Ann. Sci. forest., 1973, **30** (3), 343-350

REPRÉSENTATION SPATIALE DES POPULATIONS ANIMALES : ANALYSE CRITIQUE DE LA NOTION DE STATION

P. GRISON

Station de Zoologie et de Biocoenotique forestières, I. N. R. A., La Minière, 78000 Versailles

RÉSUMÉ

Pour le phytoécologiste, la notion de « station » répond bien à la définition « état de ce qui est immobile ». Il ne peut en être de même pour le zoologiste qui caractérise non seulement l'ensemble du domaine vital d'une espèce animale mais aussi la particularité des habitats trophiques, de reproduction, d'hibernation etc... L'aire occupée par les larves d'insectes peut être souvent délimité alors que le vagabondage, voire la migration des adultes en rend le contour imprécis : le niveau de perception se situe à des échelles différentes.

On cite les exemples de Lépidoptères défoliateurs comme *Thaumetopea pityocampa* SCHIFF. et *Lymantria dispar* L. dont l'étude gradologique est entreprise à l'échelle du massif forestier.

Les relations hôte-parasite dépendent aussi des facteurs éthologiques qui conditionnent la recherche de l'hôte ou de la proie : la « capacité de découverte » des prédateurs et la « capacité trophique » du milieu influencent la distribution spaciale des individus. L'échelle d'appréciation doit être adaptée aux exigences de la grande diversité des comportements animaux.

Dans les réseaux trophiques qui relient les uns aux autres les êtres vivants qui composent une biocœnose, les organismes animaux sont si nombreux et les « chaînes prédatrices » ou les « chaînes parasitaires », auxquelles ils appartiennent, sont si complexes qu'un dialogue est souvent difficile à établir avec le phytoécologiste (et encore plus avec le « phytosociologue ») dont l'attention est concentrée sur la production primaire. Cependant, toutes les espèces animales de ces chaînes ont pour support commun la végétation, soit d'une manière indirecte en considérant celle-ci comme révélatrice du climat, soit d'une manière directe au double point de vue qualitatif et quantitatif comme élément de base de la nourriture des zoocœnoses.

Dans le débat institué par le Comité Scientifique « Équilibres et Lutte biologiques » de la D.G.R.S.T., durant l'année 1971, en vue de mettre en place de réelles actions de recher-

Article disponible sur le site http://www.afs-journal.org ou http://dx.doi.org/10.1051/forest/19730308

che interdisciplinaires, le Prof. Ch. SAUVAGE s'est expliqué à ce sujet sans ambiguité et nous reproduirons l'exemple suivant cité dans l'un de ses rapports :

« Pour la lutte contre les moustiques sur le littoral du Languedoc Roussillon, les zoo-« écologistes ont utilisé au départ une carte des associations végétales dressée d'après les « espèces dominantes, carte qui leur a permis de situer les gîtes où étaient déposés les œufs « et où se développaient les larves. Ce premier stade — très appréciable — a permis en parti-« culier de réduire considérablement les surfaces à traiter et de les identifier facilement. Mais « si l'on veut aller plus loin, il faut savoir alors pourquoi les moustiques viennent pondre « dans ces biotopes révélés par telle ou telle association. *Les caractères qui ont servi au bota-« niste pour les définir ont toute chance d'être insuffisants, voire inutiles.* D'autres éléments « de ces biotopes sont peut-être déterminants. En particulier, la taille et la structure de la « végétation qui résultent des facteurs du milieu constituent peut-être à leur tour, plus ou « moins directement, les facteurs attractifs ou sélectifs par rapport au moustique. »

Le comportement des espèces animales amenant le zoologiste à prendre en égale considération les liens chorologiques et les liens alimentaires, on comprend que pour lui la notion assez formelle et stricte de station ne puisse avoir la même signification que pour le botaniste. Quelle que soit la définition qu'en donne tel ou tel phytoécologiste, celle-ci sous-entend toujours la définition même du dictionnaire : « état de ce qui est immobile », de « stare » se tenir debout. D'une manière très restrictive, le systématicien retiendra la définition de Plaisance-Cailleux : endroit où se tient une espèce de plante ou d'animal et où elle a été vue ou récoltée.

Il est bien évident que si les phytoécologistes comme les zooécologistes se mettent d'accord pour retenir fondamentalement la notion de fonction, qui définit toutes les liaisons entre les composantes d'un écosystème, le point de vue énoncé précédemment recouvre une description des facteurs mésologiques qui caractérisent une aire donnée sur laquelle on procèdera à l'inventaire des espèces présentes ainsi que des effectifs et du mode de groupement de chacune d'elles.

Ainsi comprise, les entomologistes pourront, conformément à la loi de THIENEMANN (1941), établir des indices de diversité leur permettant d'appréhender le degré de complexité de l'écosystème. Selon THIENEMANN, le nombre d'espèces dans un biotope augmente, alors que le nombre d'individus des différentes espèces diminue, d'autant plus que les conditions se rapprochent d'un optimum moyen pour la plupart des espèces présentes. En fait, ce point de vue statique ne tient compte ni des conditions de saturation de la capacité trophique du milieu pour les animaux, ni de l'effet de dilution d'autant plus accentué que la densité pour chacune des espèce est plus grande.

La prise en considération du « domaine vital » (LEBENSRAUM des auteurs allemands) permet une meilleure approche des processus dynamiques par lesquels l'animal est lié à son milieu, ou plus exactement à une succession de milieux variables dans le temps et dans l'espace.

Par exemple, dans le comportement gradologique de la chenille Processionnaire du Pin étudié par l'équipe française d'entomologie forestière au Mont Ventoux, on a pu mettre en évidence que, après la phase de latence, le plus généralement de nouveaux foyers se reconstituaient dans les zones marginales aux limites altitudinales inférieures qui ceinturent la zone forestière de la face nord-ouest du Mont Ventoux, où ont été effectuées les observations depuis une quinzaine d'années. D'après DEMOLIN, la recolonisation des pentes et des crêtes,

jusqu'à la région située en dessous du Mont Serein s'effectue progressivement en empruntant notamment les combes dans lesquelles les papillons peuvent effectuer leur vol migratoire en répondant à certains stimulis propres à l'espèce.

Certes, la délimitation arbitraire d'aires ou biotopes facilite à la fois l'étude du comportement de l'animal, l'inventaire des espèces du complexe parasitaire et même le dénombrement des individus présents dans cette surface. Mais elle ne peut être représentative du dynamisme de l'insecte dont l'évolution, la reproduction, la dispersion et la régulation en peuvent être comprises et interprétées qu'*à l'échelle globale de la zone forestière*, depuis la vallée jusqu'à la limite altitudinale supérieure où les facteurs climatiques bloqueront son ascension et sa propagation.

Pareillement, les peuplements de chêne liège du bassin méditerranéen sont ravagés périodiquement, tous les 8 à 9 ans environ, par des pullulations de chenilles du Lépidoptère *Lymantria dispar*. Durant les 2 à 3 années que dure chaque gradation du ravageur, la défoliation subie par l'arbre :

— détermine une réduction qualitative (zone sèche dépourvue d'élasticité) et quantitative (accroissement moindre) de la production de liège;

— menace la pérennité des peuplements lorsqu'il y a coïncidence entre le démasclage et la défoliation;

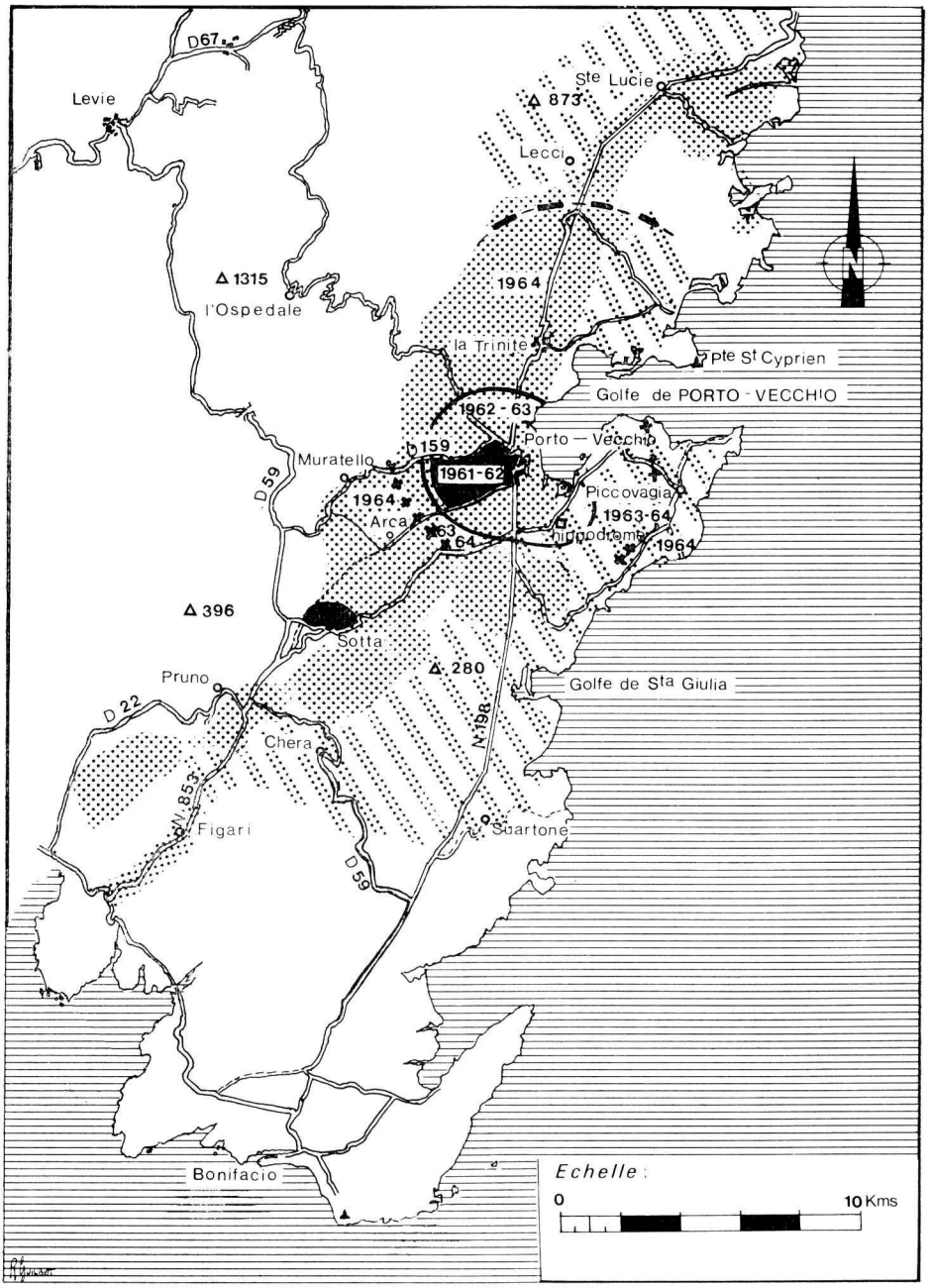
— accroît gravement les risques d'incendie dans les peuplements attaqués, du fait de la défoliation et du desséchement de la végétation sous jacente (maquis et strate herbacée) en période préestivale. Cette situation, qui est en Sardaigne extrêmement préjudiciable à l'industrie subéricole et à l'économie sylvo pastorale des provinces de Sassari et de Nuoro, se retrouve également en Corse dans la suberaie de Porto Vecchio (16 000 ha).

L'infestation de la suberaie corse par *L. dispar* s'effectue progressivement en deux à trois années, à partir de quelques « foyers » limités à l'origine sur quelques centaines d'hectares [1]. Nous avons régulièrement suivi, lors des trois gradations de 1953, de 1962 et de 1971, ce processus de dispersion concentrique et centrifuge à partir d'un foyer initial, à peu près circonscrit entre Arca et le sud de Porto Vecchio, et suivi d'une extinction naturelle d'abord aux points d'origine de la gradation, et s'élargissant dans les différentes zones concentriques les années suivantes (voir carte).

La prise en considération de la « vague » de gradation périodique, dont l'amplitude décroît d'ailleurs au cours de sa propagation annuelle jusqu'à devenir presque nulle lorsqu'elle atteint les zones périphériques, ne permet pas de négliger ni de fractionner l'un ou l'autre secteur du peuplement global des 16 000 hectares de Chêne-liège : sans cela il n'est pas possible d'interpréter le « dynamisme » de la population locale de *Lymantria dispar* et de *lui donner une valeur prédictive*.

En mai 1972, M. D. Martouret, assisté de M. B. Servais, ont déterminé le niveau d'une population de *L. dispar*, dans divers sites de la suberaie sarde, en expérimentant la méthode de frappage (Klopfmethod) utilisée par Steiner pour le recensement de l'entomofaune du verger de Pommier. Ils ont montré que ce procédé est transposable au chêne-liège,

1. Nous avons recommandé une intervention dans ces foyers initiaux avec les préparations à base de *Bacillus thuringiensis* qui devrait permettre d'enrayer l'extension du ravageur et d'éviter un traitement généralisé de l'ensemble de la suberaie. Une application démonstrative a été faite de ce moyen en 1972 dans une propriété résidentielle du golfe de Porto Vecchio. Malheureusement il était déjà trop tard, et la gradation a pris une ampleur catastrophique en 1973.



Suberaie dense

Suberaie claire

foyers primitifs

dans le but, d'une part d'établir la « pyramide des âges » du ravageur et définir ainsi la date du traitement; d'autre part, de contrôler l'efficacité d'une intervention de lutte microbiologique en comparant la densité relative des populations avant et après l'application. Dans ce cas, le recensement entomologique est restrictivement effectué dans de petites aires, dont le choix peut correspondre ou non aux critères stationnels des forestiers.

Nous avons personnellement pris conscience de ces aspects, apparemment subjectifs en entomologie forestière, depuis l'enquête conduite avec E. Biliotti sur l'évolution progressive, puis régressive, de la chenille Processionnaire du Chêne dans l'*ensemble des chênaies* de la région parisienne (1952).

L'étude conduite par C. Auer depuis 1949 sur les fluctuations périodiques des populations de la Tordeuse du Mélèze, *Zeiraphera diniana* GN, en Engadine, puis dans *l'ensemble des mélézins* de l'arc alpin, a permis à notre collègue suisse de construire un modèle mathématique, avec un nombre réduit de paramètres mesurables, qui s'est révélé jusqu'à présent être rigoureusement prédictif.

C. Geri (1970) en confirme actuellement la portée par l'analyse des populations localisées de la chenille Processionnaire du Pin dans la vallée du Niolo (Corse) : les recensements de colonies hivernales dans *l'ensemble des 6 000 hectares* de Pin laricio de cet « isolat » donne une évaluation, avec une erreur inférieure à 10 p. 100, des fluctuations transcycliques de la population globale. Cette précision satisfaisante, dans l'état actuel de nos connaissances, et compte-tenu des moyens matériels très limités mis en jeu, est atteinte malgré les difficultés d'analyse bioécologique liées au comportement adaptatif de l'espèce tel que vie grégaire, arrêts partiels et pluriannuels du développement nymphal...

Il est alors évident que l'étude des fluctuations transcycliques des insectes défoliateurs forestiers doit être complétée par des analyses ponctuelles (stationnelles) plus poussées pour caractériser la « structure » de la population, comme D. Martouret et B. Servais l'ont envisagé pour *Lymantria dispar* dans un but pratique à court terme.

Outre les liens alimentaires et les liens chorologiques qui « fixent » une population animale dans un certain milieu, la croissance ou le déclin de celle-ci dépend aussi des coïncidences spatio-temporelles entre tous les éléments de son complexe parasitaire; la notion de « domaine vital » est alors dépendante de facteurs éthologiques et de processus de compétition intra et interspécifiques beaucoup plus que de facteurs mésologiques caractéristiques d'un seul type de station.

P. du Merle (1972) a très bien analysé ces différents aspects dans son étude très approfondie du comportement et de l'action parasitaire des Bombylides.

Dans le cas des relations entre la chenille Processionnaire du Pin et son parasite souterrain, le Bombylide *Villa brunnea*, la coïncidence dans l'espace apparaît beaucoup plus difficile par le fait qu'elle se trouve limitée : à l'échelle du massif forestier par les modifications qui peuvent y survenir d'une année à l'autre dans la répartition des populations de l'hôte; à l'échelle de la clairière par des distributions très différentes des œufs du parasite et des chrysalides de l'hôte; à l'échelle de l'enfouissement par le superparasitisme.

Les études sur le complexe parasitaire de la Processionnaire du Pin ont révélé aussi un problème de coïncidence temporelle entre *Villa brunnea* et *Thaumetopoea pityocampa* qui semble se réaliser de façon satisfaisante dans la majorité des cas; il arrive, cependant, que certaines années, la fraction tardive de la population de chrysalides échappe en partie

à l'action du parasite. Si le climat peut être responsable de ces discordances, celles-ci peuvent également résulter de la dynamique de la couverture végétale et en particulier de la succession des floraisons nécessaires à la survie des insectes butineurs.

Les relations hôte-parasite dépendent aussi de facteurs éthologiques qui conditionnent la recherche de l'hôte ou de la proie; elles peuvent être très complexes lorsque la « capacité de découverte » du parasite entomophage est indirectement liée aux propriétés attractives de la plante support de l'insecte phytophage, plutôt que directement à celui-ci.

L'influence du végétal sur le mode de distribution spatiale des insectes forestiers est particulièrement évident pour de nombreuses espèces xylophages et pour les ravageurs qualifiés de « secondaires », dont nous ne traiterons pas car l'approche dynamique de leurs fluctuations numériques comporte encore une trop large part d'empirisme. Par contre, les mécanismes des relations végétal-insecte sont bien pris en considération en France comme à l'étranger; malheureusement leur analyse approfondie souffre d'un sous-développement des recherches fondamentales en physiologie de l'arbre.

RAFES, a tourné cette question, en imaginant le concept du « consortion », ou complexe arbre-entomofaune phytophage, dans lequel il voit non seulement des processus compensateurs consécutivement aux déprédations provoquées par les insectes, mais encore des phénomènes de stimulation, sinon bénéfiques à la croissance de l'arbre, du moins régénérateurs de son potentiel d'accroissement.

Nous nous sommes plus particulièrement limité aux problèmes relatifs aux fluctuations numériques de populations d'espèces « consommateurs primaires » sans proposer une analyse fonctionnelle, sinon d'un système écologique, du moins d'une des chaînes alimentaires simplifiées d'un tel système. Ceci indique combien une approche dynamique d'une biocœnose, dans laquelle les espèces animales occupent des positions infiniment plus variées et plus complexes que les espèces végétales, risque d'être « biaisée » par une délimitation stationnelle plus ou moins arbitraire, et généralement imposée par les préoccupations du phytoécologiste, sans tenir compte de l'impact de la zoocœnose.

La notion de territoire peut être envisagée autant du point de vue de la structure physique du milieu que du point de vue de la délimitation géographique; elle peut être liée au « niveau de perception », (comme le propose G. LONG, (1969), requis par la nature de la démarche écologique et traduite en échelle cartographique par le phyto-écologiste. Mais, pour le zoologiste, il faut en plus tenir compte de la nature des espèces animales en cause : il n'y a aucune commune mesure entre la dimension du territoire d'un couple de mésanges et celle du territoire d'un couple de pics noirs; de même on ne peut comparer à la même échelle les territoires des mammifères concernés par la chasse tels que lièvres et cerfs.

Les migrations saisonnières, dépendant de nombreux facteurs périodiques ou non, obligatoires ou facultatifs (climat, nourriture, reproduction...), imposent à de nombreuses espèces animales des changements d'habitats, donc de territoires, dont l'alternance cyclique des Pucerons est l'un des plus représentatifs. Chez les insectes pollinisateurs, le large territoire visité par les imagos ne se superpose pas au territoire ponctuel où se développent les larves. Et nous négligerons le cas des insectes vecteurs de zoonoses transmises, dont les diffé-

---

Référence G. LONG Annales de Géographie 1969, *LXXVIII*, 257-285. Conceptions générales sur la cartographie biogéographique intégrée de la végétation et de son écologie.

rentes phases du cycle évolutif peuvent se dérouler dans des milieux très différents, aquatiques et terrestres, qui sont rarement étudiés conjointement en biocœnotique descriptive.

En lutte biologique, il est notoire que les adultes de nombreuses espèces entomophages sont nectarifères et que la provende qu'ils sont susceptibles de découvrir influence considérablement leur longévité et leur fécondité, c'est-à-dire leur potentiel de parasitisme et leur efficacité dans la régulation des espèces phytophages, dont l'organisme constitue l'habitat exigu de leurs larves. Cette provende sera généralement dispensée par une certaine flore spontanée, diversement distribuée dans l'espace, et dont la succession phénologique revêtira une importance primordiale pour la survie même de l'entomophage.

De ce point de vue on notera l'intérêt biocœnotique des « garennes » et des « stations-refuges » pour la sauvegarde des insectes entomophages, comme nous l'avions signalé en 1956 avec E. Biliotti. Mais ces zones marginales de végétation peuvent également héberger des espèces potentiellement nuisibles ce qui nécessite une étude intégrée des milieux naturels concernés, bien que l'intérêt appliqué se confonde avec l'intérêt fondamental.

L'étude conduite par J. Giban, F. Spitz et leurs collaborateurs, sur l'impact des micromammifères dans les mélézins du Briançonnais a été menée aussi bien dans l'étage montagnard que dans le subalpin; si, dans chacun de ces étages le mélézin apparaît comme homogène dans son ensemble, en réalité, au niveau du sol, où vivent les micromammifères, on observe une grande diversité dans la physionomie du milieu. Cette diversité est due surtout à la présence, ou à l'absence, d'affleurements rocheux, de congères printanières et de divers « faciès » végétaux : arbrisseaux rampants, pelouses hygrophiles, pelouses mésophiles; une étude plus large et plus globale de la pelouse subalpine, c'est-à-dire de la zone marginale supérieure du mélézin, nécessitant la participation d'agrostologues, a dû être envisagée dans l'action concertée du VIe Plan, non seulement au point de vue du maintien d'un certain élevage de transhumance nécessaire à l'équilibre sylvo-pastoral, mais bien sûr pour l'interprétation de la fonction même des micromammifères dans le système écologique global.

Il n'est pas nécessaire de multiplier les exemples pour montrer combien il est maintenant indispensable pour le zoologiste de compléter ses informations par les données plus précises des phyto-écologistes s'appliquant à caractériser de nombreux paramètres mésologiques, évalués selon une échelle dimensionnelle variable adaptée aux exigences de la grande diversité des comportements animaux.

Nous emprunterons notre conclusion à celle du rapport, déjà cité, présenté par Ch. Sauvage à la D.G.R.S.T. : « Dans une équipe interdisciplinaire, il importe plus de persuader chacun que son travail est incomplet, d'insinuer dans son esprit un certain doute de l'efficacité d'un point de vue trop unilatéral. On peut en particulier espérer que le botaniste, qui est plus familiarisé avec de grandes entités — telles les formations végétales ou les étages de végétation — apporte à l'équipe le souci de la généralisation et aussi l'*inquiétude que l'on doit avoir quant à l'extension de résultats stationnels*. En revanche, le zoologiste devrait inculquer à l'équipe la notion du temps et l'importance de ce facteur dans la structure et le fonctionnement des populations. Il est vraiment exceptionnel qu'un botaniste pense à une pyramide des âges, sauf peut-être s'il est forestier. »

SUMMARY

SPATIAL REPRESENTATION OF ANIMAL POPULATIONS

For the plant ecologist, the « Station » concept agree with the definition « the condition of what is steady ». It can't be the same for the zoologist who characterizes not only the whole life area of an animal species, but also the particularity of the trophic, breeding, hibernating, habitats etc. The limits of the area occupied by the insect larvae often may be marked, even though the wandering and the migration of adults make the boundaries imprecise : the level of perception is placed at different scales.

The author reports examples among defoliating Lepidoptera such as *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF and *Lymantria dispar* L. of which the outbreak study has been undertaken at the forest level.

The host-parasite relationships depend on ethological factors too, which affect the search for the host of for the prey : the « searching capacity » of predators and the « trophic capacity » of the environment have an effect on the spatial distribution of individuals. The valuation scale has to be adjusted to the demands resulting from the wide diversity of animal behaviour.