



HAL
open science

**DESCRIPTION NON PARAMÉTRIQUE DE LA
DISPERSION SPATIALE DES INDIVIDUS D'UNE
ESPÈCE DANS UNE ENCEINTE AU LABORATOIRE**
L'exemple de la ponte d'une lignée " émancipée "
Acanthoscelides obtectus Say (Coleoptera: Bruchidae)

Marc Jarry

► **To cite this version:**

Marc Jarry. DESCRIPTION NON PARAMÉTRIQUE DE LA DISPERSION SPATIALE DES INDIVIDUS D'UNE ESPÈCE DANS UNE ENCEINTE AU LABORATOIRE L'exemple de la ponte d'une lignée " émancipée " Acanthoscelides obtectus Say (Coleoptera: Bruchidae). Vie et Milieu / Life & Environment, 1981, 31, pp.323 - 328. hal-03010425

HAL Id: hal-03010425

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03010425v1>

Submitted on 17 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DESCRIPTION NON PARAMÉTRIQUE DE LA DISPERSION SPATIALE DES INDIVIDUS D'UNE ESPÈCE DANS UNE ENCEINTE AU LABORATOIRE

L'exemple de la ponte d'une lignée « émancipée »
d'*Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera : Bruchidae)

Marc JARRY

Institut de Biocénétique expérimentale
des Agrosystèmes
L.A. CNRS 340.

Université de Pau et des Pays de l'Adour
Avenue Philippon. 64000 PAU

ACANTHOSCELIDES OBTECTUS
COMPORTEMENT DE PONTE
DISPERSION SPATIALE
AGREGATION

RÉSUMÉ. – L'utilisation de statistiques non paramétriques pour décrire la dispersion de la ponte des femelles d'une souche émancipée d'*Acanthoscelides obtectus* dans un espace limité, met en évidence trois niveaux de structures : agrégats d'œufs, gradient de densité du centre vers la périphérie de l'enceinte, présence de plaques d'échelle variable. Ces résultats sont discutés en fonction des connaissances sur la biologie d'*A. obtectus*, mais c'est surtout l'aspect méthodologique qui est développé, montrant que la méthode utilisée pourrait s'appliquer à de nombreuses situations expérimentales rencontrées au laboratoire.

ACANTHOSCELIDES OBTECTUS
EGG-LAYING BEHAVIOUR
SPATIAL PATTERN
EGG-AGGREGATION

ABSTRACT. – Non parametric statistics were used to describe the egg-distribution of females of an « emancipated » stain of *Acanthoscelides obtectus* in a limited space. Three structural levels were detected : egg-aggregation, a density gradient from the center to the periphery of the experimental chamber, presence of zones of different sizes grouping egg-aggregats. Results are discussed in terms of the biology of *A. obtectus*. The methodological aspects are particularly developed emphasizing that the techniques used here could be used in many laboratory experimental situations.

INTRODUCTION

Les méthodes statistiques d'analyse de la dispersion spatiale des êtres vivants dans leur habitat ont fait l'objet de nombreuses études essentiellement liées à des problèmes d'estimation de population et de description de leur structure.

Une revue très claire de ces questions, réunies sous le terme d'« écologie statistique », a été publiée par Chessel (1978). Nous restreindrons donc notre propos au cas de l'analyse exhaustive et répétée d'une enceinte au laboratoire. Quelques exemples illustrent bien ce type de situation.

Labeyrie (1960) examine la ponte de femelles du genre *Diadromus* parmi 5 chrysalides d'*Acrolepiopsis assectella*. Umeya et Kato (1970) étudient la distribution des œufs puis des larves d'*Acanthoscelides obtectus* dans 64 graines de *Phaseolus vulgaris* régulièrement réparties. Pouzat (1978) analyse la distribution de la ponte d'*A. obtectus* dans une enceinte parmi 6 graines de *P. vulgaris* disposées en cercle.

On peut également citer les travaux de Neymann *et al.*, (1956) ainsi que ceux de Pages (1967) sur la distribution des adultes de *Tribolium* dans un espace limité.

Toutes ces situations, bien que très différentes, peuvent s'analyser comme la dispersion de p objets dans n

casés définies biologiquement (cocon, graine...) ou non. Dans ce dernier cas il est nécessaire de découper arbitrairement l'enceinte en n casés.

L'exemple choisi est la dispersion de la ponte des femelles d'une souche « émancipée » d'*A. obtectus*, sélectionnée par Labeyrie (1961) qui sont capables de pondre en l'absence de graines de la plante-hôte larvaire *P. vulgaris*. Cette situation est discutable. Néanmoins, par son absence même de stimulations (graines) qui provoquent habituellement la concentration des pontes, ce dispositif expérimental peut permettre de préciser si la nature agrégative de la ponte s'observe toujours malgré l'absence de graines.

C'est surtout l'approche statistique qui mérite d'être exposée. En effet, si elle n'est pas, dans son ensemble, applicable, aux différentes situations citées en introduction, nous pensons qu'elle s'inspire d'une démarche qui peut, dans son principe, être adaptée à de nombreuses situations.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1 - Principe de l'analyse

Il s'agit de décrire la ponte d'*A. obtectus* dans une enceinte circulaire. L'analyse, fondée sur les idées développées par Greig-Smith (1964) à propos de la méthode des grilles de placettes contiguës, propose de rechercher les échelles privilégiées où apparaissent des structures de dispersion (agrégats, plaques, gradients...).

Cela suppose un nombre relativement élevé de casés unités choisies de façon à permettre par la suite le maximum de regroupements de taille variable. La forme de l'enceinte, ici circulaire, orientera un découpage en secteurs et couronnes.

2 - Protocole expérimental et saisie des données

Deux jours après leur émergence, des couples vierges sont isolés pendant 7 jours dans des boîtes de Pétri de 20 cm de diamètre maintenues à 27°C constant environ (obscurité, 75% H.R.).

Dès la fin de l'expérience un cliché de la ponte est réalisé par photo-contact. 119 répétitions de cette expérience ont été effectuées.

Un calque, divisé en 32 secteurs et 16 couronnes définissant 512 casés de surfaces égales, permet le dénombrement par casé de la ponte. Les données sont transcrites sur un tableau de 16 lignes (couronnes) et 32 colonnes (secteurs). La figure 1 illustre sur un exemple la méthode employée.

3 - Statistiques utilisées

L'effectif d'une case ij est appelé p_{ij} . Pour le traitement en présence absence on note $q_{ij} = 1$ si la case ij est occupée et $q_{ij} = 0$ si elle ne l'est pas.

Sous l'hypothèse d'une distribution au hasard des œufs dans les n casés la statistique de dispersion

$$D = \sum_{ij} p_{ij}^2$$

a pour espérance et variance :

$$\begin{cases} E(D) = \frac{p}{n} (n + p - 1) \\ V(D) = \frac{2p(p-1)(n-1)}{n^2} \end{cases} \quad (\text{Cox et Lewis, 1969})$$

On peut alors définir sur N expériences l'indice

$$I_D = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{D - E(D)}{\sqrt{V(D)}}$$

normale réduite quand N croît (théorème central limite).

Définissons encore la variable Z_0 (nombre de casés vides), avec

$$\begin{cases} E(Z_0) = n \left(1 - \frac{1}{n}\right)^p \\ V(Z_0) = n(n-1) \left(1 - \frac{2}{n}\right)^p + E(Z_0) - (E(Z_0))^2 \end{cases} \quad (\text{Riordan, 1958})$$

et l'indice

$$I_{Z_0} = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{Z_0 - E(Z_0)}{\sqrt{V(Z_0)}}$$

Nous pouvons regrouper les n casés de l'enceinte en b blocs de k casés. La figure 1 présente 3 regroupements R_1 , R_2 , et R_3 . Nous définissons alors les variables suivantes :

Z_0^i , nombre de blocs vides dans le groupement R_i ,
 q_j^1 , q_j^2 et q_j^3 , nombres de casés occupés dans les j^{em} blocs des regroupements R_1 , R_2 , et R_3 , où $k = 32, 128$ et 128 .

Les statistiques de dispersion correspondantes sont :

$$U_1 = \sum_{j=1}^{16} (q_j^1)^2, \quad U_2 = \sum_{j=1}^4 (q_j^2)^2 \quad \text{et} \quad U_3 = \sum_{j=1}^4 (q_j^3)^2.$$

Les espérances et variances de ces variables sont dans l'hypothèse des $n!/q!(n-q)!$ répartitions possibles des q présences dans les n casés :

$$\begin{cases} E(Z_0^1) = \frac{n[n-q]_k}{k[n]_k} \\ V(Z_0^1) = \frac{n[n-q]_k}{k[n]_k} \left(\frac{(n-k)[n-q-k]_k}{k[n-k]_k} + 1 - \frac{n[n-q]_k}{k[n]_k} \right) \end{cases}$$

avec la notation $[x]_u = x(x-1)(x-2)...(x-u+1)$ (Chesnel, 1974)

$$\begin{cases} E(U_\alpha) = q \left(\frac{(k-1)(q-1)}{n-1} + 1 \right) & \text{(Chessel et Croze, 1978)} \\ V(U_\alpha) = \frac{2q(q-1)(k-1)(n-k)(n-q)(n-q-1)}{(n-1)^2(n-2)(n-3)} \end{cases}$$

Nous utilisons les indices

$$I_{Z_0^1} = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{Z_0^1 - E(Z_0^1)}{\sqrt{V(Z_0^1)}} \text{ et}$$

$$I_{U_\alpha} = \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{i=1}^N \frac{U_\alpha - E(U_\alpha)}{\sqrt{V(U_\alpha)}}$$

A partir du regroupement en 32 secteurs de 16 cases, nous utilisons l'indice U de façon différente. Pour

chaque expérience nous définissons une suite de regroupements en 32,16,8,4 et 2 secteurs comprenant respectivement 16,32,64, 128 et 256 cases. L'indice note le nombre de secteurs unitaires dans le regroupement et vaut donc 1,2,4,8 et 16. La variable

$$U'_\alpha = \sum_{j=1}^k (q_j^\alpha)^2$$

est définie pour chaque regroupement. On notera la variable centrée réduite

$$I_{U'_\alpha} = \frac{U'_\alpha - E(U'_\alpha)}{\sqrt{V(U'_\alpha)}}$$

Chaque expérience est donc caractérisée par une série d'indices $I_{U'_1} \dots I_{U'_{16}}$ dont la plus grande valeur, sous

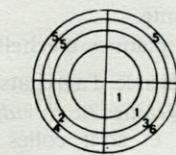
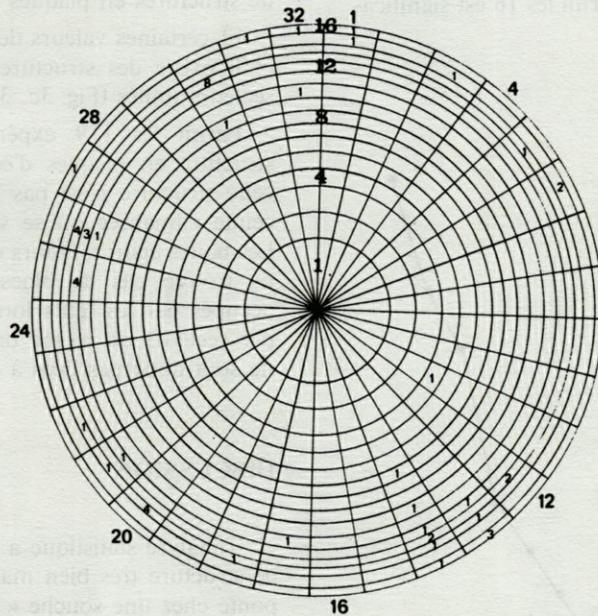
Nombre d'oeufs $p = 55$
 Nombre de cases occupées $q = 32$
 Distribution observée
 $0^1, 1^1, 2^3, 3^2, 4^3, 8^1$
 $D = 165$

Dénombrement selon les secteurs

i	p_i	q_i
1	2	2
2	0	0
3	1	1
4	0	0
5	1	1
6	2	1
7	0	0
8	0	0
9	0	0
10	0	0
11	1	1
12	2	1
13	5	3
14	7	6
15	0	0
16	0	0
17	1	1
18	1	1
19	0	0
20	4	1
21	2	2
22	1	1
23	0	0
24	0	0
25	4	1
26	8	3
27	1	1
28	0	0
29	0	0
30	9	2
31	1	1
32	2	2

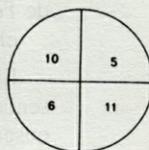
Dénombrement selon les couronnes

j	p_j	q_j
1	0	0
2	0	0
3	0	0
4	1	1
5	0	0
6	0	0
7	1	1
8	0	0
9	1	1
10	2	2
11	2	2
12	10	5
13	16	4
14	10	7
15	4	3
16	8	6



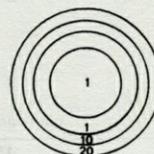
$Z_0^1 = 7$ $U_1 = 142$

R_1



$U_2 = 282$

R_2



$U_3 = 502$

R_3

Regroupements

Fig. 1. - Découpage de l'enceinte et saisie des données.
 Division of the experimental chamber and data organization.

l'hypothèse d'équiprobabilité des répartitions possibles des présences dans les cases, est supérieure à 3 avec une probabilité de 0.05 (Chessel et Croze, 1978).

RÉSULTATS

L'indice classique de dispersion $I_D = 361.4$ montre une très forte déviation du modèle poissonnien vers un modèle agrégatif. De nombreux auteurs ont montré que cette déviation pouvait être due à une agrégativité vraie (c'est-à-dire au niveau de l'objet étudié), ou fautive (due alors à une densité d'implantation différente dans l'espace considéré) (Feller, 1943).

Dans notre cas cette déviation est due en grande partie à une agrégativité vraie au niveau du nombre d'œufs par case. Le nombre de cases vides est par ailleurs très élevé ($I_{Z_0} = 157.3$).

Cependant l'étude en présence absence et le regroupement en blocs de tailles diverses permettent de déceler une implantation irrégulière dans l'enceinte. Au niveau du regroupement R_1 on obtient $I_{U_1} = 49.8$ et $I_{Z'_0} = 26.8$. Ainsi le nombre de blocs vides parmi les 16 est significativement élevé.

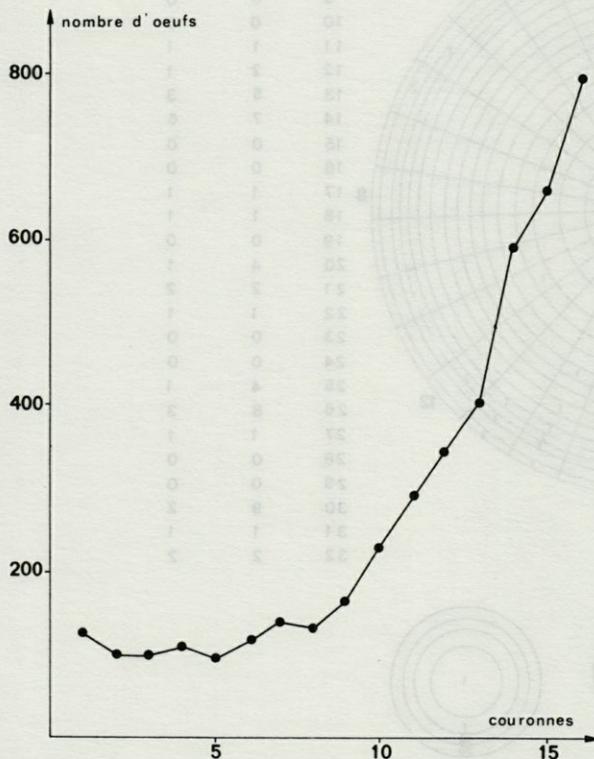


Fig. 2. — Effectif cumulé des œufs selon les couronnes numérotées de 1 à 16 du centre vers la périphérie de l'enceinte.

Cumulated number of eggs for rings numbered 1 to 16 from the centre to the periphery of the experimental chamber.

Ce résultat se retrouve au niveau des couronnes ($I_{U_3} = 57.7$). Il existe en effet un net gradient de densité du centre vers la périphérie de l'enceinte, bien visible si l'on additionne les effectifs de ponte par couronnes (Fig. 2).

Ces deux niveaux de structure (agrégats et gradient de densité) sont nettement discernables à la simple lecture des données, la force des indices venant confirmer cette observation.

Par contre, on peut se demander si les variations d'implantation s'observent uniquement au niveau des couronnes et s'il n'existe pas de « structures en plaques » au niveau des secteurs. L'indice $I_{U_2} = 23.5$ montre qu'une telle structure existe.

C'est à ce niveau que l'outil statistique prend toute sa valeur. Nous utilisons l'indice I_{U_a} α valant 1, 2, 4, 8 et 16 pour chaque expérience. Rappelons qu'en utilisant cet indice de façon sériée, les valeurs de l'indice se comparent à 3 au seuil 0.05. La figure 3 illustre l'utilisation de cet indice qui permet de classer les expériences en 2 groupes :

a) les valeurs de l'indice pour les différents groupements sont inférieures à 3.0 et l'on conclut à l'absence de structures en plaques (Fig. 3a et 3b),

b) certaines valeurs de l'indice sont supérieures à 3.0 et il existe des structures en plaques de dimension α secteurs unités (Fig. 3c, 3d, 3e, 3f).

Parmi les 119 expériences, 40% présentent une structure en plaques d'échelle variable. Précisons que cette structure n'est pas liée à une anisotropie de l'enceinte climatisée où se sont déroulées les expériences. Les boîtes étant toujours orientées de la même façon, on ne trouve pas de blocs de secteurs particulièrement occupés par les œufs lorsque les effectifs sont cumulés par secteurs de même orientation (Fig. 4). Les plaques ne sont donc pas liées à l'orientation des secteurs.

DISCUSSION

L'analyse statistique a mis en évidence trois niveaux de structure très bien marqués dans la dispersion de la ponte chez une souche « émancipée » d'*A. obtectus* :

- des agrégats,
- un gradient de densité du centre vers la périphérie de l'enceinte
- des plaques d'échelle variable.

La présence d'agrégats s'observe donc même en l'absence de graines de *P. vulgaris*. Plusieurs œufs sont émis ensemble et sont collés les uns aux autres par une substance provenant des cellules sécrétrices de la paroi de l'oviducte latéral (Huignard, 1974). Ce phénomène semble lié à la présence de spermatozoïdes dans le tractus génital des femelles (Jarry et Huignard, 1975).

Le gradient de densité paraît lié au comportement locomoteur des Insectes qui explorent systématiquement les bords de l'enceinte.

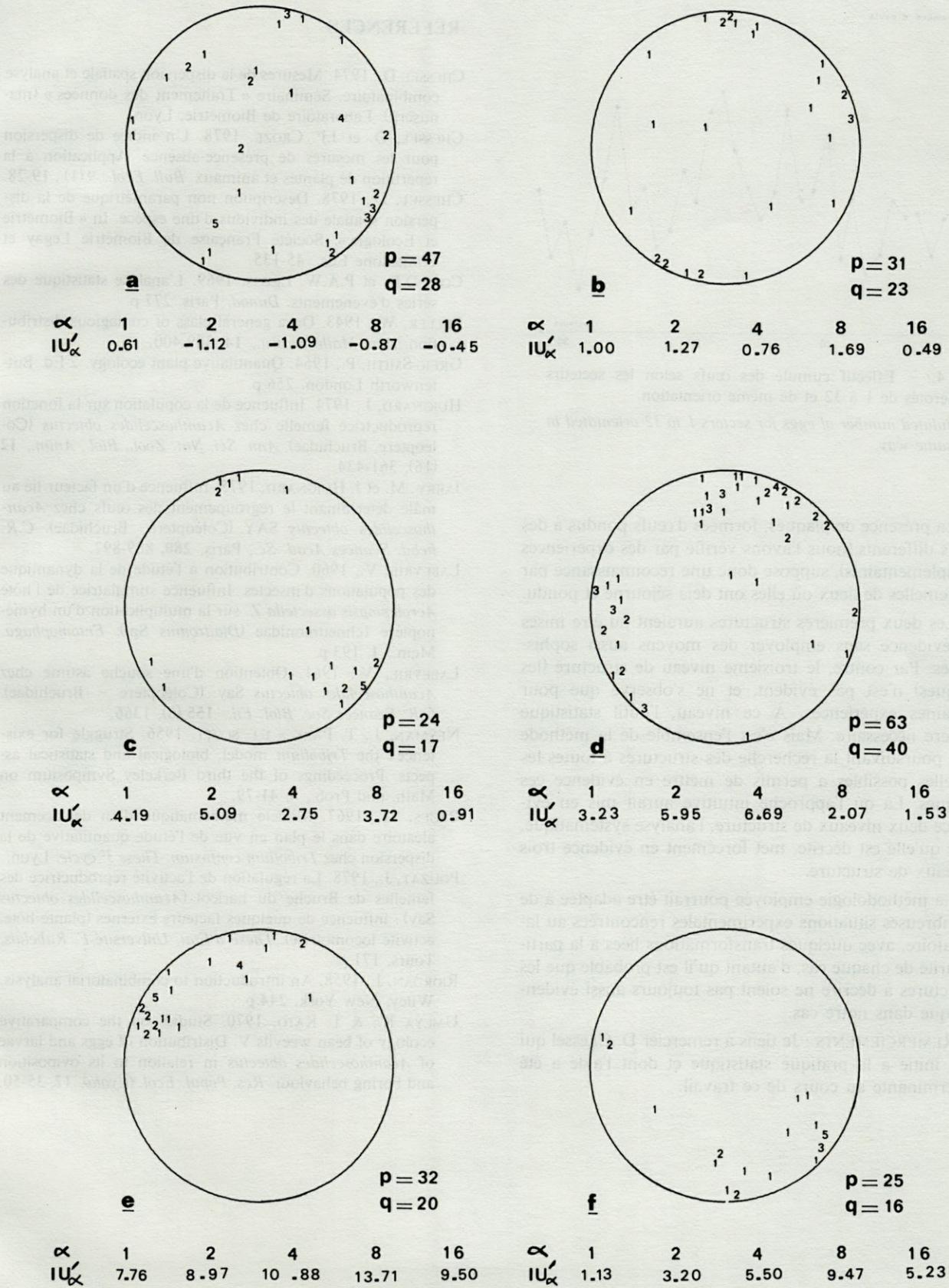


Fig. 3. - Quelques exemples de l'utilisation de l'indice U'_α pour détecter la présence ou l'absence de structures en plaques.
A few examples of the use of U'_α index to detect the presence or absence of zones of different sizes grouping aggregates.

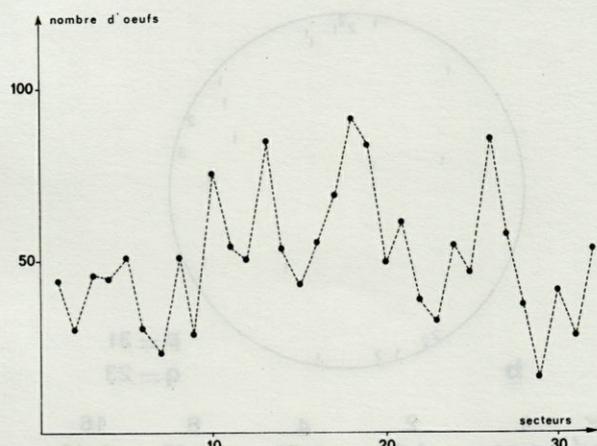


Fig. 4. — Effectif cumulé des œufs selon les secteurs numérotés de 1 à 32 et de même orientation.

Cumulated number of eggs for sectors 1 to 32 orientated in the same way.

La présence de plaques, formées d'œufs pondus à des jours différents (nous l'avons vérifié par des expériences complémentaires), suppose donc une reconnaissance par les femelles de lieux où elles ont déjà séjourné et pondu.

Les deux premières structures auraient pu être mises en évidence sans employer des moyens aussi sophistiqués. Par contre, le troisième niveau de structure (les plaques) n'est pas évident, et ne s'observe que pour certaines expériences. A ce niveau, l'outil statistique s'avère nécessaire. Mais c'est l'ensemble de la méthode qui, poursuivant la recherche des structures à toutes les échelles possibles a permis de mettre en évidence ces plaques. Là où l'approche intuitive aurait mis en évidence deux niveaux de structure, l'analyse systématique, telle qu'elle est décrite, met forcément en évidence trois niveaux de structure.

La méthodologie employée pourrait être adaptée à de nombreuses situations expérimentales rencontrées au laboratoire, avec quelques transformations liées à la particularité de chaque cas, d'autant qu'il est probable que les structures à décrire ne soient pas toujours aussi évidentes que dans notre cas.

REMERCIEMENTS : Je tiens à remercier D. Chessel qui m'a initié à la pratique statistique et dont l'aide a été déterminante au cours de ce travail.

RÉFÉRENCES

- CHELSEL D., 1974. Mesures de la dispersion spatiale et analyse combinatoire. Séminaire « Traitement des données » (manuscrit). Laboratoire de Biométrie, Lyon.
- CHELSEL, D. et J.P. CROZE, 1978. Un indice de dispersion pour les mesures de présence-absence. Application à la répartition de plantes et animaux. *Bull. Ecol.*, **9**(1), 19-28.
- CHELSEL, D., 1978. Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. In « Biométrie et Écologie ». Société Française de Biométrie Legay et Tomassone Eds., 45-135.
- COX, D.R. et P.A.W. LEWIS, 1969. L'analyse statistique des séries d'événements. *Dunod*, Paris, 277 p.
- FELLER, W., 1943. On a general class of contagious distribution. *Ann. Math. Statist.*, **14**, 389-400.
- GREIG-SMITH, P., 1964. Quantitative plant ecology. 2 Ed. *Buttenworth London*. 256 p.
- HUIGNARD, J., 1974. Influence de la copulation sur la fonction reproductrice femelle chez *Acanthoscelides obtectus* (Coléoptère, Bruchidae). *Ann. Sci. Nat. Zool., Biol., Anim.*, **12**(16), 361-434.
- JARRY, M. et J. HUIGNARD, 1975. Influence d'un facteur lié au mâle déterminant le regroupement des œufs chez *Acanthoscelides obtectus* SAY (Coleoptera : Bruchidae). *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sc.*, Paris, **280**, 889-892.
- LABEYRIE, V., 1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes. Influence stimulative de l'hôte *Acrolepiopsis assectella* Z. sur la multiplication d'un hyménoptère Ichneumonidae (*Diadromus* Sp.). *Entomophaga*, **1**, 193 p.
- LABEYRIE, V., 1961. Obtention d'une souche astime chez *Acanthoscelides obtectus* Say. (Coléoptère - Bruchidae). *C.R. Séances Soc. Biol. Fil.*, **155**(6), 1366.
- NEYMAN, J., T. PARK & E.L. SCOTT, 1956. Struggle for existence : the *Tribolium* model, biological and statistical aspects. *Proceedings of the third Berkeley Symposium on Math. and Prob.*, **4**, 41-79.
- PAGES, M., 1967. Modèle mathématique d'un déplacement aléatoire dans le plan en vue de l'étude quantitative de la dispersion chez *Tribolium confusum*. *Thèse 3^e cycle*, Lyon.
- POUZAT, J., 1978. La régulation de l'activité reproductrice des femelles de Bruche du haricot (*Acanthoscelides obtectus* Say) : influence de quelques facteurs externes (plante hôte, activité locomotrice). *Thèse d'État, Université F. Rabelais, Tours*, 171 p.
- RIORDAN, J., 1958. An introduction to combinatorial analysis. *Wiley*, New York, 244 p.
- UMEYA K., & T. KATO, 1970. Studies on the comparative ecology of bean weevils V. Distribution of eggs and larvae of *Acanthoscelides obtectus* in relation to its oviposition and boring behaviour. *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)*, **12**, 35-50.