de même les messages chimiques de l'environnement interviennent dans la dispersion des insectes. ATKINS (1966a et b) rapporte que la présence de phéromones agrégatives limite les déplacements de *D. pseudotsugae*. WOOD (1982) suggère un effet stimulateur des kairomones et des phéromones sur l'induction de l'envol chez diverses espèces de Coléoptères xylophages.

Ainsi, des concentrations élevées de phéromones combinées à l'odeur des cerises de café saines perçue aux abords de l'orifice ont vraisemblablement un rôle non négligeable dans le déterminisme du comportement de sortie de la baie d'émergence des femelles colonisatrices d'*H. hampei*.

L'orientation spatiale des insectes, dont relèvent en partie les processus de dispersion et de colonisation, fait appel à la perception et à l'intégration sensorielle des multiples composantes de l'habitat. C'est, en effet, "en fonction de l'ensemble des informations d'un ensemble donné que s'organise l'orientation des insectes." (LABEYRIE, 1977). La réaction comportementale observée dépend donc des caractéristiques environnementales mais aussi de la spécificité des récepteurs sensoriels (KENNEDY, 1978). Les différences inter-individuelles de sensibilité de ces récepteurs (VISSER, 1988) sont à l'origine de la variabilité des réactions observées lors de telles études en laboratoire.

Bien qu'en milieu naturel la quantité et la diversité des informations perçues tendent à réduire l'amplitude de ces divergences réactionnelles (WEHNER, 1984), la fréquence de ces comportements atypiques traduisant sa capacité à répondre à des situations très diverses, rendent compte d'une remarquable adéquation entre le phytophage et son végétal hôte.

CHAPITRE 5

DYNAMIQUE DES POPULATIONS

A travers l'étude des composantes écologiques, biologiques et éthologiques d'*H. hampei* nous avons pu déterminer les caractéristiques propres à ce séminivore et décrire les relations établies entre un individu pris isolément et quelques-uns des principaux facteurs qui caractérisent le milieu dans lequel il évolue.

La grande variabilité comportementale mise en évidence lors de la phase de dispersion et de colonisation reflète l'importance des différences inter-individuelles et souligne la nécessité d'élargir le champ d'analyse à la population.

C'est, en effet, l'amplitude de ces divergences qui détermine la plasticité de l'espèce, son aptitude à exploiter au mieux la niche écologique où se déroule son cycle évolutif.

1. EVOLUTION DE LA STRUCTURE DES POPULATIONS D'*HYPOTHENEMUS HAMPEI*

1.1. Influence de l'habitat sur l'abondance des populations

1.1.1. Introduction

Les observations réalisées sur le terrain nous ont permis de constater que le niveau d'abondance du scolyte est différent suivant l'habitat - les taux d'infestations enregistrés le 20 août 1990 dans les parcelles étudiées étaient de 5% pour la plantation ombragée contre 87% pour la plantation ensoleillée (Fig. 17, graphes A1 et B1) - et nous avons conclu à une influence globale de l'ombrage sur la dynamique des populations du phytophage.

Il ne s'agit pas, ici, de définir le rôle des différents facteurs microclimatiques propres aux deux habitats sur l'importance des effectifs, mais d'observer, dans leur ensemble, leur action sur les populations d'*H. hampei*.

Afin de déterminer si cette influence s'exerce directement sur les paramètres biologiques du ravageur, l'étude de la structure de ses populations dans les deux types d'agrocénoses a été effectuée.

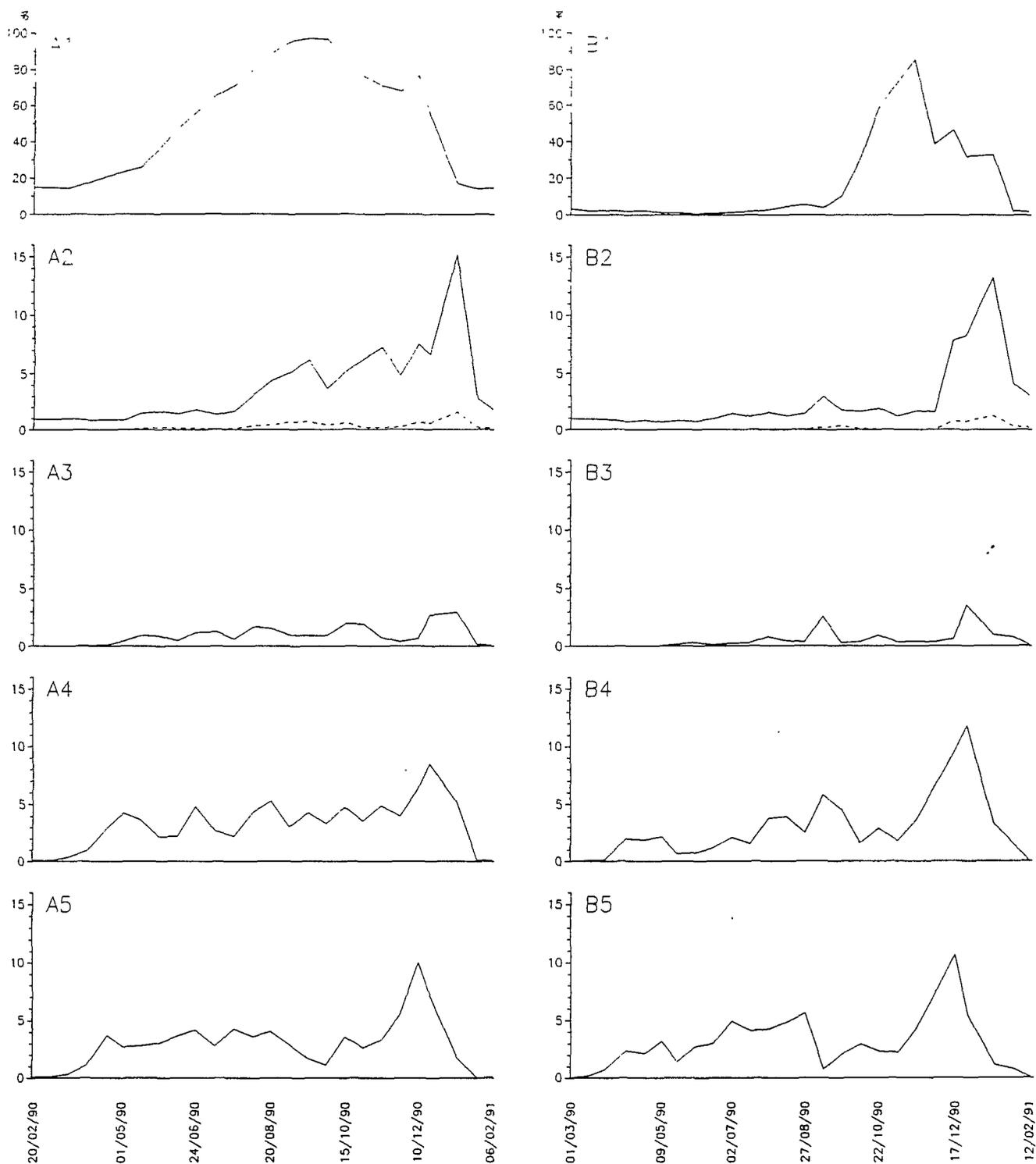


Fig. 17. Taux global d'infestation et évolution des effectifs moyens par cerise et par classe d'âge.

A : en habitat découvert ; B : en habitat ombragé

- 1 : taux global d'infestation de la parcelle
- 2 : imagos (en trait pointillé les mâles)
- 3 : nymphes
- 4 : larves
- 5 : oeufs

1.1.2. Méthodologie

1.1.2.1. Procédure d'obtention des données

Cette étude initiée le 20 février 1990, c'est-à-dire après la chute des dernières cerises sèches issues du cycle de fructification précédent, s'est étalée sur douze mois.

Les cerises à divers stades de maturation (cerises vertes avec endosperme aqueux, cerises vertes avec endosperme vitrifié, cerises rouges et cerises sèches) ont été récoltées, avec une fréquence de deux à trois semaines, dans une portion de la parcelle 1 de l'habitat découvert réservée à cet effet, et dans la parcelle ombragée. Les données brutes ont été obtenues par décorticage des baies et décompte, pour chacune des deux graines, des individus classés suivant leur stade de développement : oeuf, larve, nymphe, imago mâle et femelle.

Lors de chaque collecte de baies sur le terrain, le taux d'infestation des diverses catégories de cerises ainsi que leur fréquence relative ont été déterminés par observation d'au moins 500 cerises choisies au hasard.

1.1.2.2. Présentation des résultats

Nous avons voulu rendre compte de l'évolution de la densité moyenne des populations par cerise infestée, dans chaque type de culture. Aussi, après sommation des effectifs des deux graines, nous avons utilisé la procédure de calcul suivante.

Soient pour une date d'échantillonnage, F_1 , F_2 , F_3 et F_4 les fréquences relatives des $k = 4$ catégories de cerises (qui vérifient $\sum F_k = 1$) et T_1 , T_2 , T_3 et T_4 ($\sum T_k = 100$) leur taux d'infestation. Si n_{jk} est l'effectif de scolytes du stade j (4 classes d'âge) pour la classe k de cerises et c_{jk} l'effectif de cerises de cette classe, alors la densité d'individus par classe d'âge, par catégorie de cerise et par baie est :

$$N_k = \sum_{j=1}^4 n_{jk} / c_{jk},$$

et pour toutes catégories de cerises confondues :

$$N = \sum_{k=1}^4 N_k F_k T_k / 100.$$

La somme $\sum_{k=1}^4 F_k T_k$ fournit pour chaque session d'échantillonnage le taux global d'infestation de chacune des plantations.

L'ensemble de ces résultats fait l'objet des divers graphiques présentés sur la figure 17.

Tab. 18. Durées moyennes de développement de l'oeuf à l'adulte suivant la saison et l'habitat.

période saisonnaire	durée de développement en jours	
	habitat ouvert	habitat ombragé
mars-avril	39 ± 2,10	54 ± 2,38
mai-juin	48 ± 2,06	59 ± 3,10
juil.-août-sept.	56 ± 2,55	70 ± 2,53

Résultats de l'Analyse de Variance effectuée sur les durées de développement définies sur 60 graines pour chaque session.

	S.C.E.	ddl	Carrés moy.	χ^2	Test F	E.T.
Var. totale	35644,85	359	99,29			
Var. Facteur Saison (FS)	17166,01	2	8583,01	3,22	1400,17	
Var. Facteur Habitat (FH)	1604,01	1	16040,01	5,64	2616,65	
Var. Inter FS x FH	268,81	2	134,41	13,54	21,93	
Var. résiduelle	2170,02	354	6,13			2,48

S.C.E. : somme des carrés des écarts

E.T. : écart-type

χ^2 : test du khi-2 de Bartlett

1.1.3. Résultats Discussion

La coïncidence des profils qui traduisent l'évolution du nombre d'oeufs par cerise suggère l'indépendance de l'ovogenèse vis-à-vis des paramètres microclimatiques. Inversement, la comparaison de la densité des populations larvaires, nymphales et imaginale entre les deux types d'agrosystème fait apparaître une divergence qui s'accroît avec l'âge des insectes.

Une telle différence d'effectifs, si la fécondité (nombre d'oeufs pondus) des femelles n'est pas en cause, ne peut être expliquée que par une mortalité plus élevée dans la caféière ombragée. En effet, la pression parasitaire et prédatrice sur les populations étudiées est trop anecdotique pour être significative.

Pour chacun des habitats, les taux d'infestation enregistrés au cours de l'année 1990 rendent fidèlement compte de l'abondance des populations d'adultes essentiellement constituées de femelles, seules responsables de la colonisation de nouvelles baies.

Une analyse plus fine de ces données, par comparaison des effectifs graine par graine, nous a permis d'évaluer, avec une précision de 2 jours, la durée du développement de l'oeuf à l'adulte et ses modifications saisonnières jusque vers la fin du mois de septembre où le recouvrement des générations successives au sein même des grains rend impossible tout suivi (Tab. 18).

Ces données ont été soumises à une analyse de variance. Les calculs ont été effectués par le logiciel STAT-ITCF version 4 développé par l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages⁹.

Cette analyse dont les résultats sont présentés ci-contre, a montré de manière très significative l'influence de la période saisonnière et, de façon indépendante, de l'habitat sur la durée de développement du scolyte.

Les résultats présentés dans le tableau 18 montrent, dans la plantation traditionnelle, une durée de développement plus importante. Celle-ci, due aux températures plus basses, se manifeste par un écart variant de 11 à 15 jours entre l'émergence des adultes en habitat ouvert et ombragé.

Aux durées moyennes de 48 jours en plantation ensoleillée et 61 jours dans la caféière traditionnelle, doivent être ajoutés les 12 jours nécessaires à la maturation des femelles avant la

⁹ 8, avenue du Président Wilson - 75116 Paris.

phase de dispersion, ainsi que les 3 jours que demandent l'excavation de la galerie et de la logette de ponte et le dépôt des premiers oeufs. Nous obtenons donc, entre l'apparition d'une génération et celle de la suivante, une moyenne de 63 jours en habitat découvert et de 76 jours dans la caféière sous ombrage.

Durant la période dite d'intercampagne, alors que les nouvelles baies présentent encore un endosperme aqueux inapte à recevoir une ponte, le surpeuplement des cerises sèches se manifeste par l'épuisement des ressources alimentaires qui provoque la fuite des femelles. Ce phénomène migratoire est clairement observable sur les graphes A2 et B2 de la figure 17 qui montrent une brusque chute des effectifs moyens d'adultes par fruit vers la mi-décembre.

D'après nos données et nos observations nous avons estimé à une trentaine de jours cette phase pendant laquelle aucune ponte n'a lieu.

Enfin, on se souvient que si 17 mois sont nécessaires à la réalisation complète d'un cycle de fructification (Chap. 1., § 4.) la multiplication des populations ne peut s'effectuer que pendant les 12 mois (du 20/02 au 20/02 de l'année suivante) durant lesquels les rameaux portent des baies présentant un endosperme vitrifié, seules susceptibles d'accueillir une ponte.

Le rapport de la durée séparant l'émergence d'une femelle de celle de ses femelles filles par les 335 jours restants (365 - 30) donne le nombre potentiel de générations susceptibles de se succéder au cours d'un cycle annuel.

On obtient ainsi 5 générations dans la parcelle découverte et 4 générations dans la caféière traditionnelle.

1.1.4. Conclusions

Nous avons vu l'influence de la couverture végétale sur les caractéristiques microclimatiques propres à chacun des habitats (Chap. 1, § 3.2.2.2. et 3.2.2.3.).

La vitesse de développement des insectes et leur mortalité sont affectées de manière significative.

La durée d'une génération est plus longue à l'ombre. Alors qu'en habitat ouvert l'envol de dispersion des femelles de première génération débute en moyenne 63 jours après l'infestation d'une baie, il faut attendre 13 jours supplémentaires sous ombrage. Le nombre de générations annuelles est donc plus faible dans ces parcelles traditionnelles : on en dénombre 4 contre 5 dans les plantations ensoleillées.

Les conditions hygrométriques plus élevées combinées à des amplitudes thermiques plus faibles, pourraient être à l'origine de la mortalité ovo-larvaire plus importante observée en milieu couvert. Bien que l'influence du champignon entomopathogène *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuil. sur la mortalité des jeunes stades soit plus sensible en plantation traditionnelle, sa pression seule ne peut expliquer de telles différences d'effectifs.

L'influence globale de l'ombrage sur le niveau de population d'*H. hampei* semble donc être, en partie, le fait des facteurs microclimatiques qui différencient les deux types d'habitat. Les composantes thermiques et hygrométriques par leur action directe sur les paramètres biologiques du scolyte seraient ainsi à l'origine d'une modification du potentiel d'expansion des populations de ce phytophage. Et nous pourrions dès lors interpréter les différences de densité observées entre les deux types d'habitat comme le résultat d'influences microclimatiques défavorables à l'expression des potentialités intrinsèques du scolyte.

1.2. Effets de la succession des générations dans les cerises sur la taille des adultes

1.2.1. Introduction

Chez de nombreux Coléoptères dont le développement post-embryonnaire se déroule à l'intérieur de graines, la présence d'un grand nombre de larves entraîne un épuisement rapide des réserves nutritives limitées. Dans ces conditions de surpeuplement, chez *Callosobruchus maculatus* et *C. chinensis* la compétition larvaire intraspécifique aboutit à l'émergence d'un nombre restreint d'imagos de taille plus réduite (LARSON et FISHER, 1938 ; HOWE et CURRIE, 1964). Chez d'autres espèces de Bruchides telles que *Acanthoscelides obtectus* (LERIN, 1977), *A. aureolus* (JOHNSON, 1970) et *A. guazumae* (JOHNSON et KINGSLOVER, 1971), les faibles taux de mortalité larvaire se traduisent par la miniaturisation d'un certain nombre d'individus.

1.2.2. Méthodologie

Les imagos utilisés ont été recueillis, lors de l'étude de la structure des populations, dans les baies collectées dans la parcelle 1 de l'habitat découvert.

En vue dorsale la tête est cachée sous le pronotum. Aussi nous avons mesuré la distance séparant le bord antérieur du pronotum de l'extrémité postérieure des élytres. Ces mesures ont

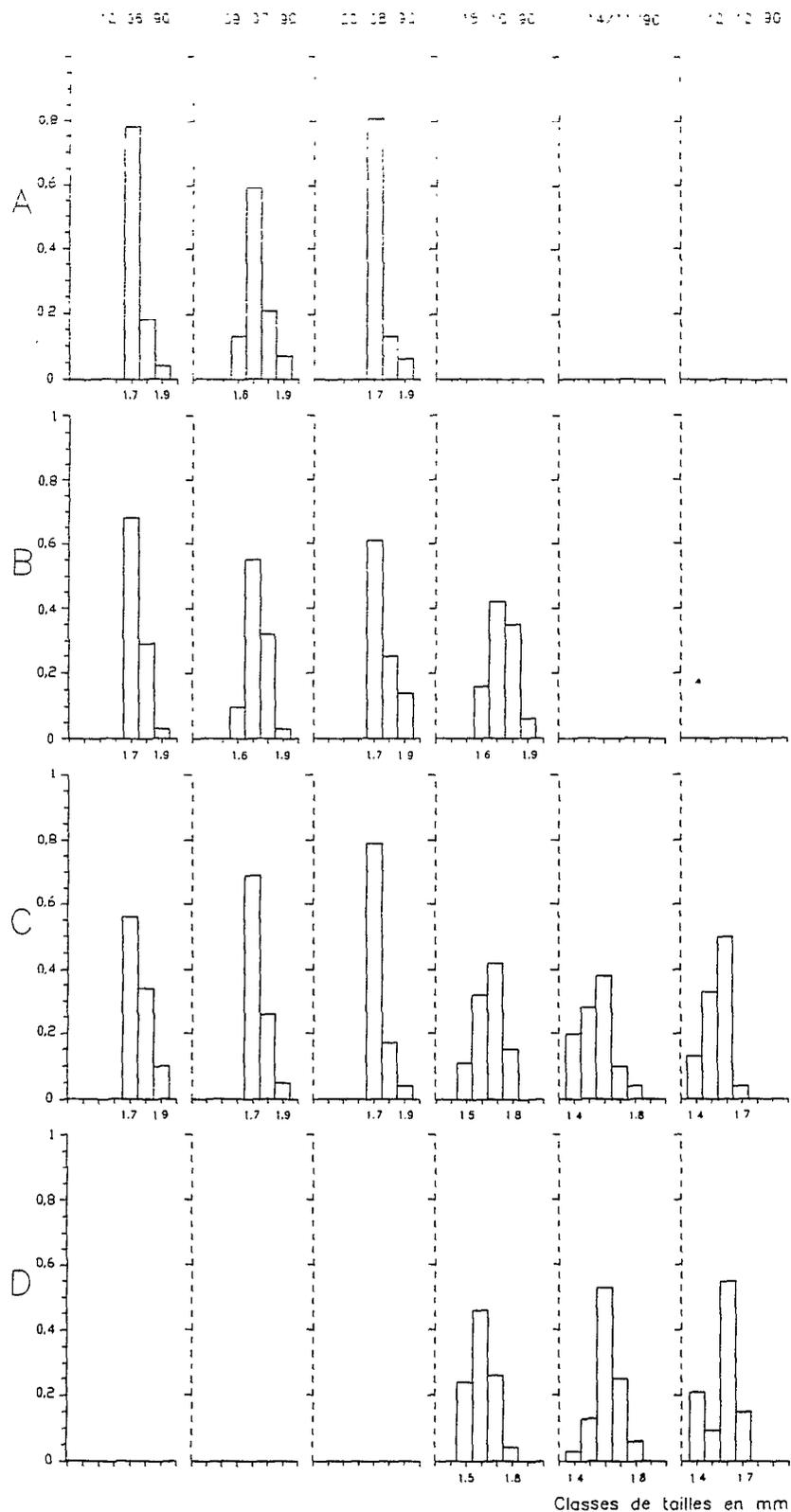


Fig. 18. Distribution par classes de la taille des femelles suivant la date d'échantillonnage et le stade de maturité des cerises.

- A : cerises vertes (endosperme vitrifié)
- B : cerises rouges (endosperme mature)
- C : cerises sèches (endosperme déshydraté)
- D : cerises immatures (endosperme aqueux)

été effectuées à la loupe binoculaire avec une précision au cinquantième de millimètre sur des femelles provenant de différentes catégories de cerises.

Les résultats bruts rangés en 6 classes de 0,1 mm d'intervalle variant de 1,4 à 1,9 mm sont consignés dans le tableau 1 de l'Annexe II.

1.2.3. Résultats Discussion

Une analyse globale de la figure 18, sur laquelle sont représentées les fréquences relatives des différentes classes de tailles suivant les dates d'échantillonnage et le stade de maturation des baies infestées, montre une diminution progressive de la taille moyenne des imagos femelles. Celle-ci se manifeste, dès le 15/10/90, par l'apparition de femelles de taille réduite (classes 1,6 et 1,5 puis 1,4) et la disparition des individus de grande taille (classes 1,9 puis 1,8). A cette époque, trois générations se sont déjà succédé dans les cerises rouges et les cerises sèches, et les ressources alimentaires *per capita* se trouvent fortement restreintes. Les deux dernières sessions d'échantillonnage (14/11/90 et 12/12/90) réalisées sur des femelles adultes extraites de cerises sèches (graphe C) traduisent la raréfaction progressive de l'endosperme nourricier disponible.

Sur les histogrammes A et B, le 09/07/90, nous pouvons observer l'apparition de la classe 1,6 qui n'est pas retrouvée à la session suivante. Nous avons attribué cette réduction de taille qui affecte une fraction de la population à une carence nutritionnelle non pas quantitative, mais qualitative. En effet, lors de la dispersion des femelles de première génération, vers la mi-avril, environ 50% des baies seulement présentent un endosperme à un stade de maturation suffisamment avancé pour assurer un développement normal aux futures larves. Une partie des femelles colonisatrices est donc contrainte d'infester les cerises immatures dont les graines en cours de vitrification ont acquis la fermeté nécessaire pour permettre l'excavation d'une logette de ponte, l'éclosion des larves puis leur alimentation. Cependant, les faibles teneurs en composés protéiques et surtout lipidiques de telles graines sont vraisemblablement responsables d'un défaut de croissance des différents stades larvaires se traduisant par une réduction de la taille des adultes.

Le graphe D de la figure 18 illustre les fluctuations de la taille des individus femelles collectés dans les cerises vertes présentant un endosperme aqueux. La distribution des tailles de ces individus qui représentent les femelles colonisatrices issus de baies rouges ou sèches

semble montrer que le processus de miniaturisation n'affecte pas les capacités de dispersion et de colonisation des femelles.

Les imagos mâles soumis à une carence alimentaire de nature quantitative ou qualitative, présentent, de même, un processus de réduction de taille (voir le tableau 2 de l'Annexe II).

1.2.4. Conclusion

Ainsi que le rapportent MOORE *et al.* (1990) la diminution des réserves alimentaires, conséquence de la succession des générations et de la croissance des effectifs au sein des baies, est à l'origine de l'apparition d'imagos de taille réduite au sein des populations d'*H. hampei*. Il est, d'autre part, légitime d'envisager le rôle d'une détérioration de la qualité du substrat alimentaire. Ainsi, chez le Bruchide *Caryedon gonagra* Fab. les déjections larvaires seraient à l'origine d'une modification chimique de l'endosperme qui participerait au processus de miniaturisation des imagos (ANCELA DA FONSECA, 1964).

Il semble, de plus, que le nanisme des imagos puisse être induit par la consommation de graines immatures constituant un régime alimentaire carencé en certains composés, notamment lipidiques.

Nos résultats semblent montrer l'indépendance entre la taille des femelles et leur aptitude à la dispersion et à la colonisation des cerises saines.

Cependant, on ne peut éliminer la possibilité que cette réduction de taille s'accompagne d'une limitation de l'ampleur des vols de colonisation ainsi que le montre ANDERBRANT (1988) chez le Scolytide *Ips typographus*. De plus, divers travaux rapportent une diminution de la fécondité de telles femelles naines (REID, 1962 ; AMMAN, 1972 ; CLARK *et al.*, 1979). Enfin, il aurait été mis en évidence chez *Acanthoscelides obtectus* une influence de l'état physiologique du mâle sur l'activité reproductrice des femelles (HUIGNARD, 1976 ; BIEMONT, 1979) et "...on peut penser...", souligne DESROCHES (1980), "...que l'activité reproductrice des mâles miniaturisés peut influencer les capacités reproductrices des femelles."

2. REPARTITIONS SPATIO-TEMPORELLES DES INFESTATIONS : INFLUENCE DU CYCLE DE FRUCTUFICATION, DE LA PHENOLOGIE, DE LA LIGNEE CLONALE ET DE LA STRUCTURE MORPHOLOGIQUE DES CAFEIERS

2.1. Introduction et objectifs

La description de la distribution d'une population animale monophage ne peut être dissociée de celle de sa plante hôte. Les caractéristiques physiologiques aussi bien que physiques du végétal représentent, en effet, autant de contraintes qui structurent l'évolution des populations du consommateur.

Ainsi que nous l'avons précédemment montré, la présence permanente des cerises sur les caféiers favorise le maintien *in situ* des scolytes. Cependant, la répartition dans l'espace des baies, leur accessibilité et la notion de disponibilité qui s'y rattache nécessitent une recherche des ressources alimentaires. Celle-ci se manifeste par la dispersion des individus au sein de chaque caféier ainsi qu'à l'échelle de l'agrocénose.

Aussi avons-nous étudié les relations susceptibles de rendre compte des répartitions spatio-temporelles des infestations au sein d'un caféier et dans une parcelle.

2.2. Méthodologie

2.2.1. Collecte des données

2.2.1.1. A l'échelle de l'arbuste

Le suivi hebdomadaire de deux caféiers de la parcelle 1 (P1) de l'habitat découvert (Chap. 1, § 3.1.3.2., Fig. 5) a été réalisé du 11 mai 1989 au 20 août 1990.

Choisis comme unité d'échantillonnage, les différents verticilles (glomérules) fructifères, portés par chacun des 12 rameaux producteurs sélectionnés par arbuste, ont été décrits par une série de constantes de manière à rendre compte de leur position au sein du caféier : quadrant d'orientation (Q), hauteur par rapport au sol (H) et position sous le couvert représentée par la distance par rapport au tronc (D).

Les variables traduisant l'évolution de la fructification et de l'infestation de chacun des verticilles ont été déterminées par dénombrement, à chaque session, des cerises vertes à endosperme aqueux (CI), des cerises vertes à endosperme vitrifié (CV), des cerises rouges (CR) et des cerises sèches (CS), ainsi que des baies scolytées (NS).

Après une étude préliminaire nous avons choisi de limiter la période de l'analyse aux 29 sessions, situées du 3 janvier 1990 au 20 août 1990, correspondant à la phase de gradation des infestations (Fig. 17, graphe A1), de manière à réduire la taille des tableaux de données et faciliter ainsi leur manipulation. De plus, seuls les verticilles présentant une ou plusieurs baies durant au moins 10 sessions ont été conservés.

2.2.1.2. A l'échelle d'une plantation

Durant le mois de novembre 1989, l'ensemble de la parcelle 2 (P2) de l'habitat ensoleillé (Chap. 1, § 3.1.3.2., Fig. 5) a fait l'objet d'une récolte sanitaire. Après défrichage et mise à nu du sol, les baies immatures d'une taille supérieure ou égale à 5 mm (susceptibles d'être infestées) ainsi que les cerises sèches portées par les rameaux ou tombées au sol ont toutes été retirées.

Chacun des 260 caféiers que compte la parcelle a été caractérisé par des constantes traduisant sa structure morphologique, définie par sa hauteur et le diamètre de son couvert à deux niveaux, et une estimation du nombre de cerises réalisée par dénombrement des rameaux fructifères et évaluation de l'effectif moyen de baies portées par chaque rameau.

Avec une fréquence d'échantillonnage de trois à quatre semaines à dater du 11 décembre 1989, nous avons suivi l'évolution de diverses variables. La couleur et la densité du feuillage qui décrivent l'aspect phénologique des arbustes, les fréquences relatives des différents stades de maturation des baies et le taux global d'infestation.

Il est important de préciser que seules trois catégories de cerises ont été distinguées. Les baies vertes immatures (endosperme aqueux) et les baies vertes présentant un endosperme vitrifié ont été confondues en une seule classe ; les fruits rouges arrivés à maturité et les fruits desséchés constituant les deux classes suivantes.

Une liste exhaustive de ces variables, de leurs modalités d'obtention ainsi que des abréviations qui leurs sont affectées sur les diverses représentations graphiques sera présentée ultérieurement.

La réalisation des 260 graphiques représentant l'évolution des taux d'infestation des caféiers du 11 décembre 1989 au 4 décembre 1990, puis leur superposition, nous a permis de définir trois phases bien distinctes.

La première, qui regroupe les échantillonnages du 11 décembre 1989 au 8 mai 1990 inclus, représente le début de la fructification (100% de cerises vertes). Le retard de maturation observé (voir Chap. 1., § 4.) est dû au retrait des cerises immatures d'une longueur supérieure à 5 mm lors de la mise en place de cette parcelle expérimentale.

La seconde période se caractérise par la maturation des baies et la brusque gradation des populations. Elle est constituée par les observations réalisées du 6 juin 1990 au 19 septembre 1990.

La première récolte a débuté le 26 septembre 1990. En raison de l'hétérogénéité aussi bien temporelle que spatiale des cueillettes, traduite par une très grande variabilité de l'évolution des taux d'infestations, nous avons préféré ne pas tenir compte des relevés effectués les 31 octobre 1990 et 4 décembre 1990 afin d'éviter d'intégrer l'effet de l'anthropisation du système dont nous discuterons par ailleurs.

2.2.2. Méthodes statistiques

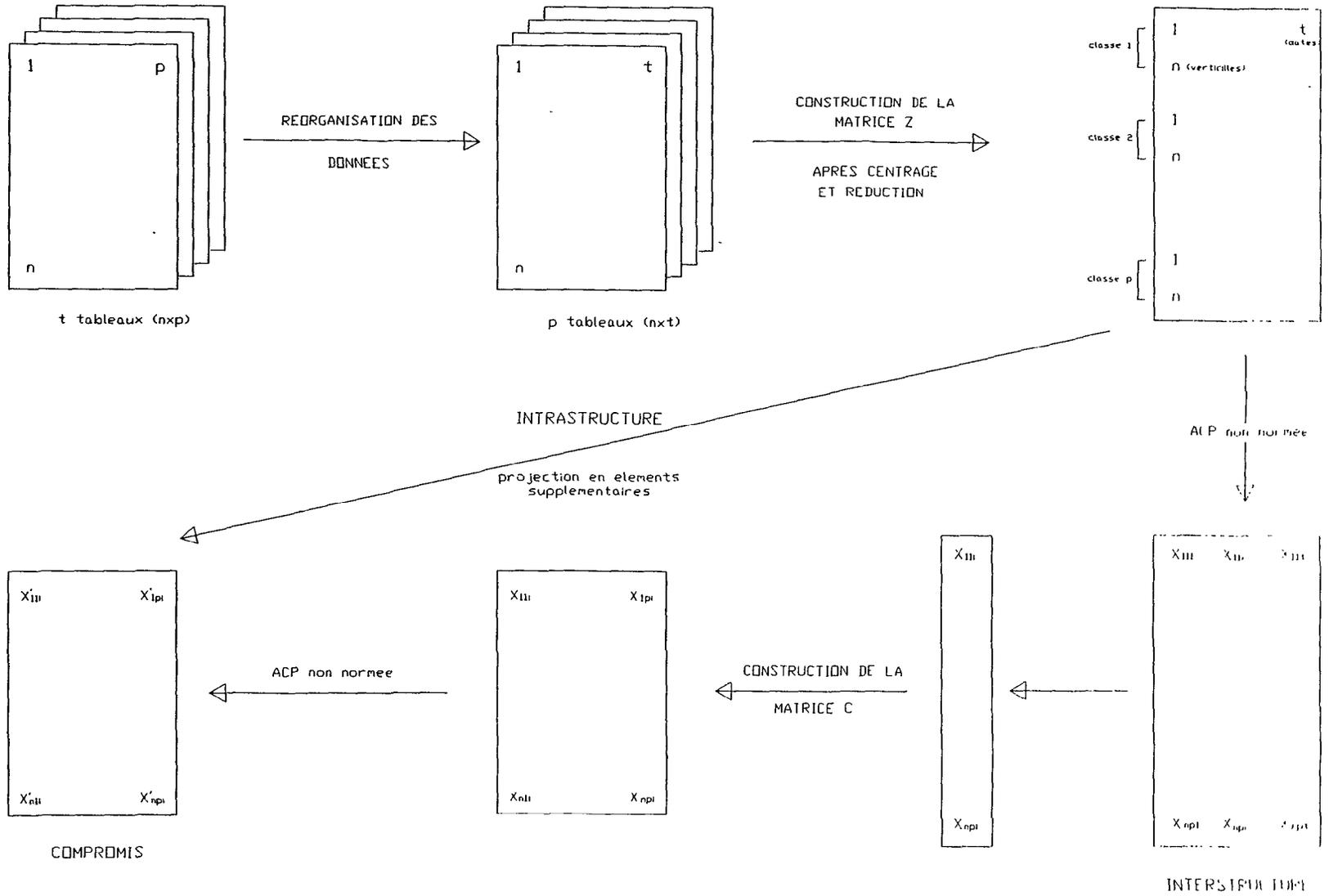
Notre premier jeu de données est constitué des mesures, sur n individus (verticilles), de $p = 5$ variables indicées dans le temps structurées en $t = 29$ tableaux $[n \times p]$, un tableau par date, et de $c = 3$ constantes structurées en un tableau $[n \times c]$. La description de telles mesures qui relève des analyses multivariées a été effectuée grâce à l'utilisation de deux méthodes multi-tableaux.

L'*Analyse Triadique* (AT), introduite par JAFFRENOU en 1978, qui réalise l'analyse statistique des tableaux de relevés multivariés et répétés au cours du temps (tableaux à trois indices) nous a permis de comparer l'évolution de l'infestation des verticilles par rapport à celle de la maturation des baies.

L'*Analyse Factorielle sur Variables Instrumentales* (AFCVI) développée par LEBRETON *et al.* (1988a et b) a été utilisée pour étudier l'influence de la position spatiale des verticilles sur les répartitions spatio-temporelles des infestations.

La seconde partie de l'étude, qui s'attache à décrire les modalités de la colonisation et la répartition des infestations au sein d'une plantation, a été effectuée sur p variables mesurées sur les $n = 260$ caféiers. L'utilisation d'un programme d'*Analyse en Composante Principales* (ACP) a permis de réaliser l'étude statistique de ces données.

Fig. 19. Organisation des données pour l'Analyse Triadique.



Les calculs ont été effectués par le logiciel BIOMEKO, version 4.0, mis au point par le groupe de Biométrie du C.E.F.E. - C.N.R.S.¹⁰

2.3. Analyse triadique

2.3.1. Présentation

Mise en oeuvre par l'utilisation d'un simple programme d'Analyse en Composantes Principales, l'Analyse Triadique considère les données comme une succession chronologique de t tableaux [individus x variables] et s'applique au cas où les mêmes p variables sont mesurées sur les mêmes n individus aux t dates (THIOULOUSE et CHESSEL, 1987).

Les résultats sont classiquement présentés en trois étapes :

- la première étape, appelée «interstructure» décrit de manière globale des dates d'échantillonnage.
- le «compromis» qui représente la seconde étape, fournit un résumé de la situation des variables aux t dates.
- L'«intrastructure» consiste à projeter sur l'espace de référence défini par le compromis les éléments de chacun des T tableaux initiaux. Cette dernière étape, permet une description fine des variables et/ou des individus.

2.3.2. Procédure

Pour chacune des t dates les p classes de cerises (vertes immatures, vertes avec graines vitrifiées, rouges, sèches et scolytées) ont été considérées comme des variables et les n verticilles comme des individus.

La première étape consiste à réécrire les t tableaux [$n \times p$] en p tableaux [$n \times t$] (Fig. 19), puis à en centrer et réduire les données par date et par variable c'est-à-dire à soustraire la moyenne et à diviser par l'écart-type les effectifs relevés pour chaque variable à la date considérée. Les tableaux ainsi obtenus sont réunis en une matrice Z [$np \times t$]. L'interstructure est obtenue par l'ACP non normée du tableau Z .

¹⁰ Route de Mende - BP 5051 - 34033 Montpellier.

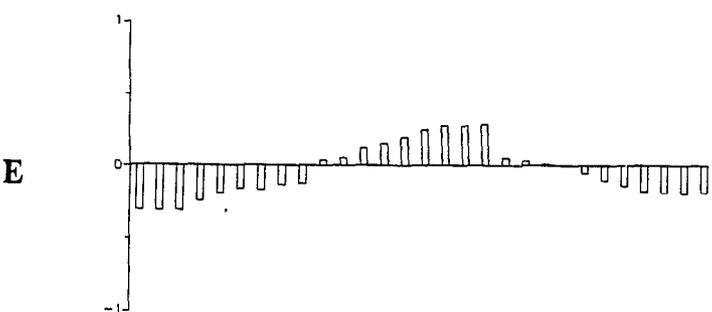
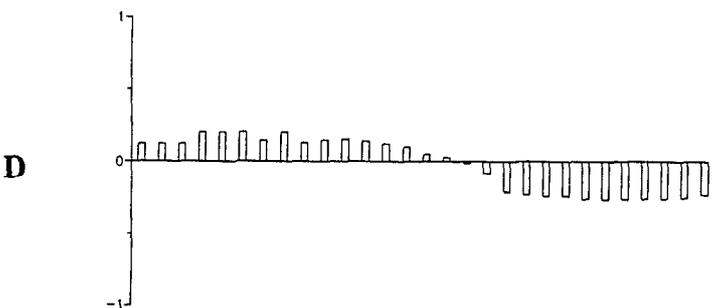
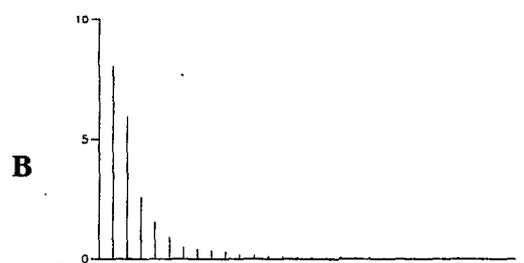
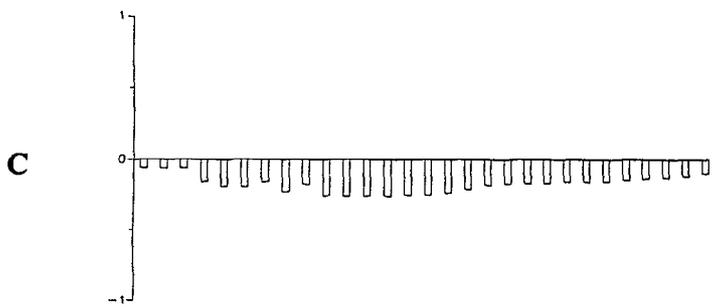
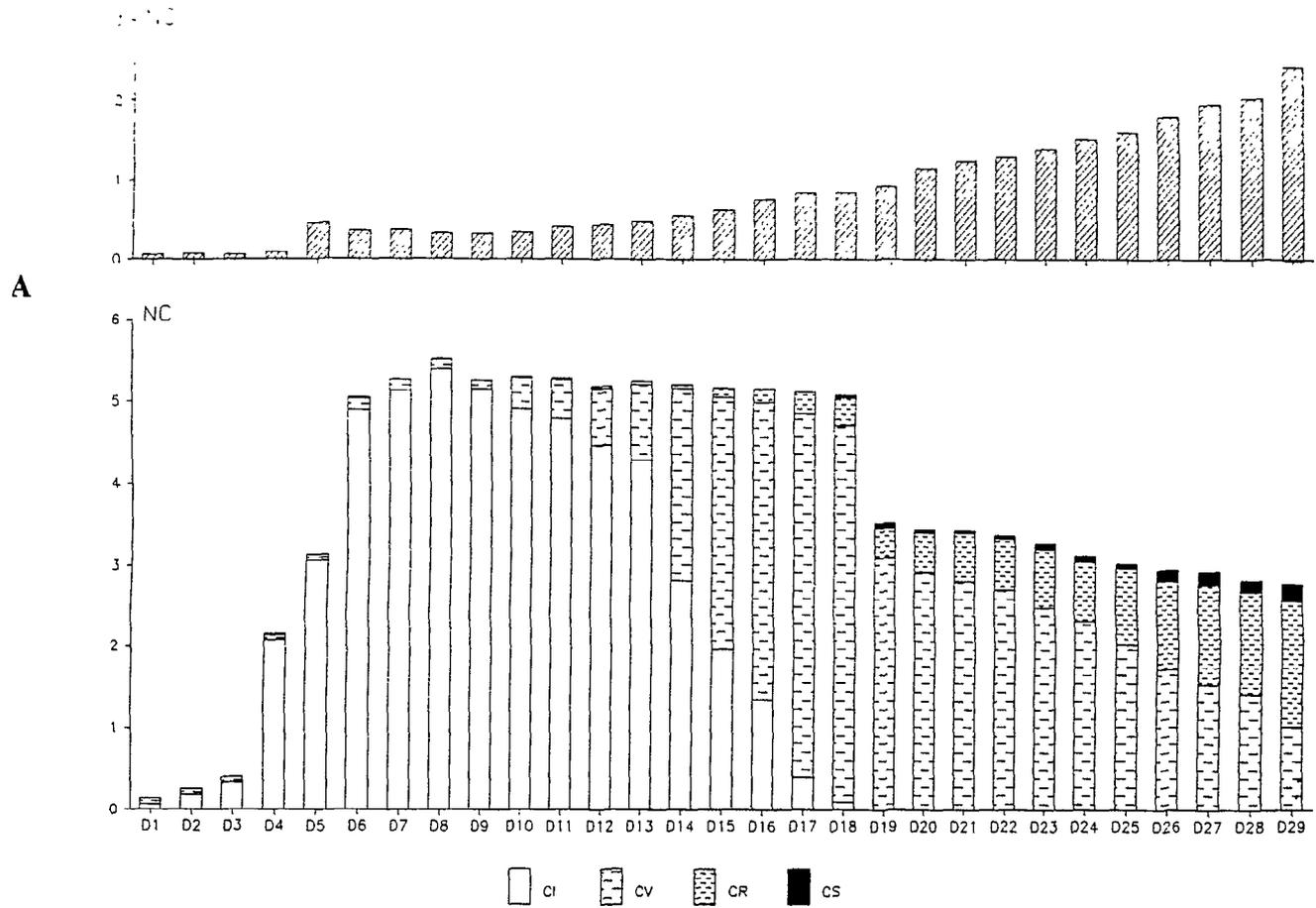


Fig. 20. Interstructure.

A : nombre moyen pour un verticille, par variable et par date d'échantillonnage, de cerises (NC) et de cerises scolytées (NS)
 B : diagramme des valeurs propres

Projections des coordonnées des 29 sessions
 - C : sur F1
 - D : sur F2
 - E : sur F3

La matrice C du compromis est constituée par les coordonnées factorielles des n individus pour un facteur fournies par l'ACP du tableau Z . En pratique, il suffit d'extraire des np lignes les p colonnes représentant les coordonnées des n individus pour chacune des p variables et de juxtaposer les tableaux [n lignes x 1 colonne] en une matrice C [n x p].

L'AT offre ainsi la possibilité de réaliser autant de compromis qu'il y a de facteurs à l'interstructure, chacun favorisant les phénomènes associés à ce facteur.

Cette seconde étape qui fournit une représentation simultanée des dates et des variables en respectant au mieux les processus dégagés par l'interstructure, est réalisée par l'ACP non normée de la matrice C , centrée par construction.

L'étape de l'intrastructure permet d'obtenir la représentation des individus (verticilles) aux diverses dates et celle des variables aux diverses dates.

La représentation des variables pour chaque date que nous avons choisie, afin de décrire les contributions temporelles des diverses variables entre elles, a été obtenue en projetant en éléments supplémentaires dans l'ACP du compromis les tp variables centrées et réduites.

2.3.3. Résultats et interprétation

En raison de la similitude des résultats acquis pour les deux caféiers analysés, nous ne présenterons que l'étude d'un seul d'entre eux, réalisée sur les données décrivant $n = 99$ verticilles.

Ces données font l'objet des deux diagrammes superposés qui constituent la figure 20A où sont représentés, par session, les effectifs moyens ramenés à un verticille de cerises scolytées (NS) et de cerises aux divers stades de maturation (NC) (CI : cerises vertes avec endosperme immature, CV : cerises vertes avec endosperme vitrifié, CR : cerises rouges, CS : cerises sèches).

2.3.3.1. Interstructure

Le tableau des contributions absolues des dates d'échantillonnage à la définition des composantes principales est présenté en Annexe III (Tab. III. 1).

Sur la figure 20 sont résumés les principaux résultats de l'interstructure. Du fait de la superposition des diverses dates d'échantillonnage sur la représentation fonctionnelle des

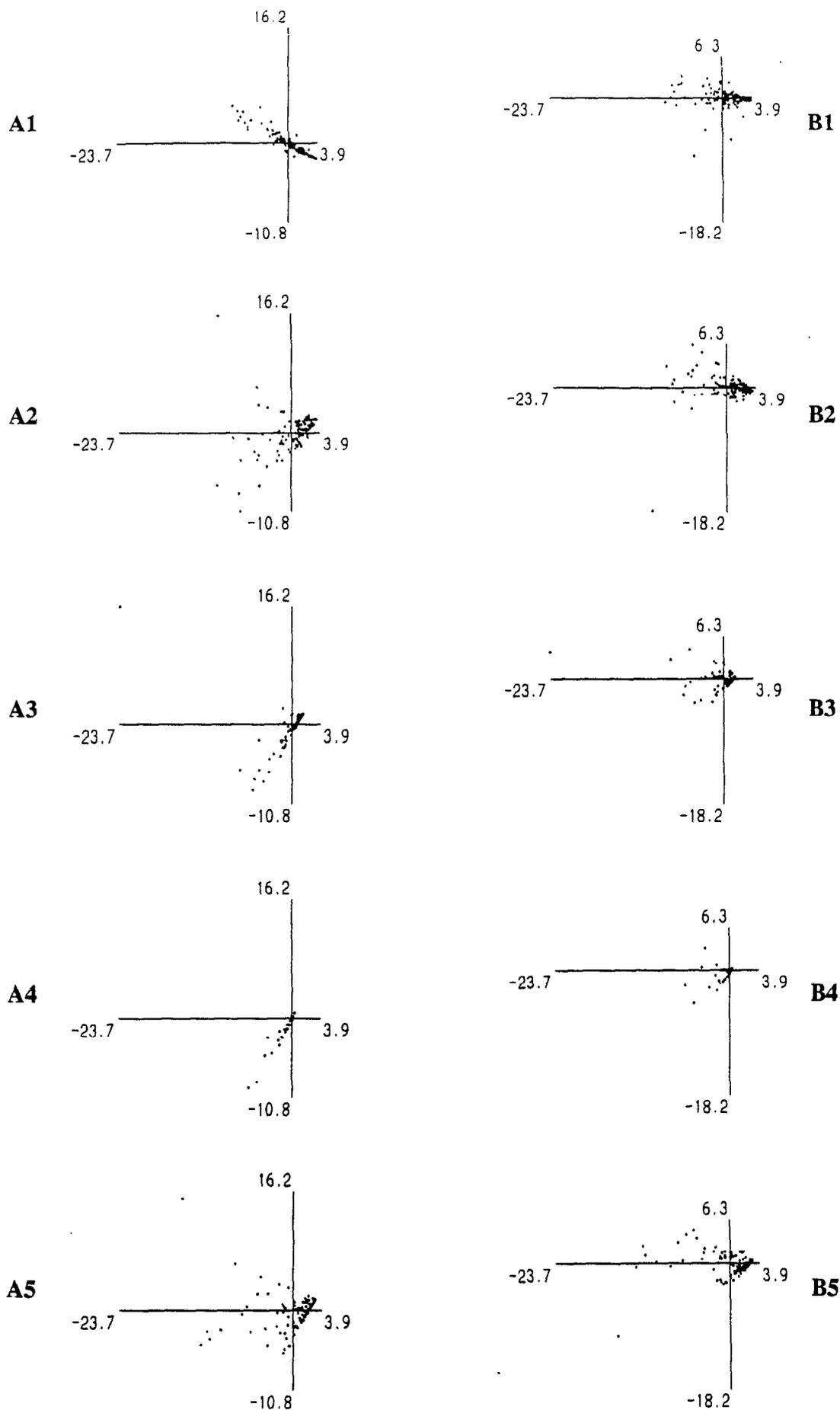


Fig. 21. voir légendes ci-contre.

cercles des corrélations, nous avons figuré les valeurs des projections des coordonnées des 29 sessions sur les axes F1, F2 et F3 par des diagrammes en bâtons.

Le premier axe factoriel (36,4% de l'inertie) montre un «effet taille» qui traduit l'existence d'une structure commune à l'ensemble des variables (ESCOFIER et PAGES, 1988). Les 29 dates y présentent toutes une coordonnée de même signe.

Parallèlement, le second (26,8% de l'inertie) et le troisième axe factoriel (11,8% de l'inertie) rendent compte de l'évolution phénologique des baies.

Les sessions 4, 5, 6, 8 et les sessions 19 à 29 sont les plus fortement ségréguées par le second facteur qui distribue les dates d'échantillonnage suivant leur chronologie, en opposant début et fin de cycle de fructification.

L'axe 3 montre une nette opposition entre les dates extrêmes (de 1 à 5 et de 26 à 29) présentant des valeurs nulles pour certaines variables et les dates intermédiaires (15 à 18) pour lesquelles toutes ces variables sont affectées de valeurs positives.

La représentation par variable des sous-nuages factoriels des 99 verticilles sur les plans F1 x F2 et F1 x F3 fait l'objet de la figure 21, où les coordonnées les plus négatives sur F1 (en abscisse) correspondent aux individus présentant les valeurs les plus élevées pour chaque variable considérée.

Cette description des variables, relative à la typologie des dates d'échantillonnage, montre la complexité sous-jacente au découpage fonctionnel précédemment décrit. Outre une variabilité temporelle plus importante pour les individus présentant de fortes valeurs pour les différentes variables, on remarque l'absence d'affinité entre verticilles voisins.

Si la divergence des coordonnées factorielles des verticilles pour chaque variable apparaît de prime abord, une analyse plus fine semble faire ressortir une certaine similitude entre les distributions des cerises rouges et des infestations.

Légendes de la figure 21 : Interstructure.
Représentation des 5 sous-nuages de verticilles.

- A** : sur le plan factoriel F1(abscisse) x F2(ordonnée)
- B** : sur le plan factoriel F1(abscisse) x F3(ordonnée)
- 1 - des cerises vertes à endosperme immature (variable CI)
- 2 - des cerises vertes à endosperme vitrifié (variable CV)
- 3 - des cerises rouges (variable CR)
- 4 - des cerises sèches (variable CS)
- 5 - des cerises scolytées (variable NS)

Tab. 19. Contributions absolues des variables aux 5 premiers facteurs du compromis.

variables	F1	F2	F3	F4	F5
CI	0,01	0,07	0,04	0,03	0,00
CV	0,02	0,03	0,04	0,02	0,00
CR	0,03	0,01	0,01	0,06	0,00
CS	0,01	0,02	0,00	0,00	0,78
NS	0,03	0,01	0,01	0,02	0,00

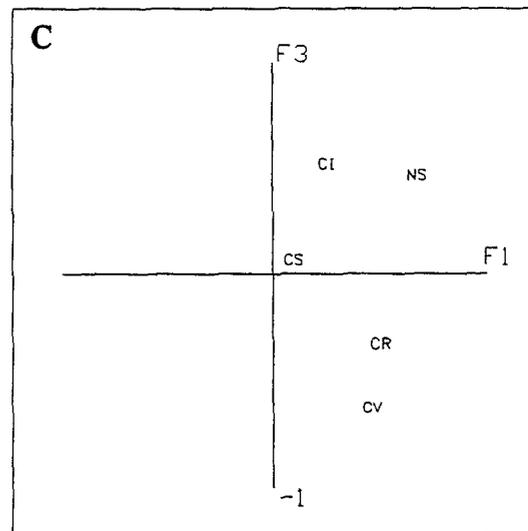
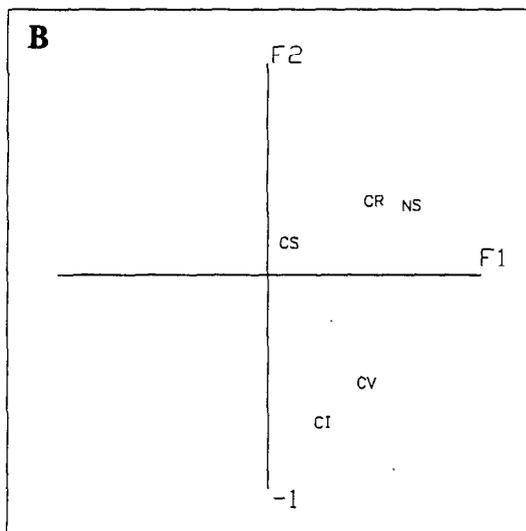
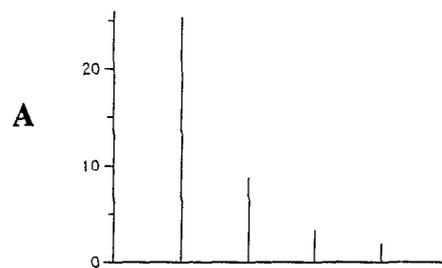


Fig. 22. Compromis associé au 1^{er} facteur de l'interstructure.

A : diagramme des valeurs propres de l'ACP

B : représentation des variables sur le plan factoriel F1 x F2

C : représentation des variables sur le plan factoriel F1 x F3

Les verticilles portant le nombre de cerises rouges le plus important (les plus négatifs sur F1) sont généralement les mêmes que ceux présentant les infestations les plus fortes. De manière identique, les distributions des cerises immatures et des cerises vertes paraissent liées pour de nombreux verticilles.

2.3.3.2. Compromis

Notre but étant d'établir une relation entre le cycle de fructification des caféiers et la distribution temporelle des infestations, nous ne présenterons ici que l'analyse du compromis associé au premier axe qui exprime la situation écologique en favorisant la structuration permanente des données. Bien qu'ayant été réalisée, l'analyse du compromis associé au second facteur de l'interstructure qui aborde un phénomène sous-jacent de structuration chronologique du nuage, ne sera pas présentée.

Dans un souci de clarté quant à l'interprétation des divers graphes, les éléments de la matrice C ont été pondérés par un coefficient de -1 afin que les coordonnées factorielles des verticilles soient affectées de signes identiques à ceux des variables.

Le centrage et la réduction des données initiales conduisent à une analyse traitant les variables de manière relative, indépendamment de leur valeur réelle. Les variables se distribuent au sein du nuage (Fig. 22) en fonction de leur influence réciproque (WAGNER, comm. pers.).

Les variables NS (cerises scolytées) et CR (cerises rouges), et de manière moins marquée la variable CV (cerises vertes) contribuent le plus à la formation du premier axe factoriel (63% de l'inertie) (Tab. 19) qui montre à nouveau un effet taille. Si la liaison entre les cerises rouges et les infestations se trouve confirmée, une nouvelle relation apparaît entre ces dernières et les cerises vertes.

Les cerises immatures (variable CI) qui participent le plus à l'explication du second axe (21,8% de l'inertie) sont fortement opposées aux cerises rouges et aux infestations. Une seconde opposition de moindre degré sépare les baies vertes des baies rouges traduisant ainsi une différence d'affinité entre ces deux catégories de cerises vis-à-vis des infestations.

Par rapport au troisième axe (8,5% de l'inertie), les coordonnées factorielles de signe contraire des variables NS et CV confirment le résultat précédent.

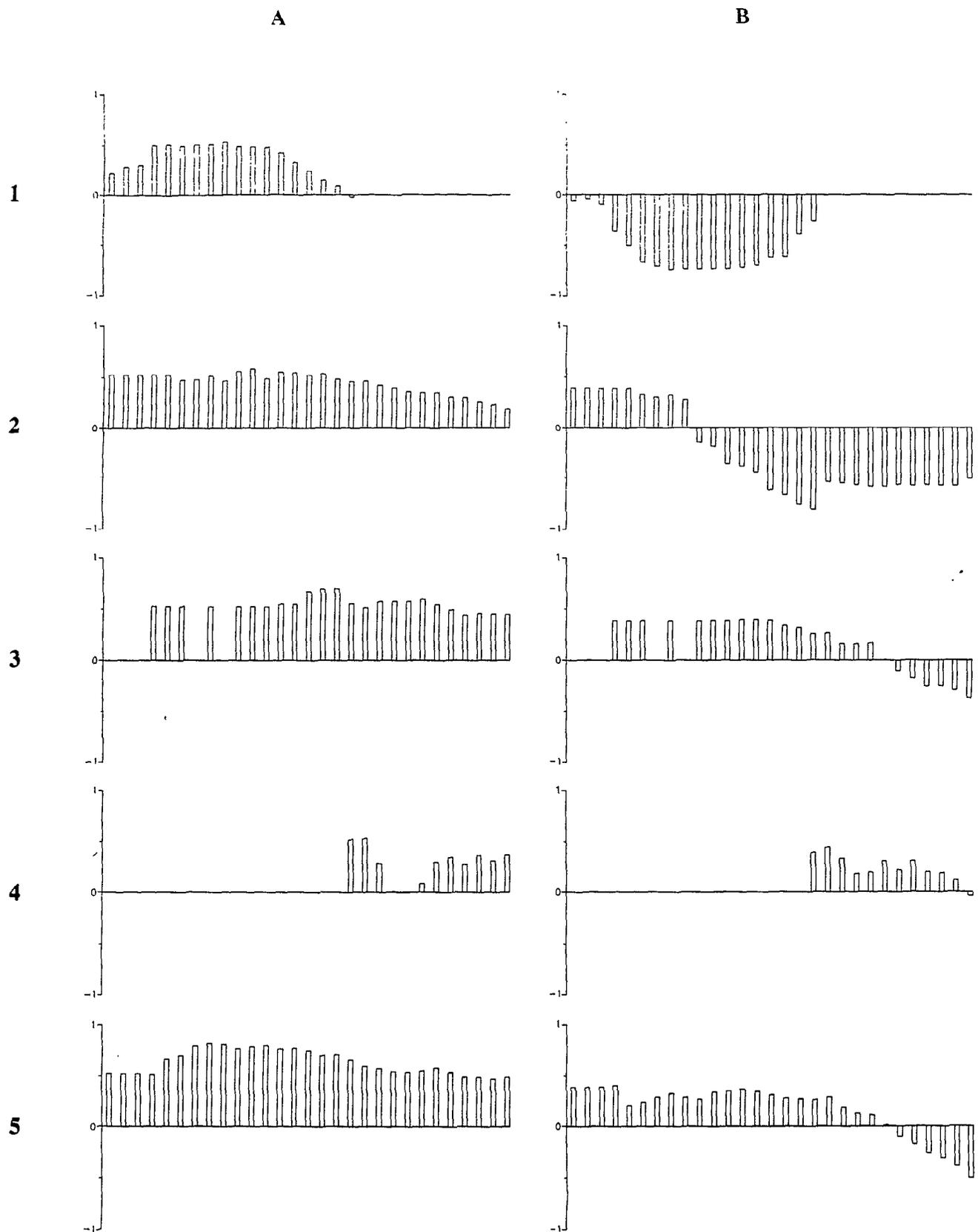


Fig. 23. Intrastructure associée au 1^{er} facteur de l'interstructure.
Projections des coordonnées des 5 variables sur les axes factoriels F1 (A) et F2 (B).

- 1 : variable CI (cerises immatures)
- 2 : variable CV (cerises vertes)
- 3 : variable CR (cerises rouges)
- 4 : variable CS (cerises sèches)
- 5 : variable NS (cerises scolytées)

La faible contribution absolue de la variable CS (cerises sèches) à ces trois facteurs suggère un statut particulier des cerises sèches à l'origine de la formation du cinquième axe.

La représentation des sous-nuages des verticilles dans les plans factoriels F1 x F2 et F1 x F3 présentée en Annexe III (Fig. III. 1) fournit une typologie individus-variables moyenne aux *t* dates. Exceptée l'observation de la variabilité plus marquée pour les individus de coordonnées fortement positives sur le premier axe factoriel, nous ne développerons pas plus avant le dépouillement de ces graphiques.

2.3.3.3. Intrastructure

L'analyse comparée des dix graphes de la figure 23, deux par variable, permet de juger, aux diverses dates, de l'influence de chaque catégorie de cerises sur la structuration temporelle des infestations. De même que pour la représentation des variables lors de l'interstructure, nous avons choisi, par souci de clarté, de figurer les valeurs des projections des coordonnées des variables sur les axes factoriels F1 et F2 sous la forme de diagrammes en bâtons.

La distribution des infestations et celle des cerises rouges peuvent être scindées, de manière identique, en deux sous-nuages suivant le signe de leur coordonnée relative au second facteur. Le premier regroupe les sessions de 1 à 22 de signe positif, le second les sessions de 24 à 29 de signe négatif.

Cette concordance met en évidence la forte corrélation positive entre la présence de cerises rouges au sein d'un verticille et l'importance de son infestation sur toute la durée de l'échantillonnage.

La répartition des cerises vertes durant les 29 sessions d'échantillonnage montre, de même, l'existence d'un sous-découpage fonctionnel qui isole les sessions 10 à 29 aux sessions 1 à 9.

La proximité des coordonnées de ces dernières avec celles des infestations aux mêmes dates, confirme le rôle des cerises vertes dans la structuration temporelle des infestations mise en évidence dans l'analyse du compromis. L'intrastructure permet d'évaluer la participation relative de cette variable. En effet, durant les sessions 1, 2, 3, 5, 7 et 9, aucun verticille ne porte de cerises rouges et lors des sessions 4, 6 et 8 leur présence très faible est limitée à quelques glomérules.

Tab. 20. Corrélations modalités x facteurs et rapports de corrélations variables x facteurs* .

variable	modalités	corrélations			fréq.	rapp. de corr.		
		F1	F2	F3		F1	F2	F3
orientation	Q1 quadrant sud	0,68	-0,34	0,02	0,299	0,65	0,54	0,32
	Q2 quadrant est	0,24	0,17	-0,15	0,195			
	Q3 quadrant nord	-0,40	-0,47	0,52	0,213			
	Q4 quadrant ouest	-0,46	0,60	-0,36	0,293			
position sur le rameau	D1 proximale	-0,43	-0,21	-0,50	0,126	0,31	0,05	0,36
	D2 médiane	-0,22	0,01	0,45	0,334			
	D3 distale	0,51	0,13	-0,10	0,540			
hauteur par rapport au sol (en cm)	H1 < 100	0,22	-0,10	-0,35	0,104	0,25	0,43	0,64
	100 < H2 ≤ 130	0,16	-0,64	-0,16	0,195			
	130 < H3 ≤ 160	0,32	0,09	0,74	0,270			
	160 < H4	-0,45	0,39	-0,44	0,431			

* Les corrélations modalités x facteurs sont fournies par le logiciel BIOMEKO 4.0.
 Les rapports de corrélation variable x facteurs ont été calculés selon la méthode proposée par LEBRETON *et al.* (1988b) :

soient p_1, p_2, \dots, p_m les fréquences des m modalités d'une variable ($\sum p_i = 1$),

r_1, r_2, \dots, r_m leur corrélation pour un facteur,

le rapport de corrélation de la variable considérée comme l'ensemble de ses m modalités

vaut : $\eta^2 = \sum_{i=1}^m (1-p_i)r_i^2$.

Hormis la relation entre les profils des diverses catégories de cerises qui traduit l'évolution du cycle de fructification, les cerises immatures et les cerises sèches semblent n'avoir aucune influence sur la répartition des infestations.

2.4. Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales

2.4.1. Procédure

L'AFCVI permet d'effectuer l'analyse conjointe de deux tableaux de données :

- le premier $[n \times t]$, que nous noterons T , est constitué par l'effectif de cerises infestées de chacun des n verticilles aux $t = 29$ dates d'échantillonnage ;
- le second $[n \times c]$, formé des valeurs des $c = 3$ descripteurs du milieu (en l'occurrence le caféier) pour les mêmes n verticilles, est noté X .

Afin de disposer d'un échantillonnage plus étendu, nous avons réuni les $n = 174$ verticilles des deux caféiers étudiés.

Après disjonction des c variables de la matrice X en leurs modalités et juxtaposition des sous-tableaux obtenus en une matrice X_d [174 lignes x 11 colonnes], les tableaux T et X_d sont soumis à l'AFCVI.

2.4.2. Résultats et interprétation

Les 8 premières valeurs propres non nulles, pour un maximum potentiel de $11 - 3 = 8$, montrent le caractère d'indépendance des 11 modalités des 3 variables choisies comme descripteurs du milieu.

Regroupées dans le tableau 20, les corrélations des modalités et les rapports de corrélation des variables avec les trois premiers facteurs indiquent la participation des variables et de leurs modalités à la formation et donc à l'explication de ces axes factoriels (LEBRETON *et al.*, 1988b). La figure 24 en donne une représentation graphique.

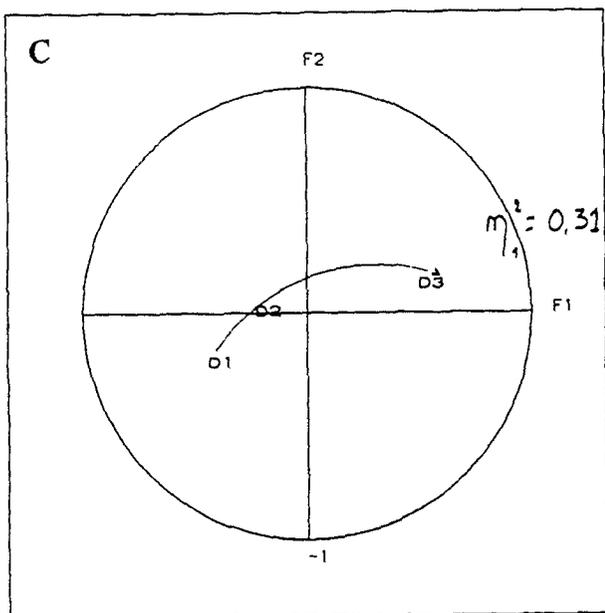
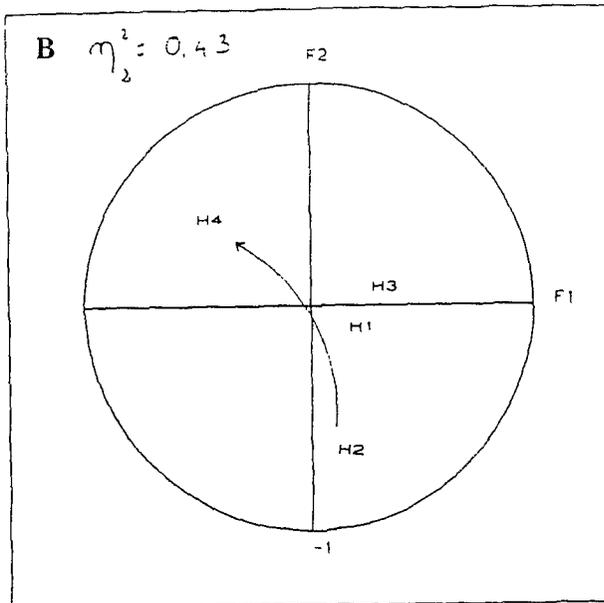
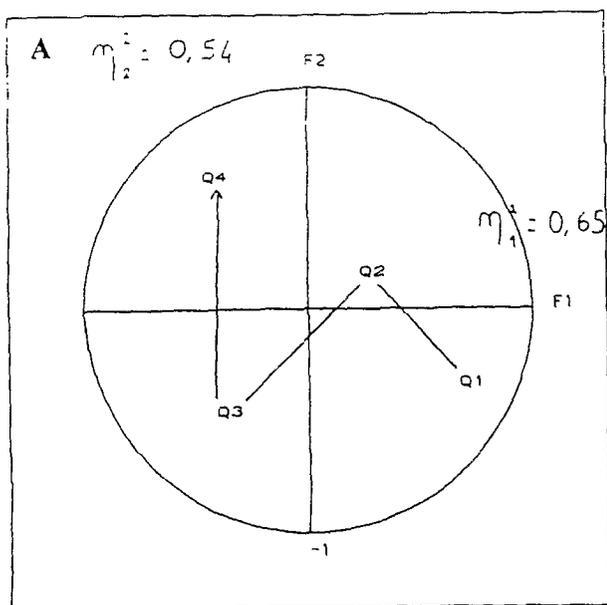


Fig. 24. AFCVI

Représentation dans le plan factoriel F1 x F2 des cercles de corrélation modalités x facteurs pour les variables.

- A** : quadrant d'orientation
- B** : hauteur
- C** : position sous le couvert

Le premier (71,6% de l'inertie) et le second axe factoriel (21,3% de l'inertie) sont principalement formés par la variable «orientation». Le premier facteur oppose la modalité Q1, et à un moindre degré Q2, aux deux autres. Autrement dit, les verticilles sud et est aux verticilles situés sur les quadrants nord et ouest. F2 qui rend compte de la structure sous-jacente du nuage, sépare les verticilles nord (Q3) et ouest (Q4).

La hauteur des verticilles par rapport au sol qui ne concourt que peu à la formation du premier facteur explique assez bien le second axe. Celui-ci oppose principalement les modalités H2 et H4 de cette variable.

Malgré la faible participation de la variable «position sur le rameau» à l'explication de l'axe F1 (Tab. 20), le cercle de corrélation des modalités de cette variable pour le facteur considéré, semble montrer une dissemblance entre les verticilles distaux (D3) en périphérie du caféier et les verticilles proximaux (D1) situés sous le couvert.

La représentation des sous-nuages des modalités (Annexe III., Fig. III. 2, III. 3 et III. 4) permet une interprétation plus fine des axes factoriels. Les effets principaux des différentes variables sont résumés sur la figure 25A. La comparaison avec le plan F1 x F2 (Fig. 25B) des dates d'échantillonnage (représentées par leur numéro de session) permet de visualiser l'influence des variables du milieu sur la répartition temporelle des infestations. Chaque session se trouve, en effet, placée au barycentre de tous ses relevés (FOUCART, 1985).

Le premier facteur montre un découpage de la distribution des dates d'échantillonnage en deux sous-nuages qui établissent clairement l'importance de l'orientation des verticilles sur la répartition des infestations. Un sous-découpage révélé par le second axe isole les sessions 1 et 2 des sessions 7 à 18 et indique ainsi l'effet joué par la hauteur des verticilles lors des deux premières dates.

Hormis cette influence restreinte, la très faible variance des diverses sessions sur les second et troisième facteurs montre le caractère d'indépendance de la structuration spatio-temporelle des infestations vis-à-vis de la hauteur des verticilles ainsi que de leur position sous le couvert.

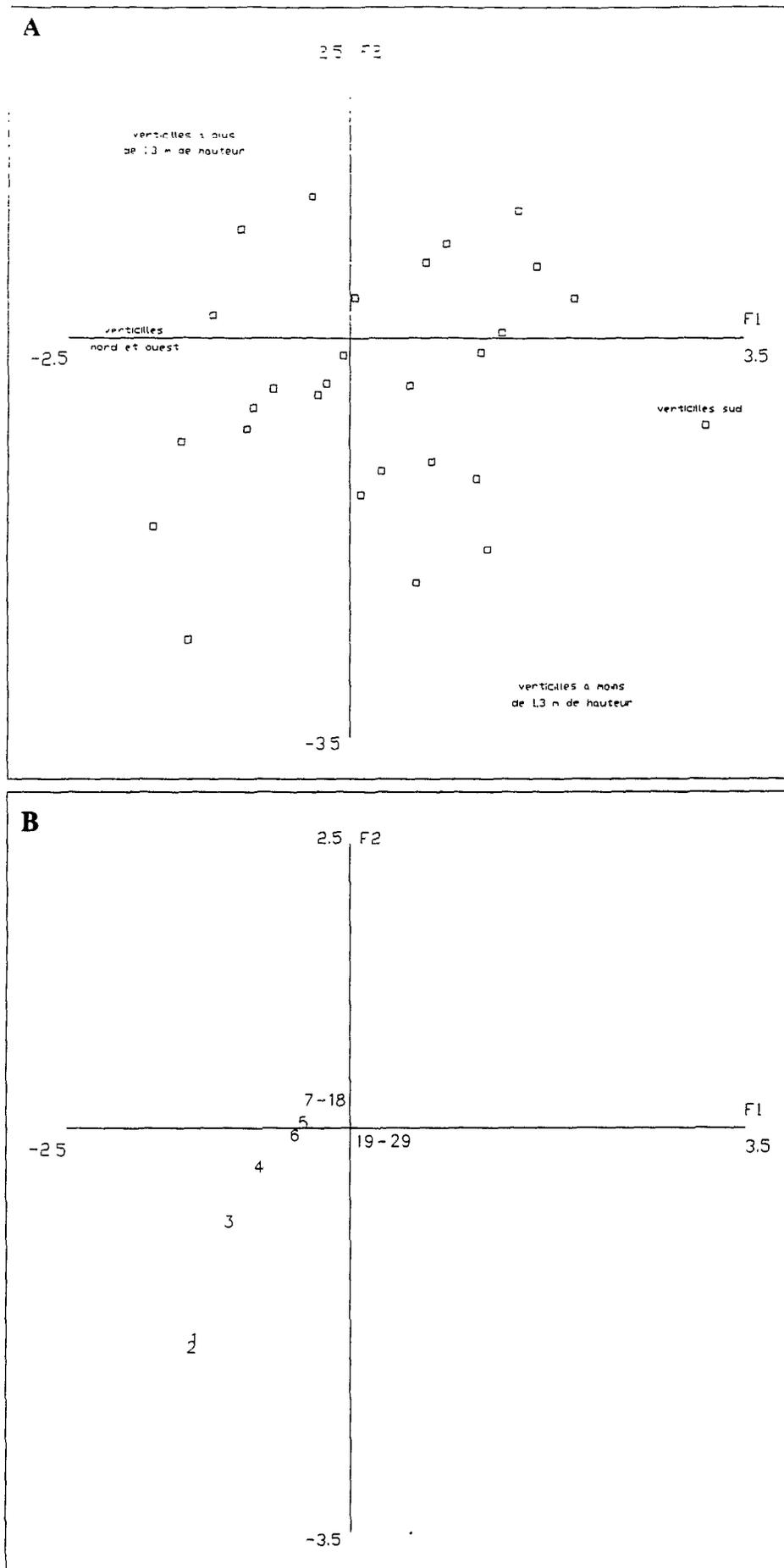


Fig. 25. **A** : plan F1 x F2 des verticilles interprété à partir des descripteurs du milieu.
B : plan F1 x F2 des dates.

2.5. Analyse en Composantes Principales

2.5.1. Présentation et mise en oeuvre

Subséquentement à l'analyse préliminaire, notre jeu de données initial a été modifié de manière à obtenir un tableau [$n \times p$] structuré en 260 lignes correspondant chacune à un caféier et 15 colonnes représentant les variables dont la liste est donnée au verso.

La matrice des données résultante est soumise à une ACP normée.

2.5.2. Résultats et interprétation

Les quatre premiers axes factoriels rendent compte de 66% de l'inertie globale du nuage.

Le premier facteur explique à lui seul 26,4% de la variance totale. Les variables les plus liées à cet axe (Tab. 21) sont celles qui caractérisent le nombre de cerises portées par les caféiers (le nombre de rameaux fructifères (RF) et le nombre de cerises portées par ces rameaux (NBC)), leur structure morphologique (la hauteur (H) et la largeur du couvert au tiers supérieur (L1)) et la date de première attaque (DPA). Le signe de cette dernière variable, inverse de celui des quatre précédentes, indique une forte corrélation entre un nombre élevé de baies, lié à la taille du caféier, et la précocité de l'infestation.

Le deuxième axe (20,9% de l'inertie) montre un découpage sous-jacent et oppose au taux de cerises vertes (P2CV) les variables qui traduisent la densité du feuillage (P1F2 et P2F2) et ceci tout au long de l'étude. A un moindre degré, une seconde opposition est observable avec les taux de cerises sèches dont l'importance paraît liée à une faible densité du feuillage correspondant à de fortes valeurs des variables P1F2 et P2F2.

La hauteur des caféiers, leur nombre de rameaux fructifères et les taux de cerises rouges sont les variables qui contribuent le plus à la formation du troisième axe factoriel (10,6% de l'inertie) (Tab. 21).

Quant au quatrième facteur (8,2% de l'inertie), il semble révéler l'existence d'une relation entre la largeur des caféiers au niveau de leur tiers inférieur (L2), et donc la lignée clonale LD1 (pour laquelle $L2 = 0$), et leur phénologie.

Le choix des facteurs pour la construction des plans factoriels s'est appuyé sur la comparaison de leur inertie associée. Il est, en effet, préférable de croiser des facteurs présentant des valeurs propres semblables afin d'obtenir des plans stables (ESCOFIER et PAGES, 1988).

Liste des variables décrivant les 260 caféiers

H	hauteur en cm
L1	diamètre du couvert en cm au niveau du tiers supérieur
L2	diamètre du couvert en cm au niveau du tiers inférieur
RF	nombre de rameaux fructifères
NBC	nombre moyen de cerises par rameau fructifère 0 < n ≤ 10 NBC = 1 10 < n ≤ 50 NBC = 2 50 < n ≤ 100 NBC = 3 100 < n NBC = 4
DPA	date de 1 ^{ère} attaque en nombre de jours écoulés depuis le début de l'étude (11/12/89)
P1T et P2T	moyenne des taux d'infestation durant la première et la seconde période. Lors de chaque session d'échantillonnage les taux d'infestations ont été établis par observation d'une centaine de cerises.
P1F1 et P2F1	couleur moyenne du feuillage durant la première et la seconde période jaune F1 = 1 jaune-vert F1 = 2 vert F1 = 3
P1F2 et P2F2	densité moyenne du feuillage durant la première et la seconde période normale F2 = 1 faible F2 = 2 très faible F2 = 3
P2CV	fréquence relative des cerises vertes
P2CR	fréquence relative des cerises rouges
P2CS	fréquence relative des cerises sèches

Remarques :

La première période, du 11/12/89 au 08/05/90, étant caractérisée par la présence de cerises vertes uniquement, les variables P2CV, P2CR et P2CS dont la valeur a été estimée par observation d'une dizaine de rameaux ne caractérisent que la seconde période de l'étude (du 06/06/90 au 19/09/90).

La variable L2 prend la valeur 0 pour les caféiers de la lignée clonale LD1 qui présentent une structure en ombrelle

Les cercles des corrélations sur les plans principal (F1 x F2) et secondaire (F3 x F4) issus de l'ACP (Fig. 26) fournissent une représentation graphique de ces résultats qui permet d'effectuer un bilan des liaisons entre variables.

La distribution des diverses variables sur le plan factoriel F1 x F2 semble indiquer l'influence des baies rouges sur l'importance des infestations. De plus, leur signe négatif sur le premier axe paraît les lier à des arbustes de taille élevée (variables H et L1) portant de nombreuses cerises (variables RF et NBC) et par conséquent présentant une attaque précoce. En outre, la structuration de l'espace par les variables phénologiques, si elle semble liée au stade de maturation des baies, ne paraît pas influencer la colonisation des arbustes.

Le plan F3 x F4 confirme la corrélation existant entre l'importance de l'infestation des caféiers (variables P1T et P2T) et la présence de fruits rouges.

La représentation des individus sur les plans factoriels F1 x F2 et F3 x F4 présentée en Annexe III (Fig. III. 5) ne dégage pas clairement de tendance et n'a pas été utilisée pour l'analyse.

Conformément aux recommandations d'AUDA (1983), la typologie des caféiers a été replacée dans son contexte géographique, ce qui nous a permis d'étudier l'influence de la position de chaque arbuste au sein de la plantation, de sa lignée clonale et de celle de ses voisins.

Les coordonnées de chaque individu pour les axes factoriels F1 (Fig. 27A) et F2 (Fig. 27B), rangées en cinq classes de valeurs, ont été reportées sur une cartographie synthétique de la parcelle.

L'observation de la figure 27A montre l'existence d'un gradient décroissant (de la gauche vers la droite) de la valeur des coordonnées des caféiers sur le premier axe factoriel de l'ACP. Cette structuration spatiale de la parcelle dont nous avons déjà fait mention (Chap. 1., § 3.1.3.2.) est due à un stress hydrique des caféiers situés sur la face nord-ouest de la parcelle suite au mauvais entretien du drain chargé d'évacuer les eaux d'écoulement.

La représentation des trois lignées présentes permet de noter l'existence d'une structure sous-jacente. Les faibles valeurs des coordonnées sur l'axe F1 correspondent à des caféiers de volume important présentant un nombre de cerises élevé, caractérisés par de fortes valeurs pour les variables H, L1, RF et NBC, mais aussi soumis à une infestation précoce (DPA faible). Sur les 93 individus de coordonnée inférieure à -1 (deux premières classes) soit 36% des caféiers, les fréquences relatives pour les lignées H865 et HB sont respectivement 0,67 et 0,31. La morphologie particulière des caféiers de la lignée LD1 dont le port en ombrelle s'accompagne de l'absence de rameaux inférieurs peut expliquer une telle typologie. Par

Tab. 21. Contributions absolues des variables aux 5 premiers facteurs de l'ACP.

variables	F1	F2	F3	F4	F5
H	0,11	0,01	0,13	0,02	0,00
L1	0,09	0,01	0,09	0,05	0,00
L2	0,07	0,09	0,01	0,15	0,00
RF	0,13	0,00	0,12	0,01	0,02
NBC	0,16	0,00	0,03	0,00	0,01
DPA	0,13	0,01	0,01	0,05	0,02
P1T	0,04	0,07	0,11	0,00	0,22
P1F1	0,07	0,02	0,08	0,15	0,01
P1F2	0,01	0,17	0,00	0,16	0,00
P2CV	0,00	0,16	0,04	0,07	0,26
P2CR	0,07	0,02	0,17	0,02	0,12
P2CS	0,05	0,10	0,04	0,04	0,07
P2T	0,05	0,09	0,09	0,00	0,17
P2F1	0,02	0,01	0,06	0,26	0,12
P2F2	0,02	0,21	0,02	0,02	0,00

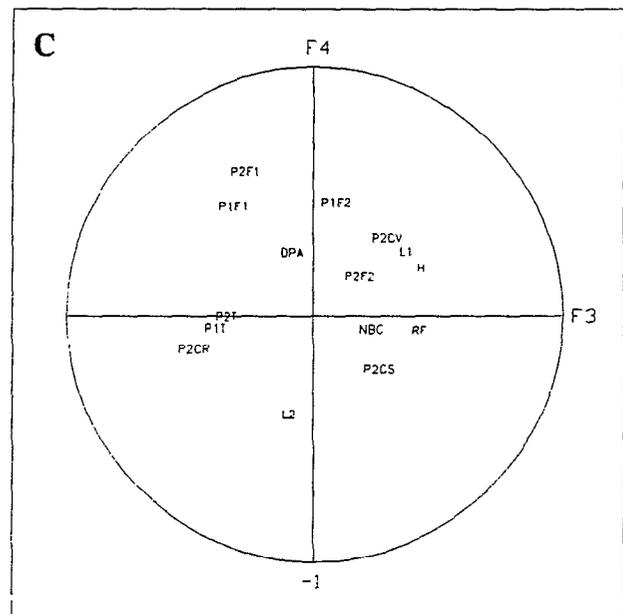
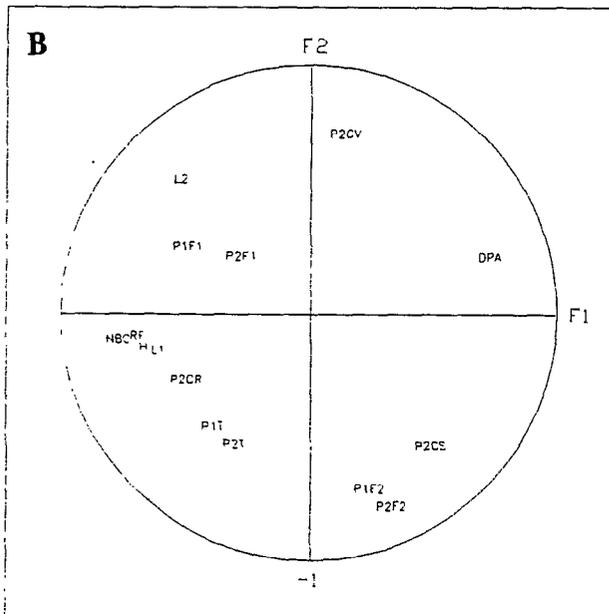
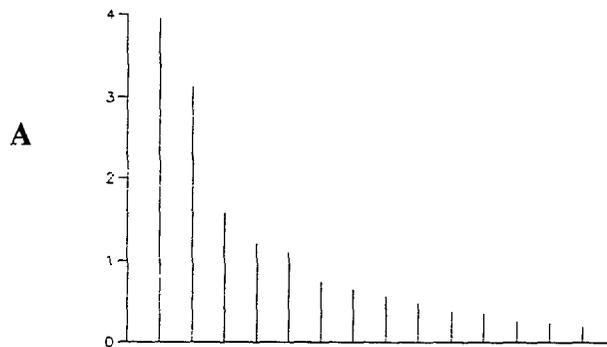


Fig. 26. Analyse en Composantes Principales.

A : diagramme des valeurs propres de l'ACP

B : cercle des corrélations des variables sur le plan factoriel F1 x F2

C : cercle des corrélations des variables sur le plan factoriel F3 x F4

contre, du fait de la similitude entre les clones HB et H865 quant à la taille et au nombre moyen de rameaux fructifères et de baies, seule l'influence de la précocité de la fructification de ce clone pollinisateur (H865) qui structure la répartition spatiale des premières attaques permet d'expliquer la distribution observée.

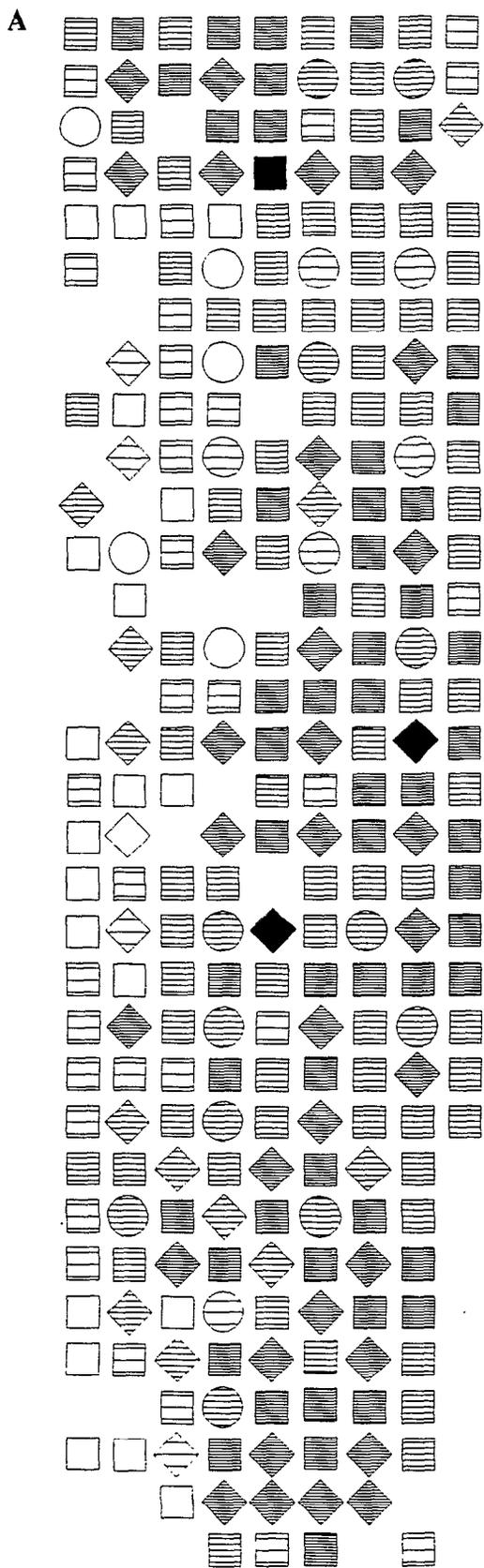
D'autre part, on peut remarquer que sur les 58 caféiers de la lignée HB soumis à ces infestations précoces, 54 (soit un rapport de 0,93) sont situés au voisinage immédiat d'un individu de la lignée H865.

Enfin, l'observation des quatre premiers rangs nord-est de la parcelle (en haut du schéma) montre que la moitié des caféiers (17/34) semblent sujets à une colonisation précoce. Il est essentiel de rappeler, à ce propos, que la parcelle 1 de l'habitat découvert se trouve précisément sur la face nord-est de cette parcelle (P2) à une distance d'environ 6 m (Chap. 1, § 3.1.3.2., Fig. 5).

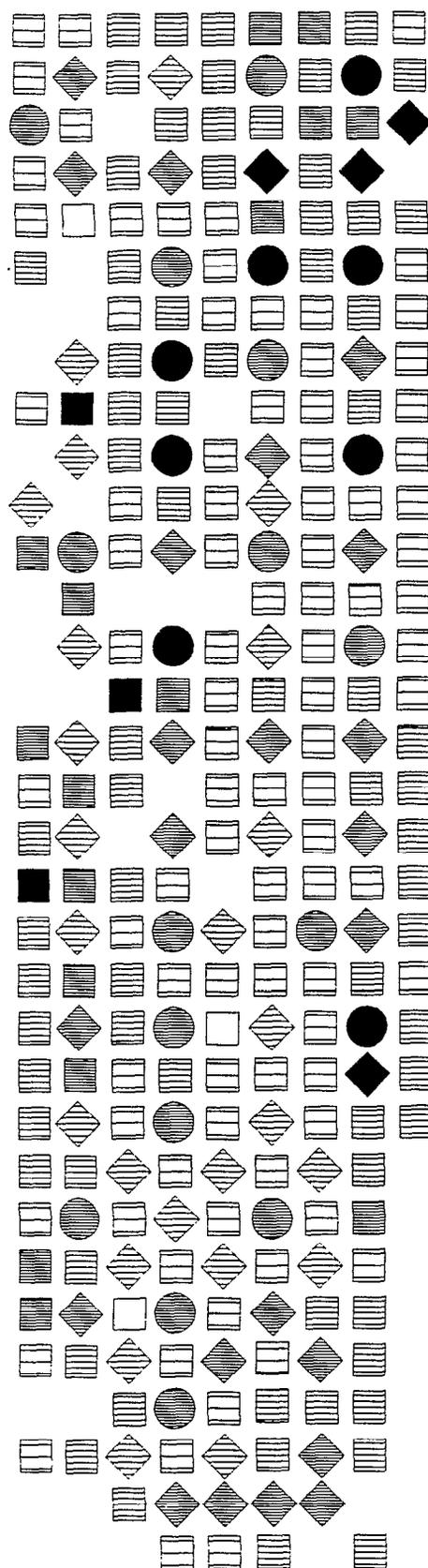
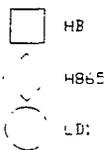
La répartition des classes de coordonnées sur le second facteur (Fig. 27B), traduit le statut particulier des pollinisateurs de la lignée LD1 qui semblent caractérisés par de faibles densités de feuillage et un nombre important de cerises sèches. Nos observations de terrain nous ont, en effet, permis de constater une fructification tardive de ces arbustes couplée avec une maturation très rapide qui explique la position de ces individus vis-à-vis de cet axe factoriel.

Bien qu'ils participent relativement peu à la formation de cet axe (Tab. 21), les taux d'infestations durant la seconde période de notre étude (variable P2T), liés à des effectifs élevés de cerises sèches, semblent aussi influencés par la densité du feuillage.

Un retour aux données brutes nous a en effet permis de constater que les caféiers du clone LD1 figurent parmi les plus infestés en fin de cycle de fructification. Si l'influence du nombre important de cerises sèches sur les taux d'infestations en fin de cycle, de même que celle du nombre de cerises sur la précocité des infestations, traduisent une distribution des attaques en fonction de la seule disponibilité trophique, la relation entre de faibles densités de feuillage et des taux d'infestations élevés suggère l'intervention de la phénologie dans la physiologie de la fructification.



LIGNES CLONALES



CLASSES DE COORDONNEES

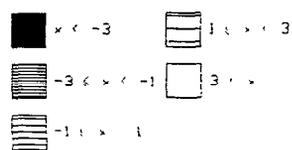


Fig. 27. Représentation géographique schématisée de la parcelle expérimentale.
Projection des coordonnées des caféiers sur F1 (A) et F2 (B).

2.6. Discussion Conclusion

L'ensemble des résultats obtenus ainsi que les observations effectuées sur le terrain sont cohérents avec le statut particulier des cerises immatures présenté au chapitre 3 (§ 4.3.). Celles-ci ne représentent qu'un hôte temporaire dont l'infestation n'influence pas le processus de colonisation. Due à un délestage naturel ainsi qu'à la décomposition de l'endosperme provoquée par la lésion des tissus lors de la pénétration des scolytes, la chute très fréquente des baies immatures confère, en effet, un caractère fugitif à l'établissement des femelles colonisatrices.

Activement recherchées dès la vitrification des graines, les cerises vertes sont le siège des premières pontes. L'influence de ces baies, dont l'infestation se traduit par l'implantation des premiers foyers de contamination, se maintient jusqu'à l'apparition des cerises rouges. Les capacités de discrimination des femelles colonisatrices vis-à-vis de baies d'âge différent (Chap. 4.) guident alors leur recherche vers les fruits mûrs. Leur potentiel attractif est tel, qu'ils représentent, dès lors, le facteur essentiel structurant la répartition spatiale des populations.

L'influence des cerises sèches a été minimisée par la restriction de la période d'étude du 03/01/90 au 20/08/90. Cependant, dès la mi-septembre, la disparition des cerises vertes et rouges due à leur maturation ainsi qu'aux cueillettes supprime tout effet de choix et contraint les femelles à coloniser les baies sèches, seules disponibles. Le stade de fructification ne représente donc plus un facteur susceptible d'orienter la distribution des attaques.

La répartition temporelle des vols de dispersion qui a lieu principalement entre 12 et 16 heures (Chap. 3., § 3.2.) explique sans doute la localisation des premières infestations sur les verticilles nord et ouest. Ceux-ci, malgré la situation intertropicale de ce territoire, profitent durant cette plage horaire d'un ensoleillement plus important que leurs homologues sud et est. Les femelles colonisatrices dont les réactions sont dominées par leur phototropie positive expriment vraisemblablement, en se dirigeant vers des baies vertes situées en pleine lumière, un comportement résultant du compromis entre les différentes réactions déclenchées par les stimuli olfactif et lumineux perçus. Un tel comportement qui serait à l'origine de l'évitement des caféiers sous ombrage permettrait de plus d'expliquer, en partie, les taux d'infestations plus faibles observés dans les plantations traditionnelles.

Puis, au fur et à mesure de la croissance des effectifs de fruits scolytés, les attaques se répartissent à l'ensemble des glomérules.

L'influence de la hauteur des verticilles qui semble participer à la structuration spatiale des infestations durant les toutes premières sessions d'échantillonnage ne traduit en fait que la précocité de la colonisation des baies immatures localisées dans le haut de la «jupe» du caféier (rameaux inférieurs dont l'extrémité distale retombe vers le sol). La jupe très peu productrice est généralement négligée lors des récoltes. De plus, les rameaux courbés vers le sol et qui se superposent, protègent les baies de l'action mécanique des violentes précipitations estivales responsables de la chute de très nombreux fruits. La présence de cerises sèches, en proportion plus importante que sur les autres rameaux, pourrait ainsi privilégier la colonisation des baies immatures voisines. L'influence très temporaire de cette variable semble confirmer notre hypothèse.

Quant à la position des glomérules sur les rameaux, aucune conséquence sur la répartition des attaques n'a pu être mise en évidence.

Au sein de la plantation, la colonisation des caféiers est tout d'abord conditionnée par leur précocité. L'existence d'un décalage - de l'ordre de 15 à 25 jours suivant les conditions microclimatiques - dans l'apparition des premières cerises susceptibles d'accueillir une ponte et d'assurer le développement de la future colonie entre les divers clones en présence, favorise l'établissement des populations sur les caféiers de la lignée H865. Si passée cette première phase le nombre de cerises portées par les caféiers, à l'origine d'une émission plus ou moins intense de composés volatils attractifs, intervient dans le recrutement des femelles colonisatrices, le maintien de taux d'infestations plus élevés sur les caféiers attaqués précocement semble confirmer d'une part l'existence de phéromones agrégatives et d'autre part l'ampleur restreinte des déplacements. En outre, la migration des populations vers d'autres caféiers est fortement liée à leur localisation au sein de la parcelle. Cet effet de voisinage, ainsi que les taux d'attaque élevés sur les arbustes des quatre premiers rangs nord-est de la parcelle sont deux arguments supplémentaires en faveur du caractère limité de la dispersion des populations. La conséquence de ces comportements est observée dans le sud du Mexique par BAKER (1984) qui rapporte : "*Females tend to aggregate their attack on certain branches and trees more than others.*"

Enfin, la phénologie des caféiers que nous avons définie par la densité et la couleur du feuillage n'agit pas directement sur la colonisation des baies, mais à travers l'état physiologique qu'elle traduit et qui se manifeste par une maturation accélérée des cerises sur les arbustes présentant un feuillage peu fourni.

Bien que l'on puisse supposer que la densité du feuillage intervienne au niveau de l'accessibilité des fruits, l'indifférence des infestations vis-à-vis de la position des verticilles sous le couvert semble infirmer cette hypothèse.

Les cerises tombées au sol suite au délestage naturel ou bien à l'action du déprédateur n'ont pas été intégrées dans cette étude. Néanmoins, l'observation de scolytes au sein de telles baies à divers stades de maturation, nous a permis de constater une forte augmentation du taux de mortalité liée à l'importance des précipitations. Même si les baies saines à terre peuvent être le siège d'une infestation (SCHMITZ et CRISINEL, 1957), les faibles effectifs dénombrés ne semblent pas susceptibles d'influencer la dynamique des populations de manière significative. En outre, la coïncidence temporelle entre la période d'intercampagne, durant laquelle les cerises au sol beaucoup plus nombreuses que celles portées par les rameaux pourraient constituer un foyer de contamination, et la saison des pluies, responsables de la décomposition de la presque totalité des fruits, rend négligeable l'effet des imagos survivants.

Si nous n'avons pu aborder qu'une partie de la multiplicité des composantes du milieu qui interviennent dans la distribution des populations, celle-ci nous a cependant permis de mettre en évidence l'influence sélective exercée par le caféier, conjointement aux conditions microclimatiques, sur les populations d'*H. hampei* étudiées. Les composantes trophiques et morphologiques, la lignée clonale et la position des arbustes au sein des plantations, l'état physiologique et l'implantation géographique des caféiers sont autant de facteurs qui interagissent entre eux et structurent en retour la dynamique des populations du phytophage.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

A l'issue de ce manuscrit, nous retracerons brièvement les principales étapes du cycle évolutif d'*H. hampei* étudié dans deux agrosystèmes caféicoles du territoire néo-calédonien et présenterons une synthèse des résultats acquis au cours de notre étude sur les répartitions spatio-temporelles des populations. Puis, nous aborderons l'aspect génétique de la "taille" d'une population de scolyte. Enfin ce travail débouchera sur des suggestions pour la mise au point de méthodes de lutte intégrée adaptées aux conditions locales:

Quelques heures après leur émergence, les femelles sont fécondées au sein de la graine par leurs propres frères. Le *sex ratio*, dont les faibles variations suggèrent l'existence d'un système de régulation dans la détermination du sexe, est fortement en défaveur des mâles. Néanmoins, l'aptitude d'un seul d'entre eux à féconder toutes les femelles de sa génération présentes dans la baie indique que leur faible représentation ne constitue pas un facteur limitant l'expansion des populations.

Environ douze jours après leur émergence, les femelles présentent une inversion de leurs tropismes photique et tactile qui se manifeste par l'abandon de leur baie d'éclosion durant les heures les plus ensoleillées de la journée. Pour la plupart de ces insectes colonisateurs, la recherche de cerises saines s'effectue par le vol rendu possible par une paire d'ailes membraneuses bien développées. Cependant, une partie non négligeable des femelles, puisqu'elle correspond environ au tiers de la population, n'utilise que la marche pour sa dispersion ce qui semble limiter son espace d'exploration aux seules baies du glomérule où elle se trouve.

Durant cette phase clé de son cycle où la présence à l'extérieur des fruits de la fraction itinérante la rend très vulnérable, l'expansion des populations d'*H. hampei* se trouve facilitée par un ensemble complexe de signaux émanant des caféiers dont la perception par les femelles colonisatrices favorise leur découverte des fruits les plus aptes à assurer le développement de la future colonie.

L'étude comparative réalisée dans les deux types d'habitat de la caféiculture néo-calédonienne nous a permis d'apprécier leurs influences sur la dynamique des populations du ravageur. Les contraintes exercées par les conditions écologiques régnant dans les caféières

traditionnelles opposent une résistance à l'expansion des colonies en agissant directement sur les potentialités biologiques du Scolyte des grains de café.

Les résultats obtenus au cours de l'étude sur les relations spatio-temporelles entre *H. hampei* et le caféier montrent clairement que les répartitions des populations au sein d'un arbuste comme à l'échelle d'une plantation n'ont rien d'aléatoire. Chaque année, on assiste au sein des caféières à une redistribution spatiale des infestations à partir des colonies vieillissantes établies lors du cycle de fructification antérieur. La stricte dépendance trophique du séminivore vis-à-vis de son végétal hôte, se traduit par la colonisation des arbustes en fonction de la seule disponibilité des baies. Comme le suppose DUPONT (1990) chez la Bruche de la féverole, *Bruchus rufimanus* Boh., "*La présence prolongée d'une ressource trophique en quantité importante favoriserait le maintien, au cours du temps, des effectifs dans une zone donnée.*" Lorsque les premiers foyers de multiplication sont établis, la répartition spatio-temporelle des colonies est, en effet, structurée en fonction de la présence des fruits arrivés à maturité, l'amplitude des vols étant réduite du fait de la quantité pléthorique de baies rouges disponibles et du caractère agrégatif du comportement d'infestation.

La dispersion des insectes entre les différentes plantations nous semble probable durant la période d'intercampagne lorsque la plupart des cerises (presque 100% dans la parcelle ensoleillée étudiée) sont scolytées.

La nature consanguine de la grande majorité des accouplements - plus de 99% des femelles sont fécondées avant leur dispersion - favorisée par la succession des générations au sein d'un même fruit pose le problème du maintien du polymorphisme génétique. Bien que nous n'ayons pas étudié le devenir des femelles vierges migrantes, leur rencontre, pour une partie, avec un mâle appartenant à une autre lignée, même si de tels accouplements sont très rares, ne peut être négligée au cours de l'évolution génétique d'une population.

Cet aspect des relations inter-individuelles qui mérite d'être approfondi est très certainement lié à l'apparition des caractères de résistance aux pesticides décrits en Nouvelle-Calédonie.

D'autre part, ces observations soulèvent une problématique beaucoup plus vaste à laquelle ont été confrontées toutes les études de dynamique des populations ; à savoir la détermination préalable de l'espace occupé par cette population.

Si l'on se réfère à la définition de MAYR (1974) qui la considère comme "*...une communauté d'individus vivant dans un endroit donné, chaque couple ayant la même*

probabilité de s'accoupler et de produire des descendants." une population d'*H. hampei* se limite aux scolytes présents dans une seule baie.

Considérant une population au sens de LEGAY et DEBOUZIE (1985 in DUPONT, 1990) "...comme un (ou plusieurs) ensemble(s) d'individus de la même espèce pouvant vivre en commun à un moment donné de leur cycle biologique et interagir alors sur les mécanismes de leur reproduction.", on ne peut négliger les apports géniques dus aux individus allochtones et il semble donc nécessaire d'étendre la zone d'étude à l'espace d'exploration des femelles. De plus, le cultivateur est susceptible d'accroître l'ampleur des déplacements lors du transport des sacs de café d'une parcelle à l'autre, voire d'une vallée à l'autre. Dans ces conditions il n'était pas envisageable de circonscrire l'aire de répartition potentielle d'une population de cette espèce.

Ces remarques illustrent la particularité de chaque cas. Le problème réside en effet dans la détermination, pour une espèce donnée et en fonction des objectifs fixés, du seuil en deçà duquel l'apport exogène est négligeable. Celui-ci dépend, outre des capacités de déplacement de l'espèce considérée et de l'anthropisation de l'agrosystème, de toutes les caractéristiques du milieu susceptibles d'interférer avec les potentialités d'expansion des populations.

Etudier la dynamique des populations d'une espèce c'est donc, avant tout, déterminer les composantes biologiques propres aux individus, de manière à pouvoir définir un espace suffisamment vaste pour pouvoir en suivre un échantillon représentatif.

L'analyse spatio-temporelle des répartitions des infestations au champ, qui intègre les résultats acquis lors de l'étude réalisée au laboratoire des caractéristiques biologiques d'*H. hampei* et des travaux visant à caractériser les conditions écologiques dans les deux types d'habitats de la caféiculture néo-calédonienne, nous a permis d'identifier les principaux facteurs responsables des pullulations du ravageur à l'origine de la dégradation de cette activité agricole et nous conduit à formuler quelques suggestions.

Le programme de protection de la caféiculture contre le Scolyte des grains de café mis en place par le Service de l'Agriculture fait exclusivement appel à l'utilisation de pesticides. Il est, certes, efficace dans certaines zones privilégiées mais ne peut en aucun cas avoir une action globale sur une problématique aux multiples facettes. La dispersion des parcelles de café, la taille réduite des plantations, leur topographie qui les rend souvent inaccessibles aux engins agricoles et les données biologiques acquises illustrent la nécessité de diversifier les méthodes de lutte contre ce phytophage. En outre, il faut rappeler que les traitements

chimiques ne représentent qu'un pis-aller et qu'il est nécessaire de limiter, autant qu'il se peut, leur utilisation.

Enfin, il paraît "...urgent et obligatoire d'interdire l'usage de l'endosulfan sur tout le territoire..." (DECAZY, 1988) des études ayant montré (BRUN, comm. pers.) l'extension des caractères de résistance à la quasi totalité de la «Grande Terre».

Les traitements sont généralement effectués entre la mi-janvier et la mi-mars durant la saison des pluies, alors que le processus de colonisation a déjà débuté. La plupart des femelles a, en effet, déjà quitté les cerises sèches pour coloniser les nombreuses baies vertes disponibles et y déposer son couvain.

Un décalage de deux mois des épandages de pesticides, après la dernière récolte aux environs de la mi-novembre en fin de saison sèche, nous paraît souhaitable. A cette époque il ne reste pratiquement plus que des baies sèches souvent toutes infestées dont la chute au sol s'accélère. Les quelques cerises vertes portées par les rameaux présentent encore un endosperme non vitrifié impropre au dépôt d'une ponte. En outre, un grand nombre de ces cerises immatures piquées tombent contraignant les femelles à passer de fruit en fruit les rendant ainsi plus vulnérables.

De nombreux travaux, tant au laboratoire que sur le terrain, sont encore nécessaires afin d'isoler les composés chimiques volatils impliqués dans les processus de reconnaissance des cerises de café par les scolytes puis de tester leur efficacité *in situ*. Cependant, l'utilisation de pièges attractifs parce qu'ils tiennent compte des caractéristiques biologiques de ce ravageur semble s'inscrire dans le cadre imposé par cette problématique.

L'exploitation incomplète de nombreuses plantations, la qualité des récoltes et l'abondance des caféières abandonnées à la brousse sont souvent incriminées. Si leur impact n'est pas négligeable et doit être pris en compte dans tout programme de gestion de cette culture, les pullulations de ce phytophage découlent essentiellement du décalage existant dans la maturation des baies des divers clones en présence. L'implantation massive, sur tout le territoire néo-calédonien, des lignées HB et H865 qui sont susceptibles de produire jusqu'à dix floraisons au cours d'un cycle annuel - des précipitations de l'ordre de 2 mm en 24 heures pendant une période de sécheresse suffisent à déclencher une floraison - est en grande partie responsable de la situation actuelle.

Les progrès accomplis ces dernières années dans les domaines génétique et agronomique ont abouti à une multiplication impressionnante du nombre de lignées disponibles. Les

sélections opérées n'ont, cependant, pas toujours tenu compte des impératifs écologiques et socio-économiques locaux.

L'utilisation de trois lignées clonales présentant les caractères suivants permettrait de limiter les dégâts causés par ce séminivore :

- 1) une ou deux floraisons maximum
- 2) un décalage maximal de un mois entre la première et la dernière floraison
- 3) la simultanéité de ces floraisons chez tous les clones en présence.

Enfin, le retour à une caféiculture sous couvert est souhaitable pour plusieurs raisons. Les conditions microclimatiques régnant en habitat ombragé induisent une réduction des capacités d'expansion des populations de scolyte. Si le terme de pullulation s'applique aux brusques augmentations de densité observées dans les nouvelles plantations ensoleillées, il n'en est pas de même pour les variations d'amplitudes enregistrées en habitat ombragé qui doivent être considérées comme des modulations saisonnières de la densité du ravageur correspondant à la manifestation d'un état d'équilibre dynamique.

"Dans les anciennes caféières, les Mélanésiens ne s'astreignent généralement qu'à un ou deux entretiens annuels. Contrairement aux caféiculteurs européens, ils optent pour une forte densité d'ombrage de manière à empêcher le développement des herbes, quitte à renoncer à la pleine fructification des caféiers." (KOHLER et PILLON, 1986). La caféiculture reçoit ainsi un investissement en travail réduit qui l'apparente à une activité de cueillette. Le «café soleil» nécessite des pratiques horticoles relevant de techniques élaborées, une présence beaucoup plus importante et des interventions régulières. Peu habitués à consacrer plus de quelques jours par an aux caféières, un grand nombre de cultivateurs mélanésiens sont rebutés par la caféiculture intensive.

En outre, ce type d'exploitation traditionnelle a l'avantage de permettre un étagement des cultures et donc une meilleure exploitation des sols de qualité dont la faible superficie constitue un des facteurs limitant le développement des activités agricoles en Nouvelle-Calédonie.

Divers Hyménoptères tels que le Braconide *Heterospilus coffeicola* Schmied (PASCALET, 1939 ; CIBC, 1988), les Béthylides *Prorops nasuta* Waterston et *Cephalonomia stephanoderis* Betrem (KOCH, 1973 ; BARDNER, 1978 ; QUEZADA, 1985) ou encore le Tetrastichine *Phymastichus coffea* (LA SALLE, 1990), ainsi que le champignon entomopathogène *Beauveria bassiana* (PASCALET *op cit.* ; MOORE et PRIOR, 1988 ;

PRIOR *et al.*, 1988) ont montré en conditions naturelles leurs potentialités de régulation des populations du scolyte.

L'introduction d'auxiliaires entomophages et l'utilisation des mycopesticides couplées à des pratiques culturales appropriées intégrant les activités agricoles traditionnelles en un système de cultures étagées devraient à moyen terme permettre d'éviter une prochaine disparition de toute activité caféicole sur ce territoire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMMAN, G.D., 1972. Some factors affecting oviposition behaviour of the montain pine beetle. *Env. Ent.*, 1: 691-695.
- ANDERBRANT, O., 1988. Survival of parent and brood adult bark beetles *Ips typographus*, ☺ in relation to size, lipid content and re-emergence or emergence day. *Physiol. Ent.*, 13: 121-129.
- ATKINS, M.D., 1966a. Behavioral variation among Scolytids in relation to their habitat. *Can. Entomol.*, 98: 285-288.
- ATKINS, M.D., 1966b. Laboratory studies on the behavior of the Douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins. *Can. Entomol.*, 98: 953-991.
- AUDA, Y., 1983. Rôle des méthodes graphiques en analyse des données : application au dépouillement des enquêtes écologiques. Thèse de l'Université Claude Bernard de Lyon I, 127 p.
- BAKER, P.S., 1984. Some aspects of the behavior of the coffee berry borer in relation to its control in southern Mexico (*Coleoptera, Scolytidae*). *Folia Entomologica Mexicana*, 61: 9-24.
- BAKER, P.S., 1985. Biología e historia natural de la broca del café. Proyecto regional de control de plagas del café. Rapport AID/ROCAP n° 596-0090, Guatemala, 105-143.
- BALACHOWSKY, A.S., 1949. Coléoptères Scolytides. In "Faune de France.", Lechevalier (éd.), Paris, 320 p.
- BARDNER, R., 1978. Pest control in coffee. *Pestic. Sci.*, 9: 458-464.
- BARTRA, P.C. ; URRELO, G.R. et RODRIGUEZ, S.R., 1982. Biología de la broca del café *Hypothenemus hampei* ferr. (*Coleoptera, Ipidae*), en Tingo Maria-Peru. *Tropicicultura*, 2(1): 17-31.
- BEILLE, L., 1925. Les Stephanoderes sur les Caféiers cultivés à la Côte d'Ivoire. *Rev. Bot. Appl. et Agric. Colon.*, 5: 387-388.
- BERGAMIN, J., 1943. Contribuição para o conhecimento da biologia da broca do café *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (*Col. Ipidae*). *Arch. Inst. Biol. Sao Paulo*, 14: 31-72.
- BIEMONT, C., 1974. Etude d'une souche sauvage de *Drosophila melanogaster* insensible à la consanguinité au niveau des premiers stades du développement embryonnaire. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 278(D): 3247-3250.

- BIEMONT, C., 1975. La consanguinité. Ses effets et ses mécanismes chez *Drosophila melanogaster*. *Exp. anim.*, 8(3): 185-200.
- BIEMONT, J.C., 1979. Influence de la plante-hôte et de la copulation sur la levée de l'inhibition du développement ovarien liée à la rétention des ovocytes chez *Acanthoscelides obtectus*. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 15(1): 93-99.
- BIEMONT, J.C. et BIEMONT, C., 1973. Réponses différentes de la fertilité d'*Acanthoscelides obtectus* à deux croisements consanguins frère-soeur et père-fille. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 276(D): 2593-2595.
- BOIS, D., 1937. Les plantes alimentaires chez tous les peuples et à travers les âges. Histoire, utilisation, culture. Lechevalier (éd.), Paris, 561 p.
- BORBON-MARTINEZ, O., 1989. Bioécologie d'un ravageur des baies de caféier, *Hypothenemus hampei* Ferr. (Coleoptera ; Scolytidae) et de ses parasitoïdes au Togo. Thèse de l'Université Paul Sabatier de Toulouse, 185 p.
- BORDEN, J.H. ; BROWNLEE, R.G. et SILVERSTEIN, R.M., 1968. Sex pheromone of *Trypodendron lineatum* (Col. Scolytidae) : Production bioassay and partial isolation. *Can. Entomol.*, 100: 629-636.
- BRUN, L.O. ; MARCILLAUD, C. ; GAUDICHON, V. et SUCKLING, D.M., 1989. Endosulphan resistance in coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera, Scolytidae) in New Caledonia. *J. Econ. Entomol.*, 87(5): 1311-1316.
- BRUN, L.O. et RUIZ, J.L., 1987. Detection of endosulphan resistance in coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferr.) (Coleoptera, Scolytidae) in New Caledonia. *International Conference on Pesticides in Tropical Agriculture, Kuala Lumpur, Malaysia*.
- BUGNICOURT, F., 1950. Le "Scolyte du grain de café" en Nouvelle-Calédonie. *Rev. Agr. Nouv.-Caléd.*, 1-2: 3-4.
- CANCELA DA FONSECA, J.P., 1964. Studies on the larval competition of the bruchid beetle, *Caryedon gonagra* (Fab.). *Garcia de Orta* (Lisboa), 12(4): 633-644.
- CHAPMAN, J.A., 1956. Flight-muscle changes during adult life in a Scolytid beetle. *Nature*, 177: 1183.
- CHAPMAN, J.A. et KINGHORN, J.M., 1958. Studies of flight and attack activity of the Ambrosia beetle, *Trypodendron lineatum* (Oliv.), and other Scolytids. *Can. Entomol.*, 40(6): 362-372.
- CHARARAS, C., 1970. Ecologie des Scolytidae. *Bull. Soc. Ecologie*, 3: 169-188.
- CHARARAS, C., 1982. Les insectes parasites des forêts. *La Recherche*, 132: 440-451.
- CHARRIER, A., 1982. L'amélioration génétique des cafés. *La Recherche*, 13(136): 1006-1016.
- CHEVALIER, A., 1947. Les Caféiers du Globe. Lechevalier (éd.), Paris, 356 p.

- CIBC, 1988. News from CIBC. CIBC, Londres, n°9, 8 p.
- CLARK, A.L. ; WEBB, J.W. et FRANKLIN, R.T., 1979. Fecundity of the southern pine beetle in laboratory pine bolts. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 72: 447-459.
- COCHEREAU, P., 1965. Observations sur le scolyte du grain de café en Nouvelle-Calédonie. ORSTOM, Nouméa, 9 p.
- COHIC, F., 1958. Le "Scolyte du grain de café" en Nouvelle-Calédonie. *Café, Cacao, Thé*, 2(1): 10-14.
- CORBETT, G.H., 1933. Some preliminary observations on the coffee berry beetle borer, *Stephanoderes (Cryphalus) hampei* Ferr. *Malayan Agricultural Journal*, 21: 8-22.
- DAVIRON, B. et LERIN, F., 1990. Le Café. Les grands marchés mondiaux, Coll. Cyclope, Economica (éd.), Paris, 1990, 108 p.
- DA COSTA LIMA, A.M., 1924. Sobre a broca do café (*Stephanoderes coffeae* Hag). *Characas e Quintaes*, 30(5): 316-319, 413-416.
- DECAZY, B., 1988. Compte rendu de mission en Nouvelle-Calédonie. IRCC, Paris, 29 p.
- DESROCHES, P., 1980. Influence du surpeuplement larvaire sur le développement post-embryonnaire et sur les capacités reproductrices des adultes d'*Acanthoscelides obtectus* Say (*Coleoptera, Bruchidae*). Thèse de l'Université François Rabelais de Tours, 45 p.
- DETHIER, V.G., 1953. Host plant perception in phytophagous insects. *Trans. Ninth Int. Congr. Ent.*, 2: 81-89.
- DOUMENGE, J.P., 1981. Territoires Mélanésien. In "Atlas de la Nouvelle-Calédonie.", ORSTOM, Paris, planche 33.
- DUPONT, P., 1990. Contribution à l'étude des populations de la bruche de la féverole, *Bruchus rufimanus* (Boh.). Analyse des relations spatio-temporelles entre la bruche et sa plante hôte. Thèse de l'Université François Rabelais de Tours, 107 p.
- ESCOFIER, B. et PAGES, J., 1988. Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. Dunod (Bordas), Paris, 241 p.
- FABRES, G., 1979. Analyse structurelle et fonctionnelle de la biocénose d'un homoptère (*Lepidosaphes beckii* How., *Diaspididae*) dans deux types d'habitats agrumicoles de la Nouvelle-Calédonie. Travaux et Documents de l'ORSTOM n° 113, 291 p.
- FOUCART, T., 1985. Analyse factorielle. Programmation sur micro-ordinateurs. Masson, Paris, 234 p.
- FRAENKEL, G.S., 1959. The "raison d'être" of secondary plant substances. *Science*, 129: 1466-1470.
- FRIEDERICHS, K., 1925. Der Kaffeebeerenkäfer in Niederländisch - Indien. *Zeitschr. angew. Ent.*, 11(3): 325-385.

- HAMMES, C., 1966. Observations sur la biologie du Scolyte du grain de café *Stephanoderes hampei* - Ferr. en Nouvelle Calédonie. ORSTOM, Nouméa, 10 p.
- HARGREAVES, H., 1926. Notes on the coffee berry borer (*Stephanoderes hampei*, Ferr.) in Uganda. *Bull. Ent. Res.*, 16(4): 347-354.
- HARGREAVES, H., 1935. *Stephanoderes hampei* Ferr., Coffee Berry Borer in Uganda. *E. Afr. agric. Jl.*, (novembre): 218-224.
- HERNANDEZ, M. et SANCHEZ, A., 1978a. La broca del fruto del café. *Rev. cafet.* (ANACAFE), 174: 11-26.
- HERNANDEZ, M. et SANCHEZ, A., 1978b. La broca del fruto del café. *Rev. cafet.* (ANACAFE), 175: 9-28.
- HOWE, R.W. et CURRIE, J.E., 1964. Some laboratory observations on the rates of development, mortality and oviposition of several species of *Bruchidae* breeding on stored pulses. *Bull. Ent. Res.*, 55: 437-477.
- HUIGNARD, J., 1976. Interactions between the host-plant and mating upon the reproductive activity of *Acanthoscelides obtectus* females. *Symp. Biol. Hung.*, 16: 101-108.
- HUTSON, J.C., 1936. The coffee berry borer in Ceylon (*Stephanoderes hampei* Ferr.). *Tropical Agriculturist*, 87: 379-383.
- IGBOEKWE, A.D., 1984. Preference of *Stephanoderes hampei* to coffee berry of different developmental stages. *Indian J. agric. Sci.*, 54(6): 520-521.
- INGRAM, W.R., 1968. Observations on the control of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferr.), with endosulfan in Uganda. *Bull. ent. Res.*, 57: 539-547.
- JACOBSON, M., 1966. Chemical insect attractants and repellents. *Ann. Rev. Entomol.*, 13: 115-136.
- JAFFRENOU, P.A., 1978. Sur l'analyse des familles finies de variables vectorielles. Bases algébriques et application à la description statistique. Thèse de l'Université Claude Bernard de Lyon I, 97 p.
- JERVIS, T.S., 1939 The control of the coffee berry borer in Bukoba. *E. Afr. agric. Jl.*, 5(2): 121-124.
- JOHNSON, C.D., 1970. Biosystematics of the Arizona, California and Oregon species of the seed beetle genus *Acanthoscelides* Schilsky (*Coleoptera, Bruchidae*). *Univ. Calif. Publ. Ent.*, 59: 1-116.
- JOHNSON, C.D. et KINGSLOVER, J.M., 1971. Descriptions, life histories and ecology of two new species of *Bruchidae* infesting guacima in Mexico. *J. Kans. Ent. Soc.*, 44: 141-152.
- JOHNSON, C.G., 1969. Migration and dispersal of Insects by flight. Methuen and Co Ltd. The Chancer Press, Clay (ed.), Bungay, Suffolk, 763 p.

- JUCHAULT, P. et LEGRAND, J.J., 1989. Sex determination and monogeny in terrestrial isopods *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804) and *Armadillidium nasatum* (Budde-Lund, 1885). *Monitore zool. ital. (N.S.) Monogr.*, 4:359-375.
- JUCHAULT, P. et MOCQUARD, J.P., 1988. Effets de la température sur le sex ratio de la descendance et la physiologie sexuelle des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (*Crustacea, Oniscoidea*) hébergeant une bactérie féminisante. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306(III): 321-324.
- JUDD, G.J.R. ; BORDEN, J.H. et WYNNE, A.D., 1988. Visual behavior of the onion fly, *Delia antiqua* : antagonistic interaction of ultraviolet and visible wavelength reflectance. *Entomol. exp. appl.*, 49: 221-234.
- KENNEDY, J.S., 1978. The concepts of olfactory arrestment and attraction. *Physiol. Entomol.*, 3: 91-98.
- KENNEDY, J.S., 1986. Some current issues in orientation to odour sources. In "Mechanisms in insect olfaction." Payne T.L., Birchard M.C. and Kennedy C.E.J. (ed.), Clarendon Press Oxford, 1986, 11-25.
- KHOLER, J.M. et PILLON, P., 1986. Economie domestique mélanésienne et développement ; l'Opération Café. ORSTOM, Paris, 195 p.
- KOCH, V.J.M., 1973. Abondance de *Hypothenemus hampei* Ferr., scolyte des grains de café en fonction de sa plante hôte et de son parasite *Cephalonomia stephanoderis* Betrem, en Côte d'Ivoire. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, 73(16): 84 p.
- KUNHI KANNAN, K., 1930. The coffee berry borer (*Stephanoderes hampei*). A preliminary account. *Bull. Mysore Coffee Expt. Sta.*, 2: 1-12.
- LA SALLE, J., 1990. A new genus and species of *Tetrastichinae* (Hymenoptera, Eulophidae) parasitic on the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferrari) (Coleoptera, Scolytidae). *Bull. Ent. Res.*, 80: 7-10.
- LABEYRIE, V., 1977. Environnement sensoriel et coévolution des insectes. In "Comportement des insectes et milieu trophique.", *Colloques internationaux du CNRS*, 15-35.
- LABEYRIE, V., 1988. Scientific and artistic research in applied entomology. *Entomol. exp. appl.*, 49: 17-24.
- LARSON, A.O. et FISHER, C.K., 1938. The bean weevil and the southern cowpea weevil in California. *U.S. Dept. Agric. Tech. Bull.*, 593: 1-70.
- LAVABRE, E.M., 1961. Recherches biologiques et écologiques sur le scolyte des rameaux de caféiers. Thèse de l'Université Paul Sabatier de Toulouse, 137 p.
- LE PELLEY, R.H., 1968. Pests of coffee. Tropical Science Series, Longmans Press (ed.), Green and Co. Ltd, London, 590 p.
- LE PELLEY, R.H., 1973. Coffee Insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 18: 121-142.

- LEBRETON, J.D. ; CHESEL, D. ; PRODON, R. et YOCCOZ, N., 1988a. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I - Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica, Oecol. gener.*, 9(1): 53-67.
- LEBRETON, J.D. ; CHESEL, D. ; RICHARDOT-COULET, M. et YOCCOZ, N., 1988b. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. II - Variables de milieu qualitatives. *Acta Oecologica, Oecol. gener.*, 9(2): 137-151.
- LEBRUN, J., 1941. Recherches morphologiques et systématiques sur les caféiers du Congo. *Mém. Inst. Royal Colonial Belge*, 184 p.
- LEDROIT, B., 1989a. Le caféier robusta. Tome 1, La plantation. Collection Agriculture Nouvelle, Nouméa, 32 p.
- LEDROIT, B., 1989b. Le caféier robusta. Tome 2, L'entretien et le recépage. Collection Agriculture Nouvelle, Nouméa, 30 p.
- LEPLAE, E., 1928. Le scolyte des baies du caféier (*Stephanoderes*). *Bull. agr. Congo belge*, 19(2): 271-276.
- LERIN, J., 1977. Indépendance des rendements alimentaires et des poids à l'émergence avec et sans sous-alimentation chez *Acanthoscelides obtectus* Say sur *Phaseolus vulgaris*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 281(III): 289-292.
- MATHIEU, J.L., 1989. La Nouvelle-Calédonie. Presses Universitaires de France, Paris, coll. "Que sais-je?", n° 2515.
- MAYR, E., 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann, Paris, 339 p.
- MBONDJI, P.M., 1973. Morphologie fine des larves du Scolyte des grains de café : *Stephanoderes hampei* Ferr. (Col. Scolytidae). *Ann. de la Fac. des Sciences du Cameroun*, 13: 27-50.
- MBONDJI, P.M., 1974. Etat actuel de nos connaissances sur la bionomie du *Stephanoderes hampei* Ferr. (Col. Scolytidae). *Ann. de la Fac. des Sciences du Cameroun*, 17: 95-103.
- MBONDJI, P.M., 1988. Etude épidémiologique d'*Hypothenemus hampei* (Coleoptera : Scolytidae), ravageur des baies du caféier dans deux régions du Cameroun. *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 115: 245-249.
- McNUTT, D.N., 1975. Pests of Coffee in Uganda, their status and control. *PANS*, 21(1): 9-18.
- MENDES, L.O.T., 1949. Determinação do potencial biótico da broca do café, *Hypothenemus hampei* Ferr., e considerações sobre o crescimento de sua população. *An. da Acad. Brasileira de Ciências*, 21(4): 275-290.
- MILLIGAN, R.H. ; OSBORNE, G.O. et YTSMA, G., 1988. Evidence for an aggregation pheromone in *Platypus gracilis* Broun (Col., Platypodidae). *J. Appl. Ent.*, 106: 20-24.

- MONTI, J.R., 1954. La lutte contre le *Stephanoderes hampei* dans la Cuvette Centrale Congolaise. La campagne de désinsectisation de la Cafèière de Likete (mai-juin-juillet 1953). *Bull. agr. Congo belge*, 45(4): 817-887.
- MOORE, D. ; ABRAHAM, Y.N. et MILLS, N.J., 1990. Effects of competition in the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (Ferrari)(Col., Scolytidae). *J. Appl. Ent.*, 109: 64-70.
- MOORE, D. et PRIOR, C., 1988. Present status of biological control of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei*. *Brighton Crop Protection Conference - Pests and Diseases*, 9: 1119-1124.
- MORALLO-REJESUS, B. ; BALDOS, E.P. et TEJADA, A.M., 1981. Evaluation of insecticides against coffee berry borer and its residues in processed coffee. *Philipp. Ent.*, 4(5): 415-433.
- MORALLO-REJESUS, B. et BALDOS, E.P., 1980. The biology of coffee berry borer *Hypothenemus hampei* (Ferr.) (Scolytidae, Coleoptera) and its incidence in the southern Tagalog provinces. *Philipp. Ent.*, 4(4): 303-316.
- NEIVA, A. ; DA COSTA LIMA, A.M. et DE ANDRADE, N.A., 1924. Relatorio sobre a praga do café. *Lavoura*, 27(6): 235-238.
- PASCALET, P., 1939. La lutte biologique contre *Stephanoderes hampei* ou Scolyte du caféier au Cameroun. *Rev. Bot. Appl. Agr. Trop.*, 29(219): 753-764.
- PAYNE, T.L., 1986. Olfaction and vision in host finding by a bark beetle. In "Mechanisms in insect olfaction." Payne T.L., Birchard M.C. and Kennedy C.E.J. (ed.), Clarendon Press Oxford, 1986, 111-116.
- PENADOS, R.R. ; OCHOA, H.M. et LOPEZ, E., 1978. La consistencia del grano del café y su importancia en el control de broca (*Hypothenemus hampei* Ferr.). *IV Simposio Latinoamericano Sobre Cafeicultura, Guatemala, 7-8 diciembre de 1981. IICA, série : Ponencias, resultados y recomendaciones de Eventos Tecnicos*, 322: 136-140.
- PENAGOS, H.D. et FLORES, J.C., 1974. Habito y tiempo de penetracion de la broca del café, *Hypothenemus hampei* Ferr., al fruto. *Rev. Cafet. (ANACAFE)*, 137: 5-15.
- PRATES, H.S., 1969. Observações preliminares da atração da broca do café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867), a extratos de frutos do cafeeiro (cereja e verde). *O Solo*, 61(2): 13-14.
- PRIOR, C. ; JOLLANDS, P. et LE PATOUREL, G., 1988. Infectivity of oil and water formulations of *Beauveria bassiana* (Deuteromycotina, Hyphomycetes) to the cocoa weevil pest *Pantorhytes plutus* (Coleoptera, Curculinidae). *J. Invertebr. Pathol.*, 52: 66-72.
- PROKOPY, R.J., 1986. Visual and olfactory stimulus interaction in resource finding by insects. In "Mechanisms in insect olfaction." Payne T.L., Birchard M.C. and Kennedy C.E.J. (ed.), Clarendon Press Oxford, 1986, 81-89.

- PROKOPY, R.J. et OWENS, E.D., 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 28: 337-364.
- QUEZADA, J.R., 1985. Factibilidad del uso de enemigos naturales de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) en el marco del manejo integrado. *Actividades en Turrialba CATIE*, 13(4): 5-8.
- RAINEY, R.C., 1974. Biometeorology and insect flight : some aspect of energy exchange. *Ann. Rev. Entomol.*, 19: 407-439.
- REID, J.C. et MANSINGH, A., 1985. Economic losses due to *Hypothenemus hampei* Ferr. during processing of coffee berries in jamaica. *Trop. Pest Manag.*, 31(1): 55-59.
- REID, R.W., 1962. Biology of the mountain pine beetle, *Dendroctonus monticolae* Hopkins, in the east Kootenay region of British Columbia. II, Behaviour in the host, fecundity and internal changes in the female. *Can. Ent.*, 94: 605-613.
- RENWICK, J.A.A. ; VITE, J.P. et BILLINGS, R.F., 1977. Aggregation pheromones in the Ambrosia beetle *Platypus flavicornis*. *Naturwissenschaften*, 64: 226.
- RHODES, L.F. et MANSINGH, A., 1985. Bioefficacy of various insecticidal formulations on the coffee berry borer *Hypothenemus hampei* Ferrari in dry coffee berries. *J. Coffee Res.*, 15(3-4): 83-89.
- ROBERT, P.C., 1986. Les relations plantes-insectes phytophages chez les femelles pondeuses : le rôle des stimuli chimiques et physiques. Une mise au point bibliographique. *Agronomie*, 6(2): 127-142.
- ROEPKE, W., 1919. Gegevens omtrent de koffiebessenboeboek (*Stephanoderes hampei* Ferr. = *coffeae*). *Meded. Inst. Plantenziekten*, 38: 33 p.
- RUDINSKY, J.A., 1966. Scolytid beetles associated with Douglas-fir : response to terpens. *Sciences*, 152: 218-219.
- RYKER, L., 1984. Les signaux acoustiques et chimiques d'un coléoptère. *Pour la Science*, (août): 48-57.
- SAMPSON, F.W., 1923. Notes on the nomenclature of the family *Scolytidae*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 11(62): 269-271.
- SAUSSOL, A., 1979. L'héritage. Essai sur le problème foncier mélanésien en Nouvelle-Calédonie. Paris, Société des Océanistes n° 40, 493 p.
- SAUSSOL, A., 1981a. Les étapes de la colonisation terrienne. In "Atlas de la Nouvelle-Calédonie.", ORSTOM, Paris, planche 22.
- SAUSSOL, A., 1981b. Economie rurale : aspects historiques. In "Atlas de la Nouvelle-Calédonie.", ORSTOM, Paris, planche 21.
- SCHMITZ, G. et CRISINEL, P., 1957. La lutte contre *Stephanoderes hampei* Ferr. Publication INEAC, série scientifique n° 70, 156 p.

- SCHOONHOVEN, L.M., 1968. Chemosensory bases of host plant selection. *Ann. Rev. Entomol.*, 11: 403-422.
- SCHOUTEDEN, H., 1924. Le Scolyte du grain de Café. *Rev. Zool. Bot. afr.*, 12(4): 56-60.
- SHOREY, H.H., 1973. Behavioral responses to insect pheromones. *Ann. Rev. Entomol.*, 18: 349-380.
- SLADDEN, G.E., 1934. *Stephanoderes hampei* Ferr. *Bull. agric. Congo belge*, 25: 26-77.
- THIOULOUSE, J. et CHESSEL, D., 1987. Les analyses multitableaux en écologie factorielle. I - De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica, Oecol. gener.*, 8(4): 463-480.
- TICHELER, J.H.G., 1961. Etude analytique de l'épidémiologie du scolyte des grains de café *Stephanoderes hampei* Ferr. en Côte d'Ivoire. *Meded. Landbouwhogeschool Wageningen*, 61(11): 1-49.
- VANDESAR, T.J.D. et BORDEN, J.H., 1977. Visual orientation of *Pissodes strobi* Peck (*Coleoptera: Curculionidae*) in relation to host selection behavior. *Can. J. Zool.*, 55: 2042-2049.
- VISSER, J.H., 1986. Host odor perception in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 31: 121-144.
- VISSER, J.H., 1988. Host-plant finding by insects : orientation, sensory input and search patterns. *J. Insect. Physiol.*, 34(3): 259-268.
- WEHNER, R., 1984. Astronavigation in insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 29: 277-298.
- WELLINGTON, W.G., 1946. The effects of variations in atmospheric pressure upon insects. *Can. J. Res.*, 24: 51-70.
- WELLINGTON, W.G., 1957. The synoptic approach to studies of insects and climate. *Ann. Rev. Entomol.*, 2: 143-162.
- WELLINGTON, W.G., 1980. Dispersal and population change. In "Dispersal of Forest Insects : Evaluation, Theory and Management Implications." Berryman, A.A. and Safraniyk, L. (ed.), Cooperative Extension Service, Washington State University, Pullman, 1980, 11-24.
- WELLINGTON, W.G., 1983. Biometeorology of dispersal. *Bulletin of the ESA*, 24-29.
- WELLINGTON, W.G. ; SULLIVAN, C.R. et GREEN, G.W., 1951. Polarized light and body temperature level as orientation factors in the light reactions of some Hymenopterous and Lepidopterous larvae. *Canad. J. Zool.*, 29: 339-351.
- WELLINGTON, W.G. ; SULLIVAN, C.R. et GREEN, G.W., 1966. Biometeorological research in canadian forest entomology. A review. *Int. J. Biometeor.*, 10(1): 3-15.

- WELLINGTON, W.G. ; SULLIVAN, C.R. et HENSON, W.R., 1954. The light reactions of larvae of the Spotless Fall Webworm, *Hyphantria textor* Harr. (*Lepidoptera, Arctiidae*). *Can. Entomol.*, 86(12): 529-542.
- WELLINGTON, W.G. et TRIMBLE, R.M., 1984. Weather. In "Ecological Entomology." Huffaker, C.B. and Rabb, R.L. (ed.), Wiley and Sons, 1984, 399-425.
- WOOD, D.L., 1982. The role of pheromones, kairomones and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Ann. Rev. Entomol.*, 27: 411-446.
- ZEHNDER, G. et SPEESE, J., 1987. Assessment of color response and flight activity of *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (*Coleoptera: Chrysomelidae*) using window flight traps. *Environ. Entomol.*, 16(5): 1199-1202.

ANNEXE 1

Tableau I.1. Réactions phototropiques des adultes en fonction du sexe, de l'âge et du statut accouplé ou non des femelles.

individus testés	numéro du lot	effectifs du lot	réactions photo(+) au bout de		
			1h00	3h00	24h00
femelles	1	28	0	0	3
vierges	2	17	1	2	2
âgées de	3	23	0	2	1
1 jour	4	13	3	1	0
	5	12	3	2	2
femelles	1	8	1	0	0
vierges	2	12	3	5	1
âgées de	3	16	6	6	1
7 jours	4	20	3	-	2
	5	14	3	-	4
femelles	1	11	4	4	4
vierges	2	16	10	12	12
âgées de	3	16	4	10	16
14 jours	4	15	7	6	7
	5	20	11	5	9
femelles	1	31	15	16	12
coloni-	2	24	20	9	15
satrices	3	15	9	5	8
	4	19	6	5	13
	5	17	16	7	8
mâles	1	19	16	8	3
	2	21	2	2	2
	3	25	5	3	1
	4	17	11	8	2
	5	17	4	5	3

Tableau I.2. Réactions thigmotactiques des adultes en fonction du sexe, de l'âge et du statut accouplé ou non des femelles.

individus testés	numéro du lot	effectifs du lot	réactions thigmo(-) au bout de		
			1h00	3h00	24h00
femelles	1	8	3	2	0
vierges	2	7	4	0	0
âgées de	3	19	13	1	1
1 jour	4	15	4	1	1
	5	24	5	3	0
femelles	1	10	10	5	4
vierges	2	14	9	5	2
âgées de	3	8	7	6	4
7 jours	4	6	6	4	3
	5	18	18	18	4
femelles	1	14	13	7	1
vierges	2	10	4	-	6
âgées de	3	24	15	6	12
14 jours	4	11	11	9	8
	5	25	18	12	1
femelles	1	17	9	10	9
coloni-	2	16	10	6	10
satrices	3	19	15	9	11
	4	13	8	7	10
	5	15	10	12	13
mâles	1	11	3	3	0
	2	19	6	2	0
	3	16	5	9	2
	4	10	0	0	3
	5	18	10	10	2

Tableau I.3. Réactions phototropiques et thigmotactiques des adultes en fonction du sexe, de l'âge et du statut accouplé ou non des femelles.

individus testés	numéro du lot	effectifs du lot	réactions au bout de								
			1h00			3h00			24h00		
			p ⁺ T ⁻	p ⁺ T ⁺	p ⁻ T ⁺	p ⁺ T ⁻	p ⁺ T ⁺	p ⁻ T ⁺	p ⁺ T ⁻	p ⁺ T ⁺	p ⁻ T ⁺
femelles vierges	1	22	2	0	20	0	0	22	0	0	22
âgées de 1 jour	2	30	2	1	27	1	2	27	0	0	30
	3	27	6	0	21	1	0	26	1	0	26
	4	42	13	2	27	4	2	36	1	2	39
	5	37	7	3	27	3	3	31	0	0	37
femelles vierges	1	11	0	0	11	0	0	11	0	0	11
âgées de 7 jours	2	16	0	3	13	0	3	13	1	5	10
	3	40	4	5	31	0	6	34	0	0	40
	4	26	3	3	20	0	5	21	1	1	24
	5	12	-	-	-	0	4	8	0	2	10
	6	25	10	0	15	2	0	23	0	0	25
femelles vierges	1	14	10	0	4	8	0	6	2	0	12
âgées de 14 jours	2	11	6	1	4	1	0	10	0	0	11
	3	16	14	1	1	3	0	13	2	0	14
	4	20	11	0	9	3	0	17	4	0	16
	5	20	11	0	9	3	1	16	6	0	14
femelles colonisatrices	1	17	15	2	0	4	1	12	4	13	0
	2	23	20	3	0	10	11	2	10	8	5
	3	24	11	1	12	9	1	14	2	19	3
	4	22	6	0	16	2	0	20	6	16	0
	5	20	11	1	8	3	0	17	7	13	0
mâles	1	10	4	4	2	1	4	5	0	6	4
	2	9	5	0	4	3	0	6	0	2	7
	3	15	4	6	5	3	5	7	1	4	10
	4	16	13	1	2	6	3	7	3	6	7
	5	21	7	4	10	4	6	11	4	7	10

ANNEXE II

Tableau II. 1. Taille des femelles suivant la date et le stade de maturation de la baie infestée.

catégorie de cerises	date	effectif total	taille moyenne	effectif par classes de taille en mm					
				1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9
cerises vertes	12/06/90	49	1,7	0	0	0	38	9	2
	09/07/90	61	1,7	0	0	0	44	13	4
	20/08/90	32	1,7	0	0	0	26	4	2
cerises rouges	12/06/90	38	1,7	0	0	0	26	11	1
	09/07/90	71	1,7	0	0	0	46	23	2
	20/08/90	36	1,7	0	0	0	22	9	5
	15/10/90	31	1,7	0	0	5	13	11	2
cerises sèches	12/06/90	32	1,7	0	0	0	18	11	3
	09/07/90	58	1,7	0	0	0	40	15	3
	20/08/90	78	1,7	0	0	0	62	13	3
	15/10/90	47	1,7	0	5	15	20	7	0
	14/11/90	80	1,5	23	26	31	0	0	0
	12/12/90	30	1,5	4	10	15	1	0	0
cerises immatures	15/10/90	46	1,6	2	11	20	11	2	0
	14/11/90	32	1,6	1	4	17	8	2	0
	12/12/90	33	1,6	7	3	18	5	0	0

Tableau II. 2. Taille des mâles toutes dates et stades de maturation des baies confondus.

effectif total	effectif par classe de tailles en mm				
	1,0	1,1	1,2	1,3	1,4
151	2	30	90	26	3

ANNEXE III

Tableau III. 1 . Contributions absolues des dates d'échantillonnage à la définition des composantes principales de l'interstructure.

sessions	F1	F2	F3	F4	F5
1	0,01	0,03	0,16	0,13	0,10
2	0,01	0,03	0,16	0,13	0,10
3	0,01	0,03	0,16	0,13	0,09
4	0,03	0,05	0,08	0,01	0,00
5	0,05	0,05	0,05	0,00	0,00
6	0,05	0,05	0,03	0,01	0,04
7	0,04	0,04	0,05	0,00	0,02
8	0,07	0,05	0,02	0,00	0,02
9	0,05	0,03	0,03	0,00	0,03
10	0,08	0,03	0,00	0,03	0,02
11	0,08	0,03	0,00	0,03	0,02
12	0,08	0,02	0,02	0,03	0,01
13	0,08	0,02	0,03	0,03	0,00
14	0,08	0,01	0,05	0,02	0,01
15	0,08	0,00	0,08	0,00	0,04
16	0,07	0,00	0,09	0,00	0,08
17	0,06	0,00	0,09	0,02	0,12
18	0,03	0,01	0,08	0,10	0,13
19	0,04	0,05	0,00	0,10	0,01
20	0,04	0,06	0,00	0,09	0,05
21	0,03	0,07	0,00	0,07	0,10
22	0,03	0,07	0,00	0,06	0,11
23	0,03	0,08	0,00	0,02	0,04
24	0,03	0,08	0,02	0,00	0,00
25	0,03	0,09	0,02	0,01	0,00
26	0,02	0,08	0,04	0,07	0,03
27	0,02	0,08	0,04	0,08	0,04
28	0,02	0,08	0,05	0,08	0,05
29	0,01	0,07	0,04	0,08	0,05

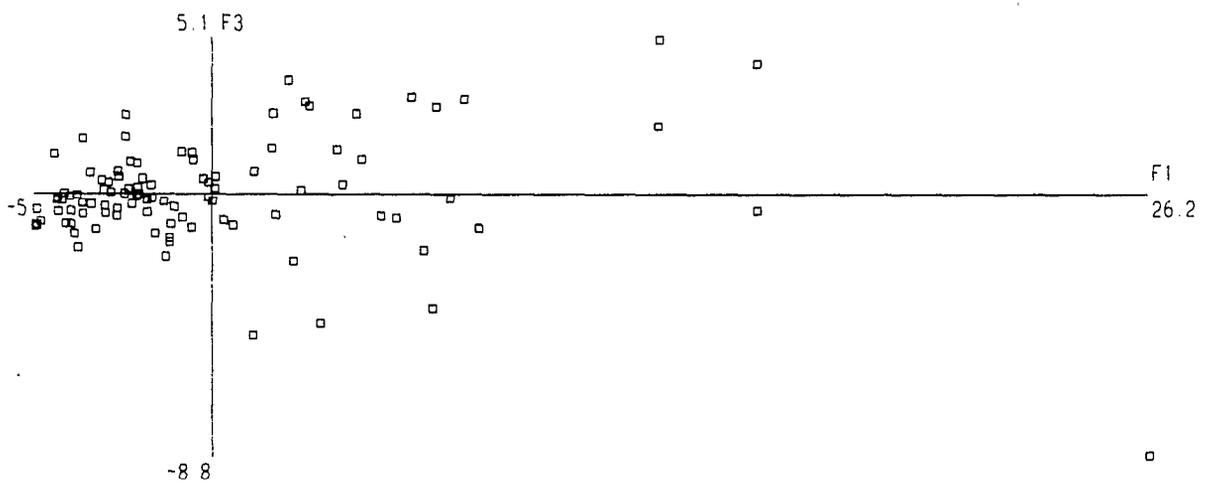
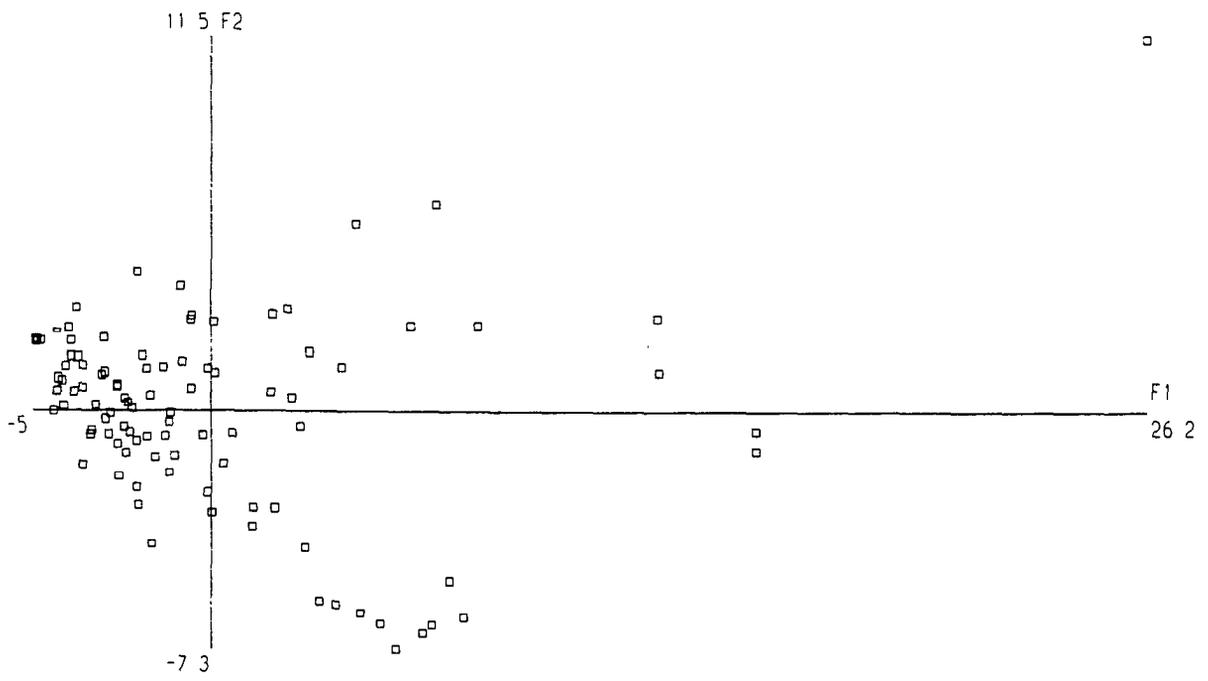


Figure. III. 1. Compromis associé au 1^{er} facteur de l'interstructure.
Représentation des verticilles sur les plans factoriels F1 x F2 et F1 x F3.

Légendes des figures : III. 2., III. 3. et III. 4.

Intrastructure associé au 1^{er} facteur de l'interstructure.

Sous-nuages des modalités dans les plans factoriels F1 x F2 et F1 x F3

Fig. III. 2. A : verticilles Q1 (orientation sud)
B : verticilles Q2 (orientation est)
C : verticilles Q3 (orientation nord)
D : verticilles Q4 (orientation ouest)

Fig. III. 3. A : verticilles D1 (position proximale)
B : verticilles D2 (position médiane)
C : verticilles D3 (position distale)

Fig. III. 4. A : verticilles H1 (hauteur ≤ 1 m)
B : verticilles H2 ($1 \text{ m} < \text{hauteur} \leq 1,3 \text{ m}$)
C : verticilles H3 ($1,3 \text{ m} < \text{hauteur} \leq 1,6 \text{ m}$)
D : verticilles H4 ($1,6 \text{ m} < \text{hauteur}$)

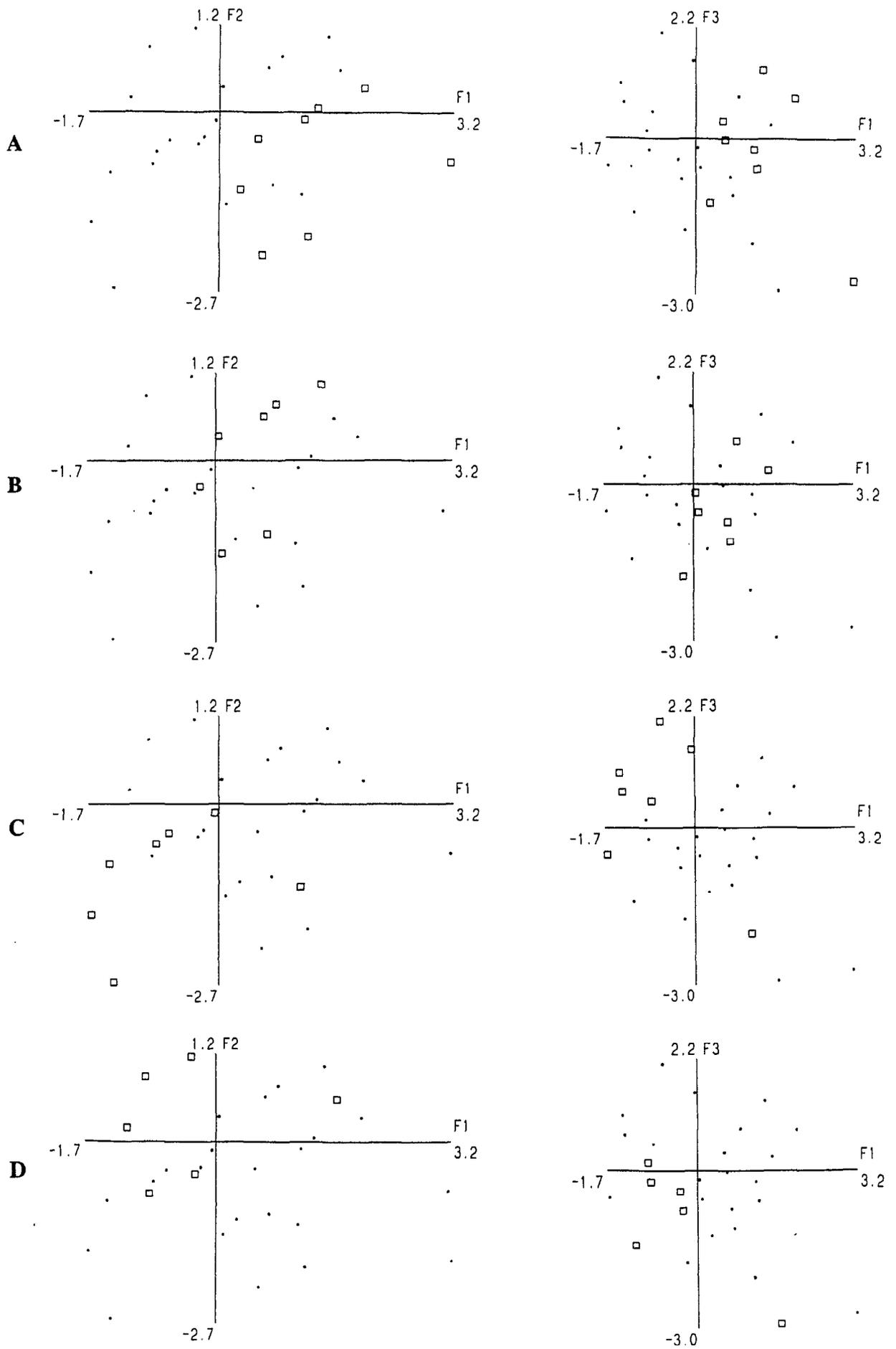


Figure. III. 2.

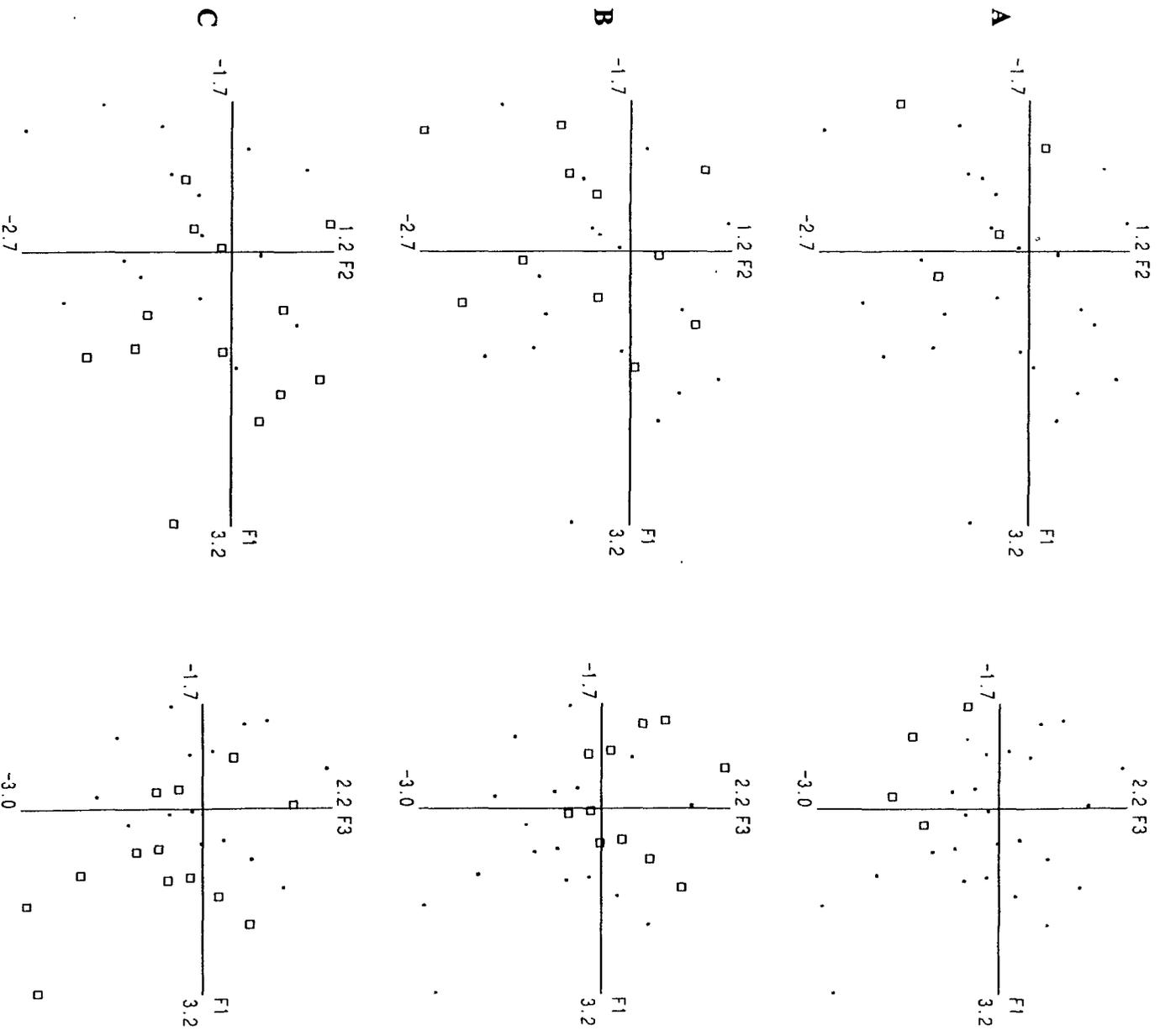


Figure. III. 3.

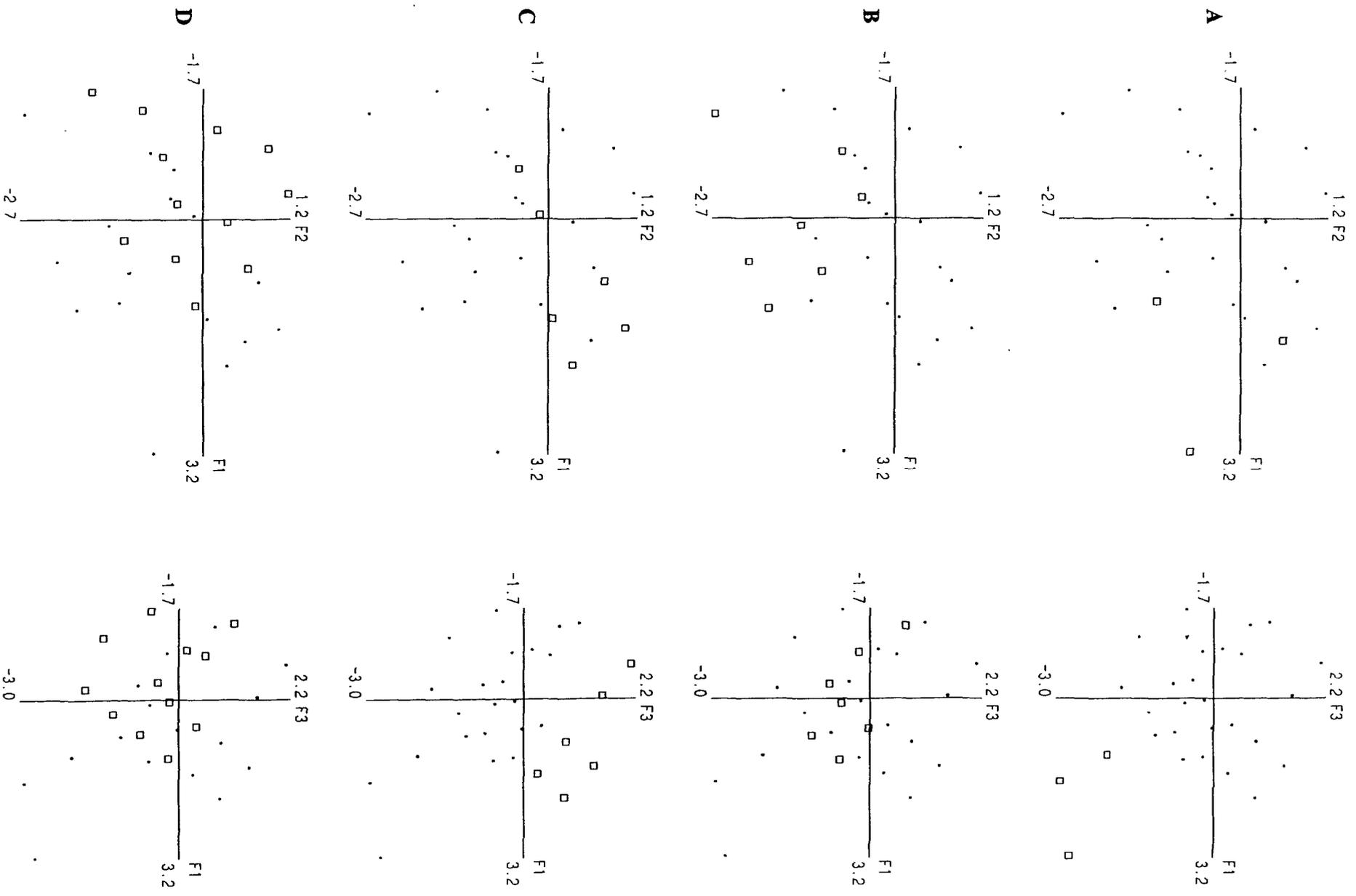


Figure. III. 4.

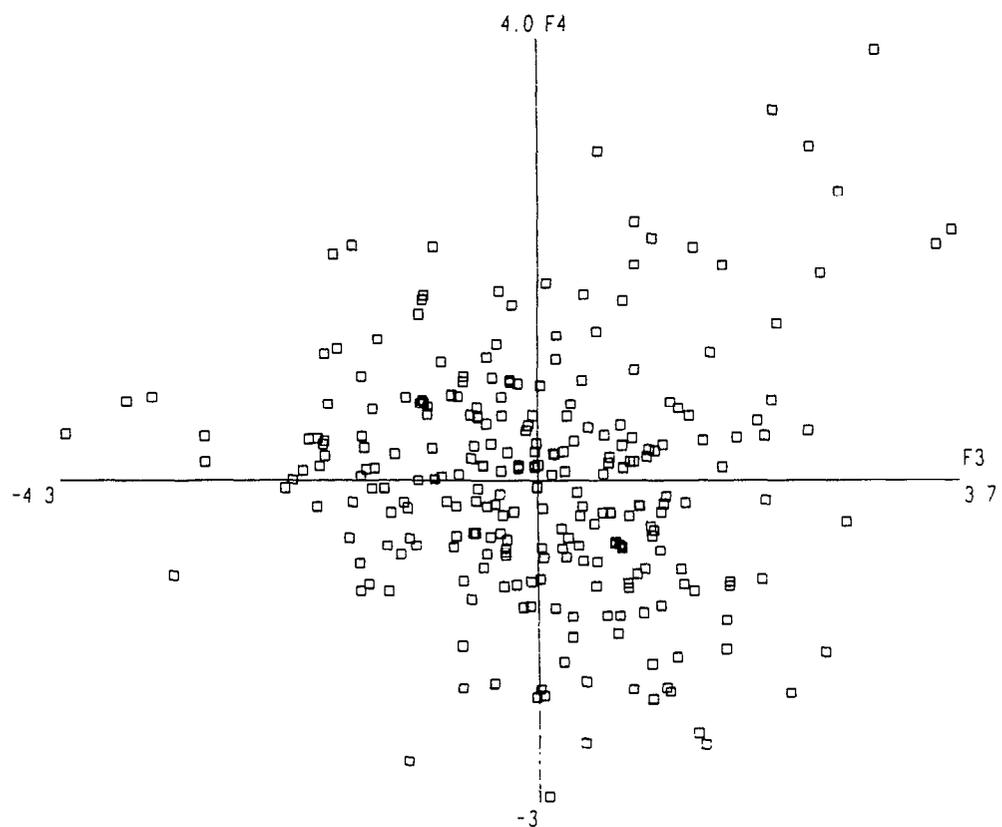
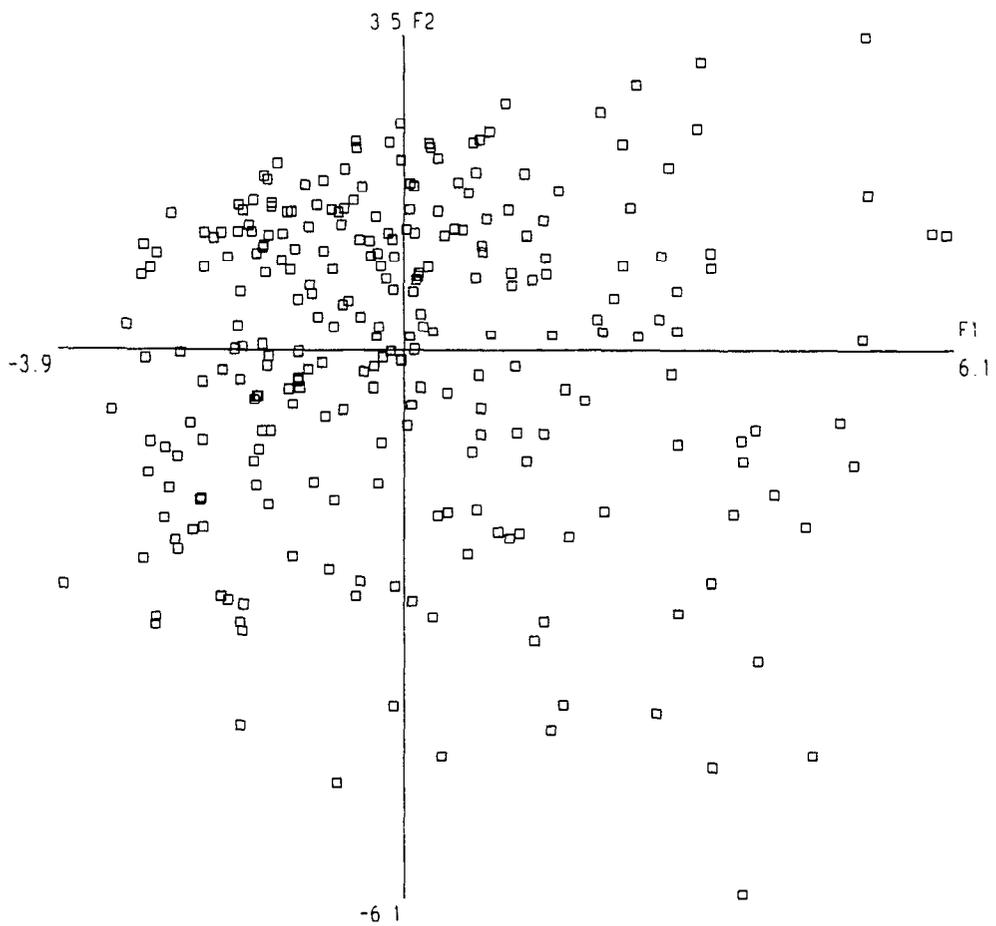


Figure. III. 5. Analyse en Composantes Principales.
Représentation des caféiers sur les plans factoriels F1 x F2 et F3 x F4.

**Biology, eco-ethology and populations dynamic
of the Coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* Ferr.
(Coleoptera, Scolytidae), in New Caledonia.**

ABSTRACT

Hypothenemus hampei Ferr. (Coleoptera, Scolytidae), a strictly monophagous seed eater, is the major pest of coffee farming in New Caledonia.

Mating which takes place into the emergence seed is facilitated by the intervention of signals, probably of olfactive nature, emitted by the females. About twelve days from their emergence, females leave their hatching berry close of the inversion of their phototropic and thigmotactic behavior. The dispersal which is generally made by flight, is the only period of their life cycle during which beetles are outside coffee seeds.

During the colonization flight, females are guided in their search by volatile compounds (kairomones) emitted by the berries. The males which are unable to fly and to pierce seed husks do not directly take part in the colonies extend.

At the beginning of the fructification cycle, at the time of the setting up of the new colonies, the only criterion of trophic availability is at the origin of the spatiotemporal distribution of the infestations. Then, the ability of the colonizing females to select ripe berries, the probable intervention of aggregative pheromones and the reduced extent of the flights due to the abundance of fruits favour the roundup of the populations on certain coffee trees. It's the same within these trees where colonies are distributed in aggregate form.

Microclimatic conditions induced by the vegetable cover are partly responsible for the reduction of the expansion ability of the phytophagous. The lengthening of the development cycle and the important mortality of eggs and larvae are at the origin of the contrast between the seasonal gradation of the beetle populations in the traditional coffee plantations and the observable swarms in the open plantations.

These works lead to suggestions regarding the development of integrated methods of monitoring this pest and some farming recommendations which appear urgent to implement in view of a so deteriorate situation.

Key-words : *Hypothenemus hampei*, *Scolytidae*, coffee, plant-insect relationships, populations dynamic, spatiotemporal distribution, New Caledonia.



OERSCI

BP 3
3498^e St GE., Y ou FESC Cedex
Te 67 84 86 20

RÉSUMÉ

Séminivore strictement monophage, *Hypothenemus hampei* Ferr. (Coleoptera, Scolytidae) est l'ennemi majeur de la caféiculture en Nouvelle-Calédonie.

L'accouplement qui a lieu dans la graine d'émergence est facilité par l'intervention de signaux, de nature vraisemblablement olfactive, émis par les femelles. Environ douze jours après leur émergence, ces dernières quittent leur balle d'éclosion à l'issue d'une inversion de leurs comportements phototropique et thigmotactique. La dispersion qui s'effectue généralement grâce au vol, représente la seule période pendant laquelle les scolytes se trouvent à l'extérieur des graines de café.

Durant le vol de colonisation, les femelles sont guidées par des composés allélochimiques volatils (kairomones) émis par les bales. Les mâles inaptes au vol sont incapables de perforer les enveloppes de la graine et ne participent pas directement à l'extension des colonies.

En début de cycle de fructification, lors de l'établissement des nouvelles colonies, le seul critère de disponibilité trophique est à l'origine de la distribution spatio-temporelle des infestations. Puis, l'aptitude des femelles colonisatrices à sélectionner les fruits mûrs, l'intervention probable de phéromones agrégatives et l'ampleur restreinte des

vois due à l'abondance des bales favorisent le regroupement des populations sur certains caféiers. De même, au sein de ces arbustes, les colonies se distribuent sous forme d'agrégats.

Les conditions microclimatiques induites par la couverture végétale sont en partie responsables de la réduction des capacités d'expansion du phytophage. L'allongement de la durée du cycle de développement et une mortalité ovo-larvaire plus importante sont à l'origine du contraste existant entre les gradations saisonnières des populations de scolyte dans les caféières traditionnelles et les pullulations observables dans les plantations ensoleillées.

Ces travaux débouchent sur quelques suggestions quant au développement de méthodes de lutte intégrée contre ce ravageur et quelques recommandations culturales qu'il paraît urgent de mettre en oeuvre devant une situation très dégradée.

MOTS-CLÉS

Hypothenemus hampei, Scolytidae, café, relations plantes-insectes, dynamique des populations, répartitions spatio-temporelles, Nouvelle-Calédonie.

ISBN : 2-7099-1129-9

Éditions de l'ORSTOM

72, route d'Aulnay

93143 BONDY Cedex