

Structures spatiales et temporelles des populations d'un ravageur du Colza (*Psylliodes chrysocephala* L. (Col., *Chrysomelidae*)) dans plusieurs parcelles de culture

J. Thioulouse ⁽¹⁾, D. Debouzie ⁽¹⁾ et Y. Ballanger ⁽²⁾

avec la collaboration technique de Chollet D. ⁽²⁾, Beau P. ⁽²⁾ et Gounon S. ⁽²⁾.

⁽¹⁾ Laboratoire de Biométrie (L. A. 243), Université Claude-Bernard,
43, boulevard du 11-Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex (France).

⁽²⁾ CETIOM, Domaine de Gotheron, 26320 Saint-Marcel-lès-Valence (France).

RÉSUMÉ

Pendant la campagne 1981-1982, la dynamique des populations de l'altise d'hiver a été étudiée dans un site choisi pour son relatif isolement géographique : la commune de Saint-Thomas-en-Royans (Drôme, France).

En l'absence de tout traitement insecticide, la recherche des structures spatio-temporelles des populations à l'échelle de la parcelle et de la commune est basée, en particulier, sur la confrontation de résultats d'observations respectant un quadrillage systématique de chacune des 7 parcelles cultivées en colza, au total 5,6 ha.

Le volume important de données recueillies pendant cette première année d'étude nous a conduits à mettre en œuvre des méthodes informatiques pour leur stockage (banque de données) et leurs traitements (analyses multivariées et non paramétriques, cartographies).

Les principaux résultats sont :

- 1) l'existence de structures spatiales à l'échelle de la commune (différences entre parcelles) et internes à certaines parcelles (gradients d'infestation);
- 2) une survie des adultes variable selon les parcelles : rapport de 1 à 5 entre les extrêmes, entre octobre 1981 et mars 1982;
- 3) une contagion forte des larves dans un même pied, l'intensité de cette agrégativité ne diminuant pas au cours du développement larvaire;
- 4) des 100 000 adultes présents en octobre 1981 sur l'ensemble des 7 parcelles, 30 000 survivent jusqu'en mars 1982; la génération suivante, émergeant en juin 1982, comprend 800 000 adultes ($\pm 150 000$).

L'investissement méthodologique consenti en échantillonnage et en traitement des données permet de formuler des hypothèses sur certains mécanismes responsables des infestations de l'altise, hypothèses qui seront testées dans les prochaines campagnes d'étude.

MOTS-CLÉS : Structures spatiales et temporelles - Dynamique de population -
Psylliodes chrysocephala.

ABSTRACT

Population dynamics of the cabbage stem flea beetle *Psylliodes chrysocephala* was studied in 1981-1982 in a village chosen for its relative geographic isolation: Saint-Thomas-en-Royans commune (Drôme, France). No insecticide treatment was done. Seven winter rape plots covering an overall

area of 5.6 ha were studied and sampled from September 1981 to June 1982 using a systematic grid map. Several observations were made at each point: number of adults drowned in yellow plastic basins or imprisoned beneath boxes, number of larvae in plants, number of nymphs in the earth and number of adults emerging in the next generation. We have searched for spatial and temporal structures of the populations at two geographic scales: the plot and the commune (several km²).

The great amount of data collected during this first year of study needs computer methods for storage (data base). Multivariate and non-parametric statistics and mapping methods lead to the following results:

- 1) spatial structures are observed within the commune (differences between the plots) and within some plots (gradients of infestation);
- 2) adult survival, calculated from October 1981 to March 1982, varies greatly from one plot to another, the highest value being five times larger than the smallest one;
- 3) larvae aggregate in some plants in the same intensity whatever their developmental stage;
- 4) among the 100,000 adults that lived in October 1981 on the seven plots, 30,000 survived in March 1982; the next generation emerging in June 1982 is composed of 800,000 adults ($\pm 150,000$).

From this methodological investment we propose mechanisms of the cabbage stem flea beetle infestations; our hypotheses will be tested in the near future by observations in the same commune.

KEY-WORDS: *Spatial and temporal structures - Population dynamics - Psylliodes chrysocephala.*

INTRODUCTION

Le nombre d'individus présents dans un espace donné reste difficile à estimer; les ouvrages de SOUTHWOOD (1966), LAMOTTE & BOURLIÈRE (1969) et SEBER (1973) font le point des nombreuses méthodes disponibles. Celles s'appuyant sur les captures, marquages et recaptures multiples sont très utilisées par les écologistes, quel que soit le matériel biologique concerné. Cependant, les modèles développés par les biométriciens (revues dans CORMACK, 1968 et SEBER, 1973) se révèlent peu fiables dans le cas de petites populations, de taille inférieure à mille (MANLY, 1970; DEBOUZIE, 1978). Les travaux de simulation qui ont permis d'aboutir à cette conclusion montrent en outre qu'il est difficile de séparer les variations aléatoires des modèles de celles réelles de la taille de la population.

Un second ensemble de méthodes repose sur la capture d'échantillons, sans marquage des individus; l'objectif principal consiste alors à fournir une valeur relative de l'abondance. Dans certains cas, l'effectif absolu devient accessible après application d'un facteur de proportionnalité. Ces méthodes sont toujours développées pour une espèce et une situation écologique données; les connaissances biologiques et écologiques intégrées dans le protocole expérimental permettent en général de suivre correctement les variations de l'abondance des individus. Le caractère particulier de ces méthodes s'oppose donc à la généralité à notre avis trop grande des méthodes des captures et recaptures.

La connaissance de l'effectif d'une population ne suffit cependant pas à prédire sa dynamique: la répartition spatiale des individus intervient aussi. Soit trois populations de même effectif: dans la première les individus se répartissent au hasard dans l'espace considéré, dans la seconde ils se regroupent en agrégats, et dans la troisième existe un gradient de répartition (une liste plus complète des principaux modèles rencontrés dans la dispersion horizontale des individus d'une espèce est donnée dans CHESSEL, 1978, p. 93). En général, les dynamiques des trois populations théoriques considérées divergeront fortement. Dans le cas de ravageurs, les systèmes

de protection des cultures gagneraient à être adaptés à ces répartitions différentes; des applications ont d'ailleurs été proposées dans ce sens, en particulier pour la culture du colza d'hiver qui nous intéresse plus spécialement ici (voir un exemple dans KUHNE, 1977).

Notre objectif se situe dans le cadre de :

— *la méthodologie*, par l'estimation de l'effectif et de la répartition spatiale des individus présents dans un espace donné,

— *la biologie des populations* : fournir des hypothèses sur la nature des facteurs influençant les structures spatiales et temporelles de la, ou des populations concernées.

L'article concerne un ravageur du colza d'hiver, l'altise *Psylliodes chrysocephala*. Nous verrons comment s'effectuent les infestations des cultures et quelle est la dynamique des populations pendant un cycle complet de l'insecte, à l'échelle de chaque culture et à l'échelle d'une commune.

Les résultats présentés concernent la campagne 1981-1982. Il s'agit d'une première exploitation de données rentrant dans le cadre d'une étude pluriannuelle engagée dans la commune de Saint-Thomas-en-Royans (Drôme).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations sont conduites dans un site expérimental qui présente deux avantages primordiaux pour une étude de biologie de populations. D'une part, les populations d'altise s'y développant semblent relativement isolées du fait de la topographie et de l'éloignement des autres zones de culture du colza. En effet, les cultures de colza les plus proches se situent à plus de 2 km de distance, derrière une colline formant un écran d'environ 100 m de hauteur (fig. 1). D'autre part, les surfaces consacrées au colza d'hiver, volontairement maintenues à environ 5 ha, sont regroupées dans une aire d'environ 2 km².

Il est donc possible de préciser l'isolement du site, de maîtriser l'aire de culture dans son intégralité et d'étudier précisément *tous* les champs cultivés en colza. Pour la campagne 1981-1982, le colza d'hiver est cultivé dans 7 parcelles (notées 1 à 7) représentant une surface totale de 5,6 ha (tableau I).

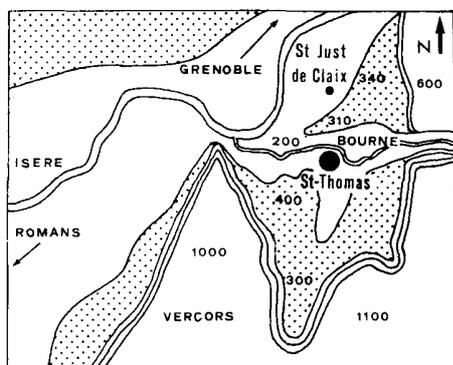


FIG. 1. — Le site de Saint-Thomas-en-Royans.

Les chiffres correspondent aux altitudes, en mètres; les traits rapprochés représentent les falaises du plateau du Vercors et les points les forêts. Échelle : 1 cm = 2 km.

TABLEAU I. — Paramètres décrivant les 7 parcelles cultivées en colza d'hiver à Saint-Thomas-en-Royans en 1981-1982 et les dispositifs d'échantillonnage mis en place en chaque nœud du quadrillage systématique propre à chaque parcelle.

N° des parcelles	1	2	3	4	5	6	7
Superficie du champ (en hectare)	1,65	0,84	0,25	0,69	0,63	0,78	0,72
Ecartement des lignes de semis (cm)	35	35	17,5	17,5	30	30	30
Réalisation du semis (Sept. le ...)	22	18	15	15	16	16	17
Début de la levée (Sept. le ...)	28	23	20	20	21	21	22
Quadrillage systématique							
- dimension de la maille carrée (m)	20	15	10	10	20	20	20
- nombre de noeuds	47	40	24	72	19	21	20
Nombre de noeuds où sont disposés :							
c - une cuvette (sept.-fév.)	47	40	24	72	19	21	20
u - une cuvette (fév. à mai)	11	10	4	8	7	7	6
o - un coffre à épuisement (fév. mars)	11	10	-	-	7	21	6
un coffre à émergence (mai-juin)	11	10	4	9	7	7	6
Nombre de noeuds où sont réalisés :							
p - un prélèvement de plantes (déc. juin)	11	10	8	19	7	7	6
s - un prélèvement de sol (mai)	11	10	8	19	7	7	6
Nombre de noeuds comportant à la fois c + u + o + p + s	11	10	4	8	7	7	6

La recherche de structures spatiales internes à chaque champ exclut d'emblée l'échantillonnage au hasard, inadapté par nature pour répondre à cet objectif puisqu'il néglige lors du traitement des données les coordonnées spatiales des échantillons. Nous avons donc opté pour un échantillonnage systématique : chacune des 7 parcelles a été quadrillée par un réseau virtuel à maille carrée de 10, 15 ou 20 m selon les parcelles, les nœuds de ces réseaux définissant les points d'observations (tableau I).

L'évolution des cultures et des plantes est appréciée par divers paramètres : nombre de plantes au mètre linéaire, proportion de plantes chétives, stade phénologique, nombre de feuilles étalées, hauteur des tiges. On a également précisé la topographie des parcelles et dressé des cartes de végétation.

L'évolution des populations de l'altise est appréciée par des techniques adaptées aux différentes phases du cycle de l'insecte (fig. 2).

1° Des pièges à eau sont utilisés pour capturer les adultes. Il s'agit de « cuvettes » jaunes en matière plastique de la nuance des fleurs de colza, de 26 cm de section circulaire (Référence 3336, Ets Mino-Gaillard). Les pièges sont enfoncés dans le sol, le bord ne dépassant que de 2 à 3 cm. Du semis des cultures aux récoltes, ils ont été relevés une à trois fois par semaine. A chaque relevé des pièges est associée une série de dissections : pour au plus 50 adultes par parcelle, on a distingué le sexe et pour les femelles l'état des ovaires.

2° Des enceintes hermétiques, parallélépipèdes de section carrée couvrant 1 m² au sol ou cylindres couvrant 0,19 m² au sol, sont utilisées pour estimer les populations imaginaires. Elles fonctionnent :

— en automne-hiver comme coffres à épuisement, les insectes présents sur la culture et emprisonnés à la mise en place des enceintes sont récupérés par piégeage passif dans des cuvettes internes;

— au printemps comme coffres à émergence, les jeunes adultes quittant le sol après la nymphose et apparaissant sous les enceintes obscures sont attirés vers un orifice qui laisse pénétrer la lumière et capturés dans des pièges à eau externes.

3° Les effectifs des trois stades larvaires sont dénombrés à partir de la dissection de deux plantes voisines prélevées en chaque point d'observation. Entre décembre et juin, 17 analyses ont été réalisées.

4° De la même façon, les nymphes enfouies sont recensées à partir d'un double prélèvement de sol en chaque point d'observation. Un prélèvement élémentaire correspond à un parallépipède rectangle de 1 500 cm³, soit 15 cm au milieu d'une ligne de semis, 10 cm de largeur et 10 cm de profondeur (quel que soit l'écartement des lignes de semis). Les insectes sont récupérés par lavage.

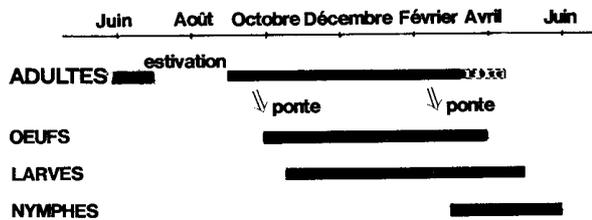


FIG. 2. — Cycle de développement de l'altise d'hiver du colza.

Seul l'insecte au stade œuf n'a pas été directement appréhendé.

Avant toute exploitation des résultats, le volume important de données (12 000 relevés de cuvettes, 3 000 plantes disséquées...) a nécessité l'élaboration d'une banque de données permettant un tri automatique des informations par date, emplacement, parcelle ou stade de l'insecte (THIOULOUSE, 1983).

Parmi les tests utilisés pour rechercher des structures spatiales, rappelons en particulier :

— le test d'auto-corrélation spatiale (CHESSEL, 1981) : la matrice V d'auto-corrélation spatiale est définie par $V_{ij} = V_{ji} = 1$ si les points P_i et P_j sont voisins et $V_{ij} = 0$ dans le cas contraire. Soient x_i et x_j les valeurs prises par la variable X aux points P_i et P_j . Dans une grille, on calcule pour chaque regroupement d'unités élémentaires d'échantillonnage la quantité $Z = H_V/H_T$ avec :

$$H_V = \left[\sum_{i,j} V_{ij} (x_i - x_j)^2 \right] / \sum_{i,j} V_{ij}$$

$$H_T = \sum_{i,j} (x_i - x_j)^2 / (N(N-1)) = 2 \sum_i (x_i - \bar{x})^2 / (N-1)$$

S'il y a corrélation entre le contenu de deux points voisins, la valeur observée de Z est faible et la quantité $(E(Z) - Z) / \sqrt{\text{var}(Z)}$ devient significativement positive (le seuil restant 1,96 au risque d'erreur 5 %);

— le test de tendance (CHESSEL, 1978, p. 89) : si y_i est la i ème valeur observée de la variable Y (i variant de 1 à N), la quantité $W = \sum_{i=1}^N i \cdot y_i$ sera grande pour une permutation des y_i plaçant les fortes valeurs en fin de la suite, et petite dans l'autre cas. Si m et s^2 sont la moyenne et la variance observée des y_i , on peut écrire :

$$E(W) = mN(N+1)/2$$

$$\text{var}(W) = s^2 \cdot N(N+1)/12.$$

La quantité $U = (W - E(W))/\sqrt{\text{var}(W)}$ tend rapidement vers la loi normale centrée réduite ($N \geq 20$).

Les autres tests non paramétriques utilisés ont été décrits en détail par CHESSEL (1978).

RÉSULTATS

En 1981, l'apparition de la nouvelle génération d'adultes de l'altise a débuté fin mai; elle s'est poursuivie pendant environ trois semaines. A une phase d'alimentation intense dans les colzas succède alors une phase d'estivation. Pendant la période la plus chaude de l'année, les adultes subsistent en état de diapause, abrités dans les chaumes de colza et dans des abris naturels voisins : arbres, haies, bordures de chemin... (BONNEMAISON & JOURDHEUIL, 1954). A Saint-Thomas, la reprise d'activité a eu lieu à la fin du mois d'août. A partir de cette période, des captures ont été enregistrées dans les pièges disposés dans les repousses des cultures de la campagne précédente et « hors colza », avant les semis de colza (15 au 22 septembre).

Les observations rapportées concernent la période qui débute avec l'envahissement des cultures par les adultes (génération 1981-1982) dès la levée des premières plantules, peu après la mi-septembre et qui se termine avec les dernières émergences des nouveaux adultes (génération 1982-1983) précédant la récolte, peu après la mi-juin.

1. Mise en évidence des adultes par piégeage : comparaisons entre les parcelles

La cuvette est un piège neutre vis-à-vis de l'altise; les insectes y tombent au hasard de leurs déplacements. Le niveau de capture dépend de l'activité des adultes présents à proximité de la cuvette, cette activité étant largement déterminée par les conditions météorologiques (BALLANGER, 1979).

La première étape de l'analyse des données a consisté à rechercher des différences entre parcelles. Pour chaque relevé, sur l'ensemble des emplacements d'une parcelle, on a calculé le nombre moyen d'adultes capturés par piège. Les résultats, regroupés dans un tableau formé de 58 lignes correspondant aux différentes dates des relevés réalisés entre le 16 septembre 1981 et le 19 mai 1982, et de 7 colonnes correspondant aux différentes parcelles, ont été traités par une analyse factorielle des correspondances (AFC). ESTÈVE (1978), LAUREC (1979) et AUDA *et al.* (1983) ont montré, dans des domaines d'application différents, que l'interprétation d'une AFC est grandement facilitée par la représentation des coordonnées des lignes et/ou des colonnes directement dans le temps ou dans l'espace lorsque, comme c'est le cas ici, les lignes sont des dates et les colonnes des parcelles positionnables dans l'espace de la commune. Les cartes factorielles deviennent alors inutiles.

Cette démarche, illustrée dans la figure 3, conduit à dégager trois grandes phases :

— la première, période A, correspond aux 9 premiers relevés des pièges (16 septembre au 16 octobre). Il s'agit de la phase d'envahissement des cultures. L'intensité des captures varie fortement; selon la parcelle considérée, on obtient de 10 à 112 adultes par piège. L'importance des captures dépend surtout de la date de levée du colza qui, pour une amplitude de 7 jours, rend compte de 47 % des variations ($n = 7, r = 0,68$). Les parcelles 3 et 4, premières cultures semées et levées, enregistrent les plus fortes captures,

— la seconde, période B, correspond à 16 relevés effectués du 17 octobre au 3 décembre. Basé sur l'importance des captures moyennes, le classement des parcelles

change peu par rapport à la période précédente mais les écarts entre parcelles sont moindres; on obtient de 25 à 62 adultes par piège. Les captures les plus abondantes sont notées dans les champs 3, 4, 5 et 2. L'importance des captures dépend alors

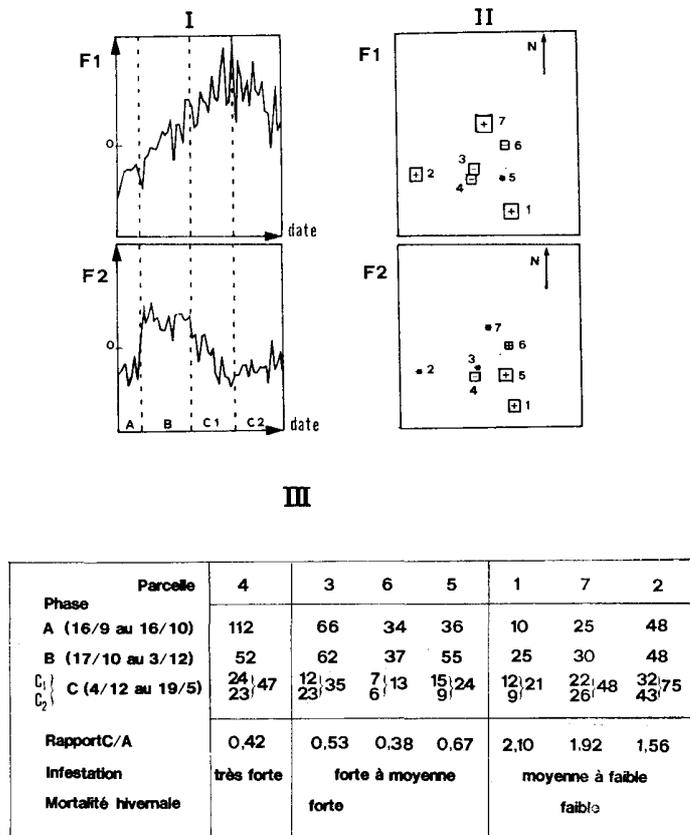


FIG. 3. — Analyse factorielle des correspondances réalisée sur les effectifs moyens d'altises capturées par piège, pour chaque parcelle et chaque date de relevé.

Les 2 premiers facteurs sont cartographiés dans le temps (partie I) et dans l'espace de la commune (partie II). Dans ce dernier cas, les coordonnées des parcelles sont reportées sur une carte, puis en chaque point est dessiné un carré de côté proportionnel à la valeur du facteur pour la parcelle, le signe du facteur apparaissant au centre du carré.

L'interprétation *temporelle* de F1 et F2 (partie I) suggère le découpage de la période en 4 phases notées A, B, C1 et C2. En réalité, l'absence de différences, au niveau *interprétation biologique*, de C1 et C2 nous a conduits à les regrouper en une seule phase C (cf. § 1 et partie III).

L'interprétation *spatiale* de F1 et F2 (partie II) conduit à trois catégories de parcelles : 1, 2, 7 (F1 et F2 > 0), 3, 5, 6 (F1 ≤ 0, F2 ≥ 0) et parcelle 4 (F1 et F2 < 0).

La réécriture des données (partie III) consiste à présenter les données sous une autre forme, ici après regroupements calculés sur la totalité de la phase considérée (en nombre moyen d'altises capturées par cuvette).

essentiellement des caractéristiques thermiques (71 % de la variance expliquée) à savoir, par ordre décroissant, de la température minimale, de la température maximale et enfin de la température crépusculaire,

— la dernière, période C, correspond à 33 relevés positifs effectués du 4 décembre au 19 mai. On observe des modifications importantes du classement des parcelles. Les captures les plus abondantes sont enregistrées dans la parcelle 2 : 75 adultes pour la période considérée (166 jours); elles n'atteignent que 46 sur la parcelle 4 et seulement 13 sur la parcelle 6. L'efficacité du piégeage reste fortement influencée par les conditions thermiques (72 % de variance expliquée) et plus particulièrement par les températures maximales.

2. Évolution des infestations imaginale et effectif absolu des adultes

Après leur reprise d'activité, les femelles ont besoin de s'alimenter pour mûrir leurs œufs (BONNEMAISON & JOURDHEUIL, 1954, p. 376). L'examen de l'état des ovaires permet donc de savoir si la présence d'une femelle dans une parcelle est récente ou ancienne. En effet, l'alimentation préalable sur repousses ou crucifères adventices reste un phénomène mineur car EBBE-NYMAN (1952) a noté une dégénérescence des muscles alaires lors de la maturation des ovaires, ce qui interdit par conséquent tout déplacement à grande distance.

Les dissections effectuées du 22 septembre au 26 octobre pour les insectes capturés dans les parcelles 3 et 4, par exemple, semblent indiquer que l'envahissement des cultures qui se développe à partir de la levée des cultures a lieu principalement à la fin du mois de septembre mais qu'il se poursuit plus faiblement jusqu'à la mi-octobre (tableau II).

TABLEAU II. — Variations de la fréquence des femelles ayant des ovocytes immatures.

	Insectes examinés	Femelles	% de femelles ayant des ovocytes immatures
Parc. 3	22/9 au 1/10	200	90
	2/10 au 13/10	250	10
	14/10 au 26/10	270	1,5
Parc. 4	22/9 au 1/10	200	90
	2/10 au 13/10	250	30
	14/10 au 26/10	300	1,5

L'estimation des effectifs d'adultes présents au cours du mois d'octobre a été réalisée pour les parcelles 3 et 4 au moyen des coffres à épuisement. Elle permet de suivre la dynamique des populations et de détecter d'éventuels apports d'individus (tableau III). Dans les deux cas, le nombre d'altises varie peu dans la première quinzaine d'octobre, l'augmentation observée des valeurs moyennes devant être pondérée par l'amplitude des intervalles de confiance. Mais, sachant que pendant cette période d'importants prélèvements ont eu lieu par les cuvettes (5 400 adultes pour la parcelle 4) et que la mortalité naturelle n'est probablement pas nulle, on peut

conclure au moins qualitativement que des apports extérieurs se sont encore produits pendant la première quinzaine d'octobre.

TABLEAU III. — Effectifs des altises adultes au mois d'octobre 1981 dans les parcelles 3 et 4.

\bar{x} = nombre moyen d'altises par coffre (coffre de 0,19 m²)

\hat{N} = estimation correspondante pour la parcelle

CUV = nombre d'altises capturées par les cuvettes entre deux mises en place des coffres

N = moyenne des estimations du nombre d'altises par parcelle.

Les calculs sont effectués à partir des relevés de 24 (parcelle 3) et de 72 coffres (parcelle 4). Les estimations sont accompagnées de leur intervalle de confiance au niveau 95 %, sauf pour la parcelle 3 où les captures par coffre sont trop réduites. La distribution « poissonnienne » des effectifs par coffre suggère l'absence de structures spatiales intra-parcellaires et justifie les estimations moyennes par champ (dernière ligne).

Date	Parcelle 3	Parcelle 4
1/10/1981	$\bar{x} = 1,99$ $\hat{N} = 5\ 000$	3,68 25 400 ± 6 700
1/10 au 13/10	CUV = 825	5 400
13/10/1981	$\bar{x} = 3,08$ $\hat{N} = 7\ 700$	4,71 32 500 ± 8 500
13/10 au 26/10	CUV = 1 080	2 700
26/10/1981	$\bar{x} = 1,99$ $\hat{N} = 5\ 000$	4,49 31 000 ± 8 000
Moyennes	N = 5 900 ± 1 900	29 600 ± 4 500

La stabilité temporelle des estimations précédentes autorise le calcul d'une moyenne : les parcelles 4 et 3 abritaient respectivement 30 000 et 6 000 altises adultes en octobre, soit une densité de 43 000 et 24 000 individus à l'hectare. Le nombre d'altises présentes dans les 7 parcelles en octobre peut être estimé par extrapolation des résultats précédents. Les rapports du nombre d'adultes présents au mètre carré (estimations par les coffres) sur le nombre d'adultes capturés par cuvette au cours des périodes A et B, valent respectivement 0,018 et 0,026 pour les parcelles 3 et 4. La valeur moyenne de 0,022 retenue pour la suite des calculs permet d'estimer à environ 100 000 l'effectif des adultes présents dans les 7 parcelles du site, en admettant que les quelques crucifères sauvages existant hors des parcelles de colza n'abritent qu'un effectif réduit d'altises.

L'effectif des adultes survivants en février-mars 1982 peut être estimé à partir des relevés des coffres mis en place dans 5 parcelles (autres que 3 et 4 où la mise en place à l'automne de coffres à épuisement risque de perturber légèrement les résultats) (tableau IV). Les densités maximales sont observées dans les parcelles 2 et 7 : près de 1 adulte au mètre carré; la valeur la plus faible apparaît en 6 : seulement 0,19 adulte au mètre carré. Globalement, on obtient donc encore 27 000 altises présentes en mars pour les 5 parcelles étudiées soit, par extrapolation, environ 30-35 000

pour les 7 parcelles. La comparaison de cet effectif à celui estimé en octobre ne doit pas oublier les prélèvements dans les cuvettes : 30 000 adultes pour l'ensemble des parcelles.

TABLEAU IV. — *Effectifs des altises adultes en février et mars 1982.*

Les densités au mètre carré sont calculées sur l'ensemble des coffres mis en place à la date indiquée sur le tableau. L'absence de tendance temporelle des cinq estimations de densité autorise le calcul d'une moyenne. Les variances attachées à ces moyennes ne sont pas calculées (l'absence de coffres dans les parcelles 3 et 4 interdit toute estimation d'une précision relative à l'effectif global des altises dans la commune de Saint-Thomas).

Parcelle		1	2	5	6	7	Total
Nombre de coffres		11	10	7	21	6	55
Densité	22/02	0,36	0,70	0,57	0,19	0,83	
d'Altises	4/03	0,64	0,70	0,43	0,05	1,17	
	15/03	0,55	1,20	0,43	0,24	0,83	
au m ²	25/03	0,45	0,90	1,14	0,33	0,50	
	5/04	0,18	1,40	0,57	0,14	1,00	
Densité moyenne		0,44	0,98	0,63	0,19	0,87	0,51
Estimation des effectifs par parcelle		7200	8200	4000	1500	6200	27 100

3. Structures spatiales internes aux parcelles traduites par le piégeage des adultes.

Pour chaque relevé de cuvette, on peut dresser une carte des captures d'adultes. Si la mortalité de ces derniers ne dépend pas de leur emplacement dans la parcelle, on devrait observer une stabilité temporelle des cartes, au moins après la période d'infestation. C'est effectivement le cas, même si les moyens actuels d'analyse des données ne permettent pas une recherche satisfaisante d'interactions spatio-temporelles. Un résumé global des structures spatiales intra-parcellaires est donc fourni par la somme des captures sur l'ensemble des relevés en un même emplacement.

La cartographie (fig. 4) et les tests statistiques rappelés précédemment (Matériel et Méthodes) permettent de conclure que :

— des structures spatiales existent dans les parcelles 1, 4 et 5, les captures décroissant progressivement d'Ouest en Est dans les parcelles 4 et 5 alors qu'un gradient inverse est observé en 1;

— les infestations semblent globalement aléatoires dans les parcelles 2, 3 et 6.

La forme et la localisation géographique très particulières de la parcelle 7 n'autorisent cependant aucune conclusion.

4. Évolution des populations larvaires

Les larves sont mises en évidence par des dissections de plantes ; les 3 stades de développement larvaires ont été repérés et notés *L1*, *L2* et *L3*. En accord avec les données établies, l'évolution des infestations larvaires observées est déterminée par

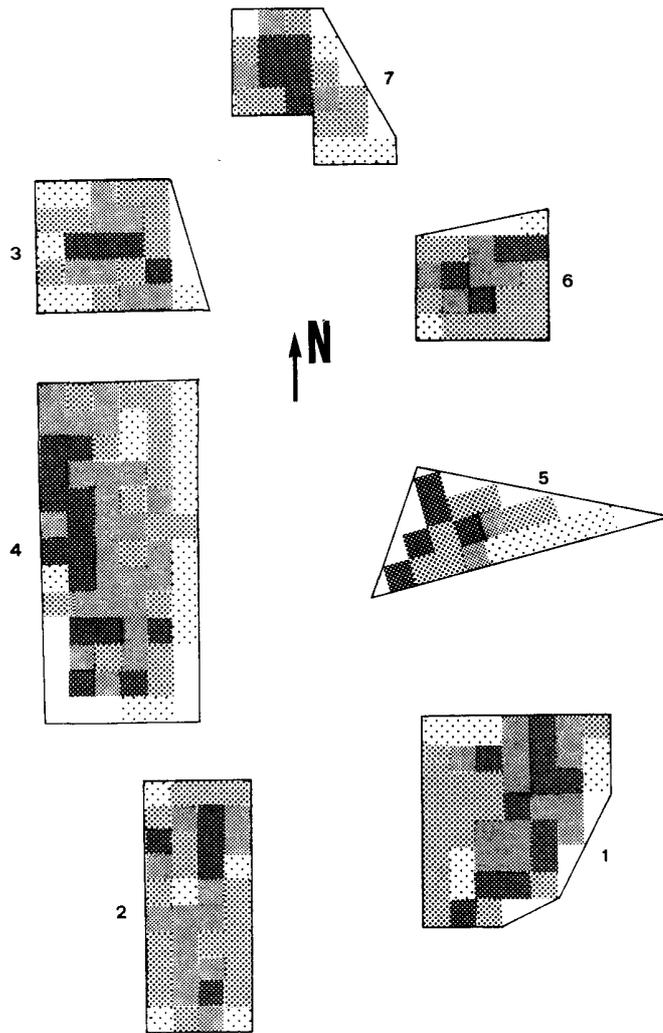


FIG. 4. — Résultats de piégeage. Structures spatiales de la répartition des altises adultes dans chaque parcelle. Les effectifs sont calculés sur l'ensemble des dates échantillonnées (du 16 septembre 1981 au 19 mai 1982).

Symboles :

	$\text{Effectif (Eff)} < \bar{x} - \sigma$
	$\bar{x} - \sigma < \text{Eff} < \bar{x}$
	$\bar{x} < \text{Eff} < \bar{x} + \sigma$
	$\text{Eff} > \bar{x} + \sigma$

Les moyennes \bar{x} et écarts-types σ sont calculés pour chaque parcelle.

les conditions thermiques (BONNEMAISON & JOURDHEUIL, 1954). On observe les deux périodes d'éclosion de fin d'automne et de début de printemps avec les *L1* ainsi que la resynchronisation du développement pour les *L3* résultant de conditions météorologiques nettement plus favorables au printemps (fig. 5).

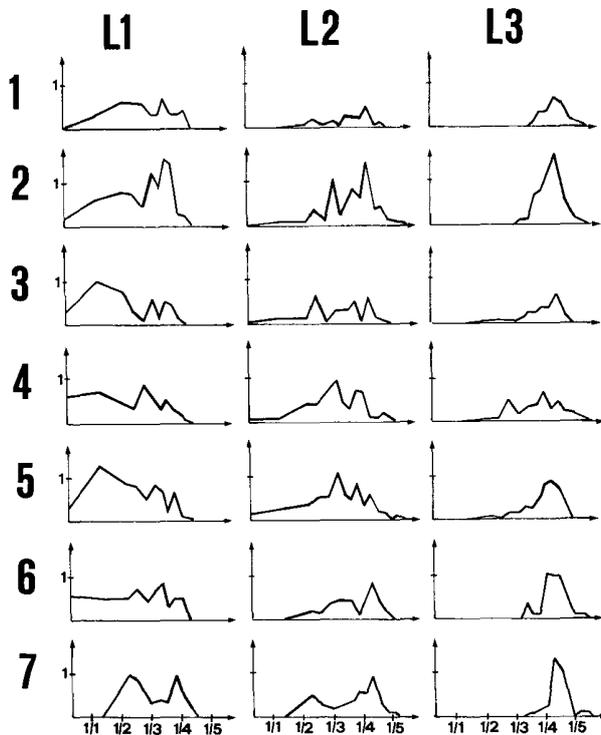


FIG. 5. — Nombre de larves par plante distinguant les 3 stades du développement larvaire (notés *L1*, *L2* et *L3*) pour chacune des sept parcelles.

Les effectifs des stades larvaires correspondent aux moyennes calculées sur l'ensemble des plantes disséquées pour un relevé (cf. tableau I).

Notre objectif ne consiste pas, dans cet article, à estimer les effectifs ou à évaluer les taux de mortalité inhérents à chaque stade mais à rechercher d'éventuelles différences entre les 7 parcelles. En accord avec les infestations plus précoces des adultes, les larves se manifestent en premier lieu dans les parcelles 4, 3 et 5 (*L2*) et 6 (*L1*). Le décalage est encore net avec les *L3* à la sortie de l'hiver pour les parcelles 4 et à un degré moindre 3 et 5.

Par l'importance de l'infestation larvaire de printemps, la parcelle 2 prédomine; elle supporte la plus forte densité en *L1* écloses en mars-avril, puis en *L2* et *L3*. On notera, pour cette parcelle, le bon accord entre le niveau des infestations printanières en *L1* et les effectifs d'adultes capturés en hiver et au printemps au cours de la période C (cf. § 1).

5. Distributions des larves dans les plantes, dans les parcelles

Le prélèvement de deux plantes adjacentes à chaque emplacement permet de savoir comment les larves d'un stade donné se distribuent dans les pieds de colza. On a utilisé l'indice de contagion vraie (CHESSEL, 1978) (tableau V). Dans tous les cas sauf un, les effectifs des larves infestant deux plantes voisines diffèrent fortement. Les œufs étant déposés isolément ou en groupe et la femelle expulsant dans un temps bref 12 à 20 œufs (BONNEMAISON & JOURDHEUIL, 1954), on peut penser que les larves, issues d'œufs plus ou moins regroupés au voisinage du pied de certaines plantes, se dispersent peu avant de pénétrer dans les plantes.

TABLEAU V. — Infestation larvaire de deux plantes adjacentes : valeurs de l'indice de contagion vraie (I_{cv}) pour les trois stades larvaires et les sept parcelles.

$$I_{cv} = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{\text{couples}} \frac{H - E(H)}{\sqrt{\text{var}(H)}}$$

avec :

N = nombre de couples de mesures ayant au moins deux larves

$H = |D - G|$ avec D et G = contenus de deux plantes adjacentes

$E(H; 2) = 1$

$E(H; k) = E(H; k - 1)$ si k est pair ($k = D + G$)

$E(H; k) = E(H; k - 1) + (k - 1)!(2^{k-1} \cdot ((k - 1)/2)!)^{-1}$ si k est impair

$\text{var}(H; k) = k - (E(H; k))^2$.

Des travaux de simulation ont montré que l'approximation normale de la distribution est satisfaisante pour $N \geq 10$ (N est donné entre parenthèses).

Parcelle	1	2	3	4	5	6	7
Stade L1	4,26 (25)	5,59 (31)	2,27 (30)	6,19 (71)	4,39 (30)	3,91 (18)	5,73 (18)
Stade L2	3,30 (25)	3,23 (64)	2,18 (24)	5,62 (101)	3,95 (34)	3,32 (30)	2,04 (18)
Stade L3	3,69 (36)	7,48 (75)	1,29 (25)	6,07 (62)	2,92 (36)	5,61 (36)	5,56 (35)

Pour une parcelle donnée, la valeur de l'indice ne décroît pas au cours du développement larvaire; ce résultat indique en premier lieu que, si les larves en cours de développement quittent l'organe initialement colonisé, le pétiole, leur dispersion se limite aux autres organes de la même plante et ne s'effectue pratiquement pas de plante à plante. D'autre part, on peut aussi penser que la mortalité des larves ne dépendrait pas de leur effectif par plante.

Il est difficile d'établir une corrélation entre la répartition spatiale des adultes et celle des larves, pour au moins trois raisons :

- la vigueur de la plante, très variable, joue certainement un rôle dans le succès de la colonisation par les jeunes larves et sur leur survie ultérieure;
- cette vigueur varie notablement entre deux plantes contiguës;

— enfin, l'échantillonnage larvaire, beaucoup moins important que celui des adultes, s'avère insuffisant pour ce problème de répartition spatiale.

Pour la parcelle 1, le gradient observé pour les captures d'adultes est retrouvé pour les larves. En revanche, pour la parcelle 4, le gradient décroissant d'Ouest en Est noté pour les captures d'adultes est inversé pour les larves. La répartition des larves dépend surtout de la qualité du colza, mesurée par le pourcentage de plantes chétives; de plus, il ne faut pas oublier la disparition de plantes mortes en cours d'hiver. Les pieds de colza situés dans la partie Est du champ abritent 2 fois plus de L3 que ceux de la partie Ouest : 66 contre 35, suivant en cela les variations du pourcentage de plantes chétives, respectivement 25 et 39 %.

6. Abondance des nymphes dans le sol

Les prélèvements de terre ont été réalisés pour estimer les effectifs des populations d'altise à leur passage dans le sol pour la nymphose (tableau VI). Mais compte tenu du nombre de prélèvements effectués d'une part, et des niveaux des infestations d'autre part, la précision des estimations ne peut être que médiocre (il faut 67 prélèvements pour prospecter 1 m² !). Pour 136 prélèvements inégalement répartis dans les 7 parcelles, on a dénombré seulement 29 nymphes. Le classement des parcelles selon leur degré d'infestation et l'abondance globale des nymphes, environ 700 000 pour les 7 champs, doivent donc être considérés avec prudence.

TABLEAU VI. — Abondance des nymphes dans le sol.

Estimation des 17 et 18 mai 1982. La surface totale échantillonnée s'élève à 2,04 m², pour une profondeur de 10 cm. Les calculs ne tiennent pas compte de l'implantation des cultures, c'est-à-dire de la largeur de l'inter-rang.

Parcelle	1	2	3	4	5	6	7	Total
Nombre de prélèvements de sol	22	20	16	38	14	14	12	136
Nombre total de nymphes trouvées	5	3	2	14	3	1	1	29
Effectif estimé au m ²	15	10	8	25	14	8	6	-
Effectif estimé par parcelle (en milliers)	250	84	21	169	90	37	40	692

7. Effectifs des adultes de nouvelle génération

Les coffres à émergence, qui représentent une surface couverte de 54 m², permettent d'estimer correctement les effectifs des adultes quittant le sol, une fois la nymphose accomplie, en juin 1982 (tableau VII).

Les densités les plus fortes sont notées dans les parcelles 4 et 5 : 24 adultes au mètre carré; la plus faible est observée en 6 : 8 adultes pour 1 m². Globalement, les effectifs peuvent être estimés à 800 000 adultes pour les 7 champs; la précision de cette estimation est de 17 %, l'intervalle de confiance au niveau 95 % situe les effectifs entre 680 000 et 960 000.

TABLEAU VII. — *Effectifs des adultes de la nouvelle génération.*

Les effectifs par parcelle sont estimés par le produit du nombre moyen d'adultes au mètre carré (\bar{x}_i , obtenu à partir des coffres à émergence) par la surface S_i de la parcelle. La somme des effectifs par parcelle fournit l'effectif total. La précision de l'effectif moyen au mètre carré (\bar{x} calculé sur les 7 parcelles) est donnée par la formule (cas d'un échantillonnage stratifié) :

$$\hat{s}_{\bar{x}}^2 = \sum_i (S_i^2 \cdot \hat{s}_i^2 / n_i) / (\sum S_i)^2$$

avec \hat{s}_i^2 = variance estimée dans la parcelle i et n_i = nombre de coffres dans cette parcelle.

Parcelle	1	2	3	4	5	6	7	Total
Nombre de coffres (1 m ²) n_i	11	10	4	9	7	7	6	54
Nombre moyen d'adultes au m ² : \bar{x}_i	11,5	14,0	12,8	24,4	23,9	8,3	13,5	$\bar{x}=14,74$
Variance intra-parcelle	50,5	104,4	106,3	197,5	264,8	46,9	35,9	$\hat{s}_{\bar{x}}^2=1,68$
Effectif par parcelle	189 000	118 000	32 000	169 000	150 000	65 000	97 000	819 000

DISCUSSION

Les études engagées à Saint-Thomas-en-Royans ont été basées sur un échantillonnage systématique de chaque parcelle avec des observations répétées de septembre 1981 à juin 1982. La dynamique de la (ou des) population(s) d'altises présentes et la distribution de ces dernières par culture ont pu être appréhendées.

Les infestations se sont étalées de la fin septembre à la mi-octobre : les trois séries de coffres à épuisement et les dissections d'ovaires des femelles capturées fournissent des conclusions concordantes. Néanmoins, les courbes de captures par cuvettes indiquent que les cultures de colza sont massivement infestées dès la levée des plantules ; l'antériorité de la reprise d'activité des insectes par rapport aux semis explique en grande partie ce résultat. Il n'est pas alors surprenant que le niveau d'infestation des parcelles dépende fortement de la date de levée : il est d'autant plus élevé que la levée est précoce. Par rapport aux cultures les plus précoces (3 et 4), la différence se manifeste pour un retard de 1 à 3 jours (parcelles 2, 5, 6 et 7) par une réduction des infestations d'en moyenne 60 % (calculs effectués à partir des données de la fig. 3, partie III) et par une réduction de 89 % pour la parcelle 1 où le retard de levée est de 8 jours. Même si d'autres facteurs interviennent probablement dans le niveau des infestations (voir plus loin), la date de semis représente, dans le cas présent, le facteur primordial de structuration entre parcelles.

Environ 100 000 adultes participent à l'infestation ; 5 mois plus tard 30 000 altises survivaient encore. Cette estimation moyenne calculée sur les 7 cultures confirme la longévité élevée de l'altise du colza. Nous manquons cependant d'informations quantitatives sur le nombre d'émergences en juin 1981 ; cette lacune sera comblée dans les prochaines campagnes d'études à Saint-Thomas, ce qui permettra de cal-

culer la survie sur l'ensemble du cycle du ravageur et de rechercher les périodes de forte mortalité.

Il est assez surprenant de constater que la survie varie fortement selon des parcelles si proches géographiquement : en moyenne, elle est presque 4 fois plus élevée dans les parcelles 1, 2 et 7 qu'ailleurs (fig. 3, partie III). Le rapport entre les deux groupes de cultures change peu si l'on prend en compte les effectifs d'altises capturées dans les cuvettes (il reste supérieur à 3). Plusieurs interprétations, non exclusives, peuvent être avancées :

— les deux groupes de cultures correspondent en première approximation à deux niveaux d'infestation : la survie apparaît d'autant plus élevée que les infestations et corrélativement la ponte ont été fortes. Cela se vérifie pour les parcelles 3 et 4, par opposition aux parcelles 1 et 7. Les dénombrements des larves *L1* dans les pieds de colza confirment la ponte abondante en 3 et 4, faible en 1 et 7. BONNEMAISON & JOURDHEUIL (1954) ont montré qu'une ponte automnale importante diminue nettement les réserves adipeuses des femelles et corrélativement leur survie. Néanmoins, l'interprétation se révèle insuffisante pour expliquer la différence entre les parcelles 2, 5 et 6,

— la croissance et la vigueur du colza interviennent peut-être (indirectement ?) sur la survie des altises. On constate que le colza est le moins vigoureux dans les cultures 3 et 4 pour lesquelles la survie est la plus faible; un taux élevé de plantes chétives, une attaque automnale de la tenthrède de la rave, *Athalia rosae* L., et une disparition importante de plantes pendant l'hiver témoignent de cette faible vigueur du colza dans les cultures 3 et 4;

— les parcelles diffèrent enfin par leur topographie et leur environnement : les parcelles 1 et 7 où la survie est élevée sont bordées au Nord par des parties boisées, ce qui n'est pas le cas des parcelles 3, 4 et 5. Cependant, l'explication reste insuffisante pour les parcelles 6, bien abritée mais avec une survie faible, et 2 qui présente des caractéristiques inverses.

En juin, la nouvelle génération d'altises est formée d'environ 800 000 adultes, répartis inégalement dans 5,5 ha de colza. Par rapport à l'effectif des ravageurs infestant les cultures en septembre, le taux de multiplication net s'élève à 8, valeur qui, pour un ravageur non contrôlé par insecticide, ne semble pas très forte. La discussion sur l'importance des caractéristiques physiologiques du colza dans la réussite de la multiplication de l'altise est gênée par l'absence d'estimation du nombre absolu de larves par parcelle. Le problème statistique sous-jacent (estimation des effectifs et des survies dans un processus contrôlé par une variable externe dépendant de la température) sera étudié ultérieurement.

Les estimations des effectifs d'altises émergeant par parcelle se révèlent très variables (tableau VII) : de 8 adultes au mètre carré dans la parcelle 6 à 24 dans les parcelles 4 et 5. Si les résultats des parcelles 1, 4, 6 et 7 confirment les observations antérieures, en revanche l'interprétation est plus délicate ailleurs. Les fortes valeurs des cultures 4 et 5 et, à l'opposé la valeur moyenne de la culture 2 suggèrent que les pontes de l'automne contribuent essentiellement à la génération suivante qui n'est que faiblement influencée par celles du printemps. Cette hypothèse demande à être testée par d'autres observations sur le même site; sa confirmation aurait pour conséquence que les différences de survie entre parcelles ne joueraient qu'un rôle minime dans la dynamique des populations d'altises.

Enfin, l'existence de structures spatiales intra-parcellaires et entre parcelles

autorise la formulation d'hypothèses sur la biologie des *populations* d'altises et, en toute première approximation, sur la notion de population. Il semble exister une relation entre le taux d'infestation d'une parcelle et sa distance par rapport aux champs cultivés en colza l'année précédente. Lors de l'infestation, les captures les plus abondantes (période A) sont obtenues dans les trois parcelles (3, 4 et 2) les plus proches des trois parcelles de colza de l'année 1980-1981; les captures les plus faibles sont notées dans les parcelles 1, 6 et 7, les plus éloignées de ces anciens colzas (fig. 3 et 6); les taux d'infestation varient dans un rapport de 1 à 3. Cependant, cette interprétation ne doit pas oublier l'existence des structures temporelles induites par l'échelonnement des levées des cultures qui induisent les mêmes phénomènes pour la répartition des insectes.

Un autre argument étaye néanmoins l'hypothèse de structures spatiales : l'existence de gradients d'infestation. Ces gradients sont décroissants d'Ouest en Est dans les parcelles 4 et 5 et s'opposent à la relative isotropie de la parcelle 2. Cela suggère, d'une part, que la colonisation des cultures par les altises s'effectue à partir d'un « foyer » situé près des parcelles semées en colza en 1980-1981 et, d'autre part que les altises se dispersent peu avant et après leur estivation. Une influence marquée des vents semble peu vraisemblable car il n'existe aucun vent dominant dans la « cuvette » de Saint-Thomas-en-Royans. Des apports extérieurs au site, venant du Nord-Ouest c'est-à-dire des zones de cultures du colza les plus proches, doivent également être rejetés compte tenu de l'absence de gradient dans la parcelle 2 et de l'absence de captures dans les cuvettes placées à l'Ouest du site expérimental (fig. 6).

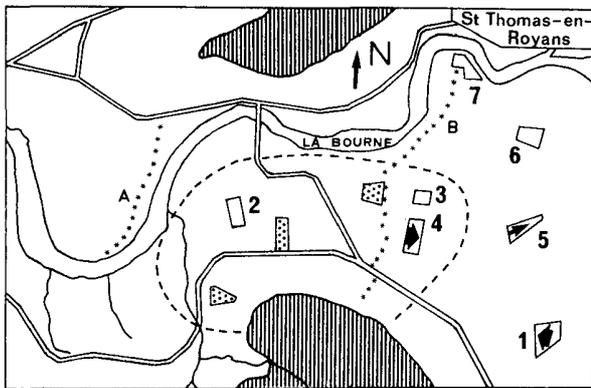


FIG. 6. — Carte des parcelles cultivées en colza pendant les campagnes 1980-1981 et 1981-1982.

Les zones hachurées correspondent à des collines dont l'altitude dépasse 250 m, l'altitude moyenne du site d'expérimentation étant de 200 m. Les points figurés dans trois parcelles correspondent au colza cultivé en 1980-1981. Les flèches dessinées à l'intérieur des parcelles 1, 4 et 5 représentent des gradients décroissants d'infestation en altises adultes. A et B sont des lignes de cuvettes, espacées de 50 m, destinées à capturer des altises, soit dans la zone étudiée, soit hors de celle-ci. La ligne en traits discontinus délimite un espace à partir duquel s'effectueraient la majorité des infestations en septembre et en octobre (pour la campagne 1981-1982).

L'existence d'un gradient inverse (Est-Ouest) dans la parcelle 1 soulève le problème, non résolu dans notre cas, des interactions entre la date de levée du colza,

la position géographique de la parcelle et son environnement. Notons simplement que, côté Est, la parcelle 1 est bordée d'un rideau d'arbres qui a pu servir d'abri d'estivation ou d'abri temporaire pour les altises en quête de plantes-hôtes. L'hypothèse d'une hétérogénéité de la culture doit être écartée, les différentes cartes relatives aux paramètres enregistrés présentant une homogénéité satisfaisante, sauf pour la partie de la parcelle située le plus près du rideau d'arbres (partie d'ailleurs très peu attaquée par les altises, fig. 4).

Des structures spatiales intra- et inter-parcellaires ont été mises en évidence chez d'autres insectes ravageurs : on peut citer parmi les exemples significatifs la répartition du hanneton commun (ROBERT, 1953; CHESSEL *et al.*, 1984), celle de plusieurs espèces de pucerons dans des parcelles bocagères (par exemple, DEDRYVER & RABASSE, 1976; ROBERT, 1976). Ces deux exemples, pris parmi d'autres, et nos résultats montrent que des hétérogénéités spatiales peuvent exister à diverses échelles; les mécanismes qui en sont responsables diffèrent dans leur nature : physiologique, comportementale, écologique ou même populationnelle. La présente étude ne permet évidemment pas de préciser ces mécanismes et par là même de définir ce qu'est une population d'altises : si chaque groupe d'altises reste inféodé à une parcelle de septembre à mai, il n'en est peut-être pas de même en dehors de cette période. Il importerait alors de connaître avec précision les lieux d'estivation de chaque groupe d'altises et l'importance de la dispersion post-estivation. Les résultats de la présente étude indiquent d'une manière indirecte que pour la campagne 1981-1982 les altises se sont effectivement peu dispersées de juin à octobre 1981. Des mesures directes de dispersion, par marquage des adultes, seront évidemment réalisées pour préciser ce point. On peut remarquer que, d'un point de vue pratique de lutte contre l'altise, la connaissance des lieux d'estivation n'est pas dénuée d'intérêt.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient M. JOURDHEUIL et un lecteur anonyme pour leurs commentaires sur le manuscrit. Les travaux rapportés dans ce texte sont en grande partie financés par le CETIOM, en particulier par une bourse d'étude pour le premier des trois auteurs; les calculs ont été réalisés sur l'équipement DATA GENERAL (Eclipse S-140) du laboratoire de Biométrie.

RÉFÉRENCES

- AUDA Y., CHESSEL D. & TAMISIER A., 1983. — La dispersion spatiale des Oiseaux au cours du cycle annuel : deux méthodes de description graphique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. III, **297**, 387-392.
- BALLANGER Y., 1979. — L'Altise d'hiver du colza (*Psylliodes chrysocephala* L.). Étude de l'invasion des cultures par les adultes. *Informations Techniques CETIOM*, n° 66, 3-34.
- BONNEMAISON L. & JOURDHEUIL P., 1954. — L'Altise d'hiver du colza (*Psylliodes chrysocephala* L.). *Ann. Épiph.*, **17**, 345-524.
- CETIOM, 1980. — Stades-repères du Colza. Document CETIOM-INRA-PV.
- CHESSEL D., 1978. — Description non paramétrique de la dispersion des individus d'une espèce. In: LEGAY J. M. & TOMASSONE R., Eds, *Biométrie et Écologie*, p. 45-135. Société Française de Biométrie, Jouy.
- CHESSEL D., 1981. — The spatial autocorrelation matrix. *Vegetatio*, **46**, 177-180.
- CHESSEL D., DEBOUZIE D., ROBERT P. & BLAISINGER P., 1984. — L'échantillonnage des larves du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. *Acta Œcologica, Œcol. Applic.*, **5**, 173-189.
- CORMACK R. M., 1968. — The statistics of capture-recapture methods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **6**, 455-506.

- DEBOUZIE D., 1978. — Étude critique de la méthode des captures et recaptures multiples. In: LEGAY J. M. & TOMASSONE R., Édts, *Biométrie et Écologie*, p. 137-199, Société Française de Biométrie, Jouy.
- DEDRYVER C. A. & RABASSE J. M., 1976. — Répartition spatiale et développement des populations du puceron noir de la fève (*Aphis fabae* Scop.) en zone bocagère et en zone arasée. Incidence des *Entomophthora*. *Les bocages. Histoire, écologie, économie*, p. 367-375. Table ronde C. N. R. S. « *Écosystèmes bocagers* », Rennes.
- EBBE-NYMAN E., 1952. — Rapsjordloppan, *Psylliodes chrysocephala* L. *Statens Växskyddanst.*, **63**, 5-103.
- ESTÈVE J., 1978. — Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion. In: LEGAY J. M. & TOMASSONE R., Édts, *Biométrie et Écologie*, p. 223-250. Société Française de Biométrie, Jouy.
- KUHNE W., 1977. — Untersuchungen zur Befallsverteilung der Rüsselkäfer *Ceutorrhynchus napi* Gyll., *Ceutorrhynchus quadridens* Panz. und *Ceutorrhynchus assimilis* Payk. innerhalb grossflächiger Winterrapsbestände. *Arch. Phytopath. und Pflanzenschutz*, **13**, 109-115.
- LAMOTTE M. & BOURLIÈRE F., 1969. — *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson, Paris.
- LAUREC A., 1979. — Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine. Thèse Doct. État, Aix-Marseille.
- MANLY B. F. J., 1970. — A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method. *J. appl. Ecol.*, **7**, 13-39.
- ROBERT P., 1953. — L'évolution d'une population de hannetons communs (*Melolontha melolontha* L.) dans un foyer simple à Rouffac (Haut-Rhin). *Ann. Épiphyties*, **2**, 257-281.
- ROBERT Y., 1976. — Distribution spatio-temporelle des pucerons de la pomme de terre en zone bocagère et en zone arasée. In: *Les bocages. Histoire, écologie, économie*, p. 419-425. Table ronde C. N. R. S. « *Écosystèmes bocagers* », Rennes.
- SEBER G. A. F., 1973. — *The estimation of animal abundance and related parameters*. Griffen, Londres.
- SOUTHWOOD T. R. E., 1966. — *Ecological methods*. Methuen, Londres.
- THIOULOUSE J., 1983. — Dynamique des populations de la grosse Altise *Psylliodes chrysocephala* (L.) dans la commune de Saint-Thomas-en-Royans : campagne 1981-1982. *Rapport CETIOM*, 31 p., annexes.