

**MASTER
ÉCOLOGIE-BIODIVERSITÉ
SPECIALITÉ ÉCOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT DURABLE
PARCOURS EPSÉD
ÉLEVAGE DES PAYS DU SUD, ENVIRONNEMENT, DÉVELOPPEMENT**

RAPPORT DE STAGE DE PREMIÈRE ANNÉE

Description de la Typologie spatio-temporelle des *Culicoides* en France métropolitaine

Présenté par

Florent RENAULT

Réalisé sous la direction de : Renaud Lancelot (UMR CMAEE)
Organisme et pays : CIRAD Montpellier (France)
Période du stage : Avril-Juin 2012
Date de soutenance : 28 juin 2012

Année universitaire 2011-2012

Master
écologi  Biodiversité

Sommaire

Introduction.....	1
Matériel et Méthodes	3
Résultats.....	5
Discussion.....	14
Bibliographie.....	18
Annexes	20

Nota Bene : les pages de résultats 6 et 10 sont considérées en verso des pages 5 et 9

Résumé

144 sites d'études sur l'ensemble du territoire français métropolitain ont été échantillonnés au cours de l'année 2010 dans le cadre d'un réseau de surveillance des moucheron *Culicoides*, vecteurs de plusieurs maladies émergentes en France. La typologie spatiale et temporelle des *Culicoides* est décrite sur la base de plus d'un million d'individus et de 65 espèces identifiées. La méthodologie comprend des analyses multitableaux, des classifications, des krigeages et des comparaisons d'abondances et d'occurrences des principales espèces. Cette première description à l'échelle du territoire métropolitain met en évidence une structure spatiale forte des espèces selon des critères climatiques, particulièrement sur les littoraux. Sept communautés principales et leurs caractéristiques sont identifiées. Les niveaux d'abondances et la fréquence des espèces sont discutés d'un point de vue spatial et temporel pour l'année d'étude.

Mots-clés : *Culicoides*, analyse triadique partielle, AFC de Foucart, écologie vectorielle, maladies émergentes, fièvre catarrhale ovine.

Introduction

Décrit en Afrique du Sud depuis plus de 100 ans (Henning. 1956), l'arbovirus de la fièvre catarrhale ovine (FCO) a connu une expansion récente de sa distribution et de ses vecteurs potentiels en Europe. Détectée pour la première fois en Corse en 2000 (Annon 2000j cité dans Mellor *et al.* 2008), l'émergence de cette maladie d'origine tropicale en France continentale est avérée depuis l'épidémie de 2006. La FCO, maladie à transmission vectorielle, se traduit par des symptômes très diversifiés, particulièrement critiques sur les ovins. La crise sanitaire européenne a causé de très importantes pertes économiques, notamment une baisse des échanges commerciaux d'animaux dus à des précautions sanitaires. Finalement, son potentiel de diffusion et l'extension de sa distribution à conduit au classement de la FCO par l'Organisation mondiale de la santé animale en liste « maladie à notifier ». (OIE, 2006).

Le virus est transmis par des moucheron hématophages du genre *Culicoides* (*Diptera*, *Ceratopogonidae*, Du Toit, 1944) dont seulement quelques dizaines d'espèces sont des vecteurs potentiels (Meiswinkel *et al.* 2004). Cette progression en Europe est très probablement attribuable à un changement de vecteurs vers les *Culicoides* du groupe *obsoletus/scoticus* (Meiswinkel *et al.* 2008, Mellor *et Wittmann*, 2002). D'autres espèces pourraient être impliquées, *C.dewulfi* (Carpenter *et al.* 2006) ou encore *C.chiopterus* et le groupe *C.pulicaris* (Meiswinkel *et al.* 2008). Ces espèces potentiellement vectrices étaient présentes en Europe bien avant les épizooties de FCO, ce qui suggère que des changements environnementaux ont permis à ces espèces d'être de nouveaux vecteurs (Purse *et al.* 2008). Cette situation est peut-être liée aux changements climatiques (Mellor *et Wittmann*, 2002 ; Guis, 2011). Il y a un manque flagrant de données notamment du fait de

l'impossibilité actuelle de son élevage en laboratoire. De façon générale les connaissances actuelles citées sont bien souvent des extrapolations d'informations fragmentaires ou issues d'autres groupes d'insectes à la biologie probablement proche (*Culex* par exemple). La caractérisation des dynamiques conditionnant la distribution des espèces potentiellement vectrices est donc un sujet d'étude d'importance, notamment afin de déterminer les potentiels de diffusion des maladies émergentes liées aux *Culicoides*.

Suivi vectoriel : En 2000, après la description de la FCO en Corse, un premier réseau de pièges est implanté pour suivre la progression du vecteur sur l'île (*C.imicola* est le vecteur principal confirmé, Mellor *et al.* 2008), bientôt suivi par une extension sur le pourtour méditerranéen et dans le Pays Basque, les principaux fronts d'entrée des vecteurs du Sud en France continentale. En 2006, l'épizootie démarre au nord de la France (depuis Maastricht OIE, 2006) et se propage rapidement vers le sud, une nouvelle série de pièges est installée sur la frontière Nord-Nord Est. Finalement en 2009, l'ensemble du territoire national est couvert par un ou deux pièges par département.

La mise en place définitive du protocole depuis 2009 a permis de collecter plusieurs millions de *Culicoides* de plus de 70 espèces sur trois années, ce qui représente une base de données inestimable pour la compréhension des dynamiques des communautés d'espèces en France. La description et l'analyse des dynamiques spatio-temporelles des vecteurs sont indispensables à la mise en place de moyens de contrôle efficaces et d'analyse de leur efficacité. Actuellement, peu d'information sur l'écologie et la distribution des espèces en France est disponible.

L'objectif est donc de déterminer sur la base des données récoltées en 2010 la typologie spatio-temporelle des communautés d'espèces de *Culicoides* de la France continentale. Nous rechercherons à décrire des patrons de distribution spatiale en France métropolitaine et la stabilité de ces structures au cours de l'année.

Matériel et Méthodes

Données disponibles : Depuis 2009, 171 sites d'études sont dispersés sur l'ensemble des départements français métropolitains et la Corse (un à deux pièges par départements) à proximité d'exploitations ovines, bovines, équines ou mixtes (pièges à l'extérieur ou l'intérieur des étables). Des pièges attractifs lumineux de type OVI sont installés une nuit par semaine de novembre à avril et une nuit par mois pendant la période principale d'activité des *Culicoïdes* (mai à octobre). Les pièges sont récoltés au petit matin, triés puis identifiés à l'espèce (les espèces *C.obsoletus* et *C.scoticus* sont rassemblées dans un complexe d'espèce du fait de leur proximité morphologique et de l'absence de méthode PCR efficace). Le jeu de données utilisé est composé sur l'année 2010 des abondances de 65 espèces de Culicoïdes pour 1.309.845 individus femelles identifiés. Les données d'abondances analysées sont les maxima pour chaque mois d'échantillonnage. L'utilisation des maxima est justifiée par le nombre important d'abondances nulles et de données manquantes, limitant l'utilisation de moyennes. Les données des mois de janvier, février, mars et décembre ne sont pas utilisées, du fait de l'activité très faible enregistrée et du nombre important d'abondances nulles (20.700 individus pour les quatre mois cumulés, soit 0,016% de l'abondance annuelle 2010). Du fait d'événements inhérents à l'échantillonnage de terrain (absence de relevé, perturbations du piège, etc.), plusieurs dates sont manquantes pour certains pièges. Les pièges avec un échantillonnage répété sur sept

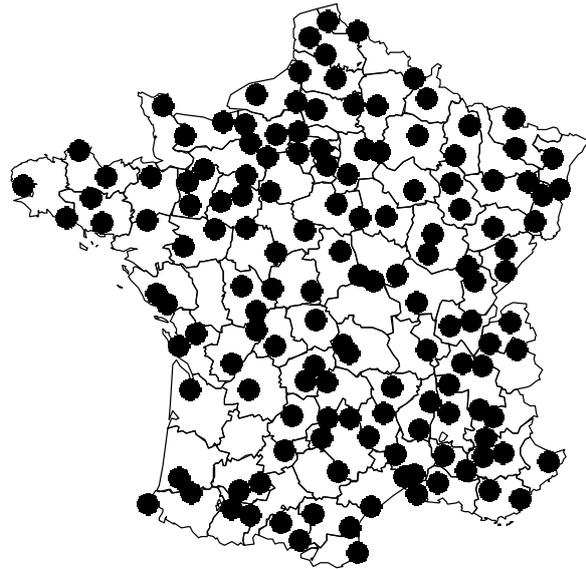
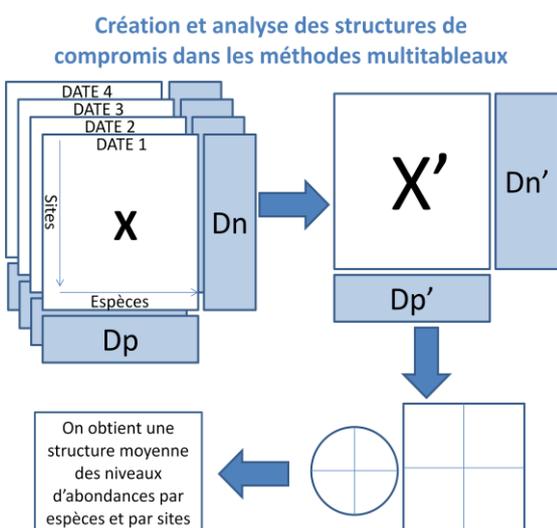


Figure 1: Projection des sites d'échantillonnage utilisés (n=144). Excepté le Lot-et-Garonne un à deux sites par départements métropolitains sont échantillonnés



mois minimum (sur 8 mois d'échantillonnage) sont conservés (144 pièges sur 171). Lorsqu'un mois est manquant, les données sont imputées par la moyenne du mois précédent et du suivant sur le même piège (25 lignes imputées sur 1152).

Figure 2: description générale de la méthode des analyses multi-tableaux (ATP et AFC de Foucart) basées sur la recherche d'une structure moyenne de compromis et sa projection.

Après l'obtention de la structure moyenne, il est possible de projeter les lignes et les colonnes des analyses séparées de chacun des tableaux pour observer la stabilité de la structure moyenne annuelle dans le temps

Analyse triadique partielle (ATP) et Analyse factorielle de Foucart (AFC de Foucart) : La structuration de la base de données et la recherche d'une description de la typologie spatiale et temporelle sont particulièrement adaptées aux analyses multi-tableaux (ou cubiques). L'ATP (Thioulouse et Chessel, 1987 ; Blanc *et al.*, 1998) et l'AFC de Foucart (1978, 1983) sont utilisées sur huit tableaux de mois (avril à novembre). Les données utilisées pour la formation des tableaux sont les maxima d'abondances de femelles par mois et par piège. Seules les espèces présentes sur au moins 11 sites (10% de l'échantillonnage) et d'une abondance supérieure à 0.05% de l'abondance totale annuelle sont conservées pour la formation des k-tableaux (soit 17 espèces représentant 94,5% de l'abondance totale annuelle). L'ATP et l'AFC de Foucart permettent d'obtenir une structure moyenne de compromis dans le temps (tableau moyen sur l'année, figure 1). Une analyse d'inertie standard sur le compromis et une analyse de sa stabilité (projection des analyses séparées de chacun des tableaux sur l'espace de compromis) sont ensuite effectuées. L'ATP, selon le principe d'Escouffier (1982), crée une matrice de corrélation vectorielle entre les tableaux qui permet d'obtenir les pondérations qui seront attribuées à chacun d'eux pour construire le compromis. L'AFC de Foucart effectue une moyenne des tableaux puisque les dimensions entre les tableaux sont, de par la caractéristique de la distance du Chi2, différentes. Le double centrage et réduction des données par la distance du Chi2 impose en effet une pondération très différente entre les tableaux. Les principales espèces identifiées dans les projections des compromis (Cosinus carrés les plus importants) sont sélectionnées pour l'analyse détaillée des communautés d'espèces.

Classifications hiérarchiques : La classification des pièges sur la structure d'abondance est effectuée sur les données d'abondances maxima des femelles des 17 espèces principales sélectionnées sur les 144 pièges sur 8 mois. Cette classification est effectuée par la méthode de Ward (1963) sur la distance de Bray-Curtis (1957). Soit y_i l'abondance d'une espèce k dans le site i et y_j l'abondance de celle-ci dans le site j :

$$d(i, j) = \frac{\sum_{k=0}^{n-1} |y_{i,k} - y_{j,k}|}{\sum_{k=0}^{n-1} (y_{i,k} + y_{j,k})}$$

La seconde classification est effectuée par méthode de Ward sur l'indice de Sokal et Michener (1958) de présence-absence des 17 espèces principales sur l'année. Soit pour une paire de site donné a est le nombre de double présence d'espèces, b le nombre de simple présence dans le premier site, c le nombre de simple présence dans le second et d le nombre de double absence :

$$i_{sokal} = (a + c) / (a + b + c + d)$$

La troisième classification sur la présence d'espèces rares est effectuée par méthode de Ward sur les 48 espèces rares (moins de 0,05% de l'abondance annuelle totale et/ou présence sur moins de 11 sites). L'indice utilisé est celui proposé par Sokal et Michener. Les arbres de classifications sont

découpés pour obtenir un nombre maximal de groupes avec une chute de poids importante après le découpage et une distance la plus homogène possible entre les groupes formés.

Modélisation des densités : des modélisations spatiales des densités sur les maxima annuels par pièges sont effectuées. La méthode utilisée est un krigeage ordinaire :

$$Z_v^* = \sum_{i=1}^n \lambda_i Z_i$$

avec estimation des paramètres du modèle aléatoire gaussien par maximum de vraisemblance :

$$Y(x) = \mu(x) + S(x) + e$$

avec x la localisation spatiale (coordonnée euclidienne), μ la tendance moyenne du modèle, S la fonction de corrélation spatiale, e la variance locale (erreur sur le point d'observation). La fonction de corrélation spatiale utilisée par le modèle est de type sphérique. La distance maximale de corrélation spatiale est estimée selon le meilleur critère d'Akaike (1974) du modèle pour 100 valeurs différentes, comprises entre la distance minimale et maximale des sites.

Comparaison des communautés : Pour les espèces principales, les maxima d'abondances sont comparés entre les groupes par des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis (1952) et des tests posthoc par paires de Wilcoxon (1945) avec un ajustement de la valeur p par la méthode de Bonferroni (Dunnett, 1955). L'utilisation de méthodes non paramétriques est justifiée par l'absence de normalité dans les échantillons testés. Pour les occurrences d'espèces, des tests de proportions ont été effectués sur le nombre de sites où les espèces sont présentes par groupes. Pour les tests posthoc de proportion, la valeur p est ajustée par méthode de Bonferroni.

Réunion des classifications : Les classifications basées sur l'abondance des espèces principales, sur leur fréquence et sur la richesse en espèces rares sont réunies pour former une classification composite pour chaque site. Les groupes formés par plus de cinq sites sont conservés et projetés sur la cartographie.

Résultats

Analyse triadique partielle : La matrice de covariance vectorielle entre les huit tableaux fournit les axes de l'interstructure présentée à la figure 3. L'axe 1 représente la moitié de l'inertie (49 %). Les différents tableaux ont des coordonnées très proches sur l'axe 1. Les mois de mai, et juin sont très peu corrélés aux mois de septembre, octobre et novembre. La participation des tableaux à l'interstructure (pondération de la figure 4) est de même ordre de grandeur pour tous (entre 0,30 et 0,40), les mois de septembre, juillet et août sont ceux qui participent le plus à la formation de la structure de compromis.

Interstructure

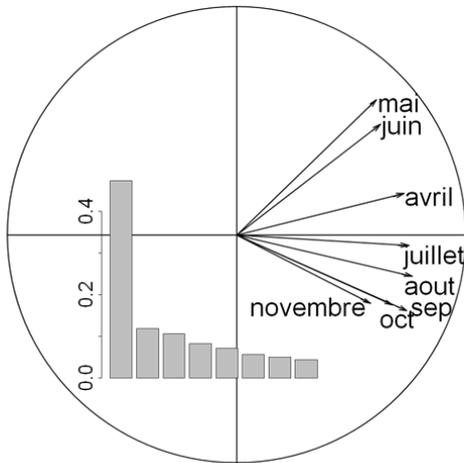


Figure 3 : Projection des vecteurs tableaux sur l'interstructure de l'analyse triadique partielle avec l'histogramme des valeurs propres issues de la matrice de covariance vectorielle des tableaux. Axe 1 : 49% de l'inertie

Valeurs typologiques des tableaux

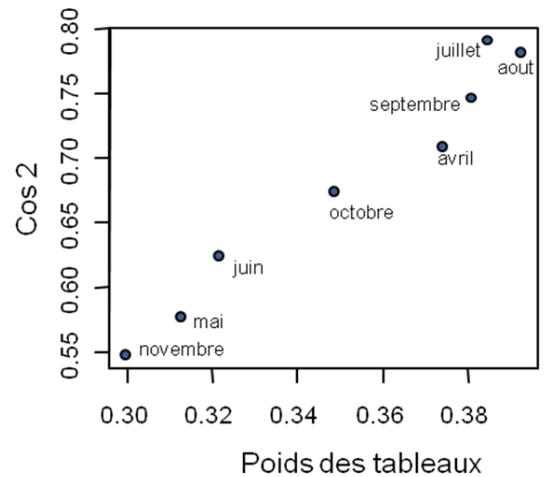


Figure 4 : indices typologiques des tableaux. Le poids correspond à la pondération attribué dans le calcul du compromis à chaque tableau. Cos2 : Le cosinus carré entre le tableau et le compromis

Compromis

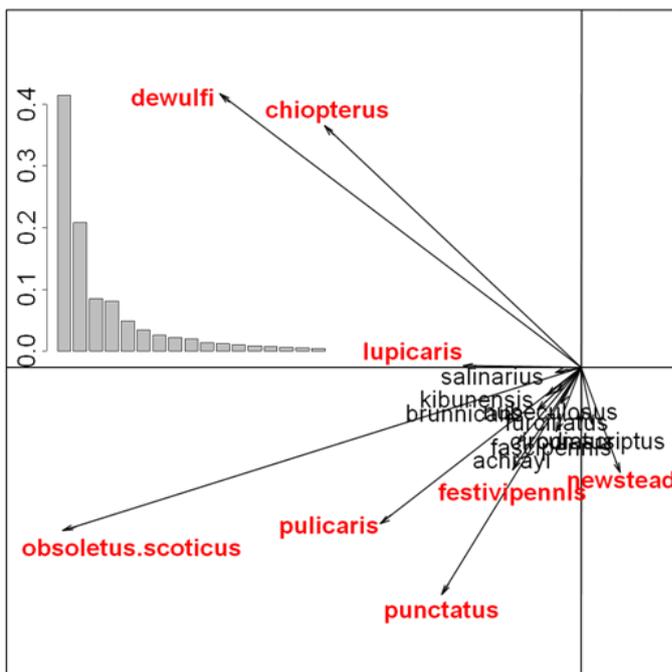


Figure 5: Projection sur le compromis des espèces. Histogramme des valeurs propres. Axe 1 : 42% et Axe 2 : 21% de l'inertie. Les espèces indiquées en rouge sont celles qui participent le plus à la projection, elles seront conservées pour les analyses plus fine de la communauté.

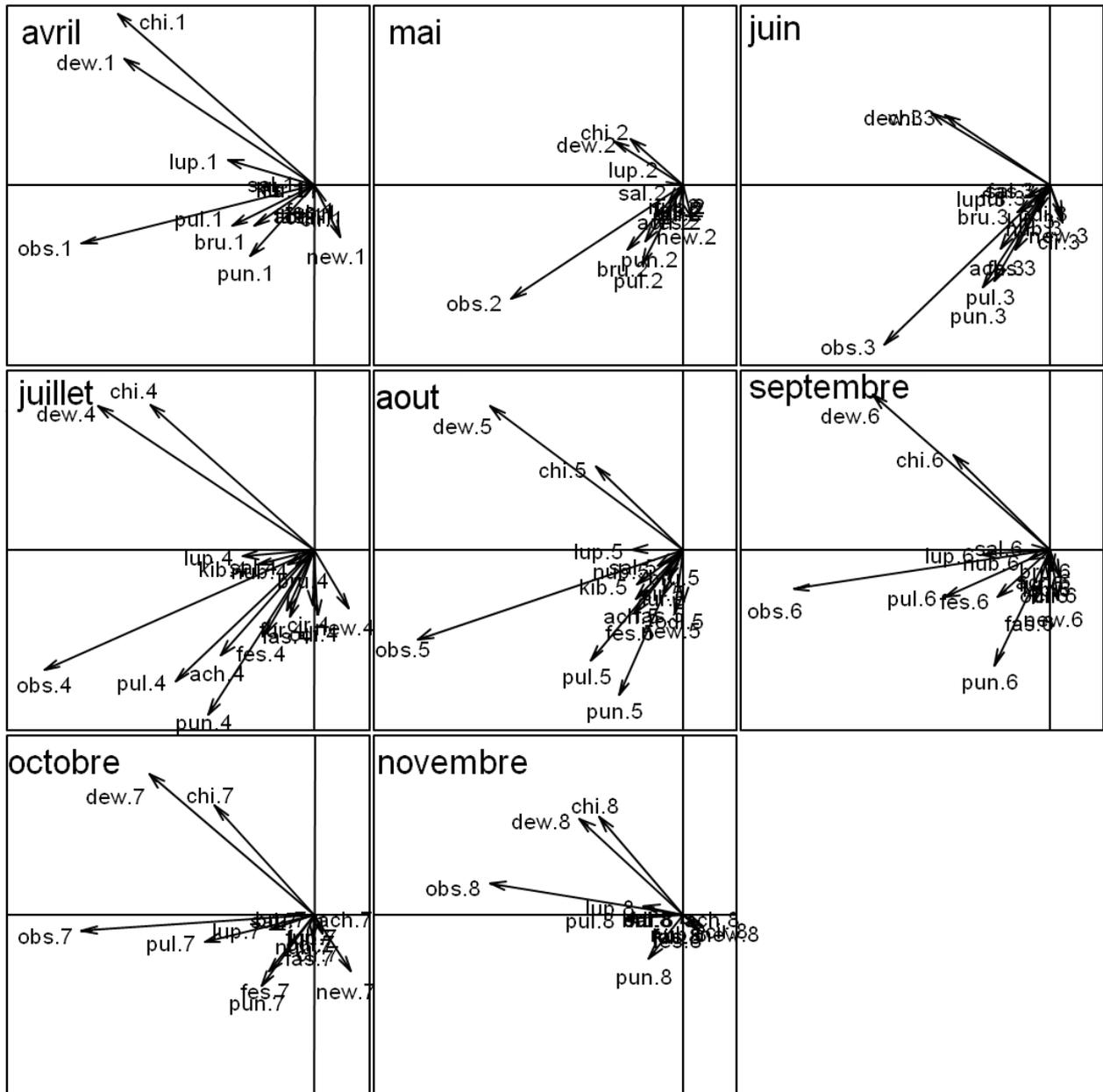


Figure 6: Evolution temporelle autour de la structure moyenne du compromis. Il s'agit de la projection des espèces de chacun des tableaux séparés sur la structure de compromis. Les dimensions sont identiques

La projection des colonnes (espèces) de chacun des k-tableaux sur la structure moyenne (figure 6) permet d'obtenir une image de la variation temporelle autour de cette structure de compromis. De manière générale, peu de variations sont visibles entre les projections. Les espèces *C. obsoletus/scoticus* (obs), *C. dewulfi* (dew), *C. chiopterus* (chi), *C. pulicaris* (pul) et *C. punctatus* (pun) dominent les projections sur l'ensemble des mois. On observe une variation graduelle de *C. obsoletus/scoticus* autour de l'axe 1 au cours de l'année. Au mois de mai, cette espèce domine la projection. La structure se rétablit au mois de juillet. Les espèces *C. dewulfi* et *C. chiopterus* ont des projections très proches sur l'ensemble de l'année.

Analyse factorielle de Foucart : la méthodologie est proche de celle de l'ATP avec la construction d'une structure moyenne de compromis, à la différence notable que les pondérations sont homogénéisées entre les tableaux d'AFC initiaux. Bien que l'histogramme des valeurs propres (figure 7) indique une projection de dimension trois, les deux premiers axes (réunissant 41 % des valeurs propres) sont les seuls à être analysés dans le souci de dégager la structure principale. La

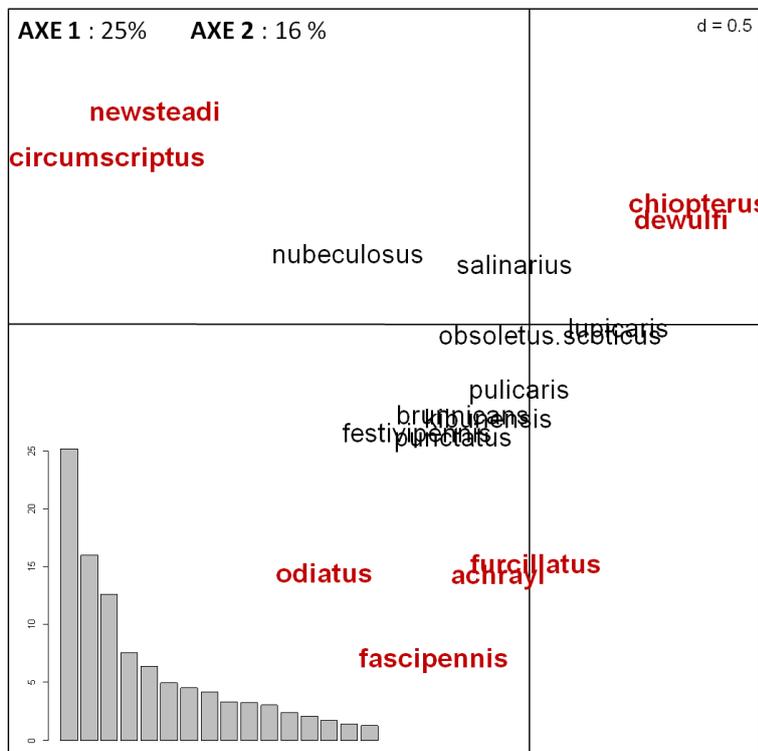


Figure 7: Projection des colonnes (espèces) de la structure moyenne de l'AFC de Foucart sur les deux principaux axes. L'histogramme des valeurs propres est exprimé en pourcentage. Les données sont les maxima d'abondances pour chacun des mois pour les 144 sites et les 17 espèces principales. Les espèces dominantes dans la projection sont indiquées en rouge, elles serviront ultérieurement à une analyse plus fine de la communauté

quasi identiques tout au long de l'année.

Krigeage : Les densités des espèces principales dans la projection du compromis de l'ATP sont krigeées sur le territoire national dans les figures 9 à 16. La densité de *C.obsoleteus/scoticus* est importante sur l'ensemble du territoire, particulièrement au nord-est, hormis la méditerranée. Les espèces *C.chiopterus* et *C.dewulfi* présentent des patrons semblables, avec d'importantes densités sur la façade nord-atlantique et une densité très faible sur la façade méditerranéenne. *C.newsteadi* à une structure de densité inverse, avec une densité importante dans le sud-sud/est et une faible densité sur la façade nord-atlantique. *C.festivipennis* est abondant dans le centre ouest de la France et peu abondant dans l'extrême nord et le golfe du Lion. La densité principale de *C.lupicaris* est

projection des espèces sur l'espace de compromis montre une domination des couples d'espèces *C.newsteadi/circumscriptus* et *C.chiopterus/dewulfi* sur l'axe 1 et des espèces *C.odiatus*, *C.achrayi*, *C.furcillatus* et *C.fascipennis* sur l'axe 2. La projection des tableaux initiaux sur la structure de compromis (figure 8) nous permet d'obtenir la variation temporelle autour de la structure moyenne, comme précédemment avec l'ATP. On observe de fortes variations temporelles, avec des changements importants dans les projections des espèces. Cependant le couple d'espèces *C.chiopterus/dewulfi* (chi et dew) est représenté à des positions

localisée dans le nord-est et l'extrême sud-est. Les densités des espèces *C.punctatus* et *C.pulicaris* ont une structure spatiale plus variable, avec de fortes variations de densités à l'échelle régionale.

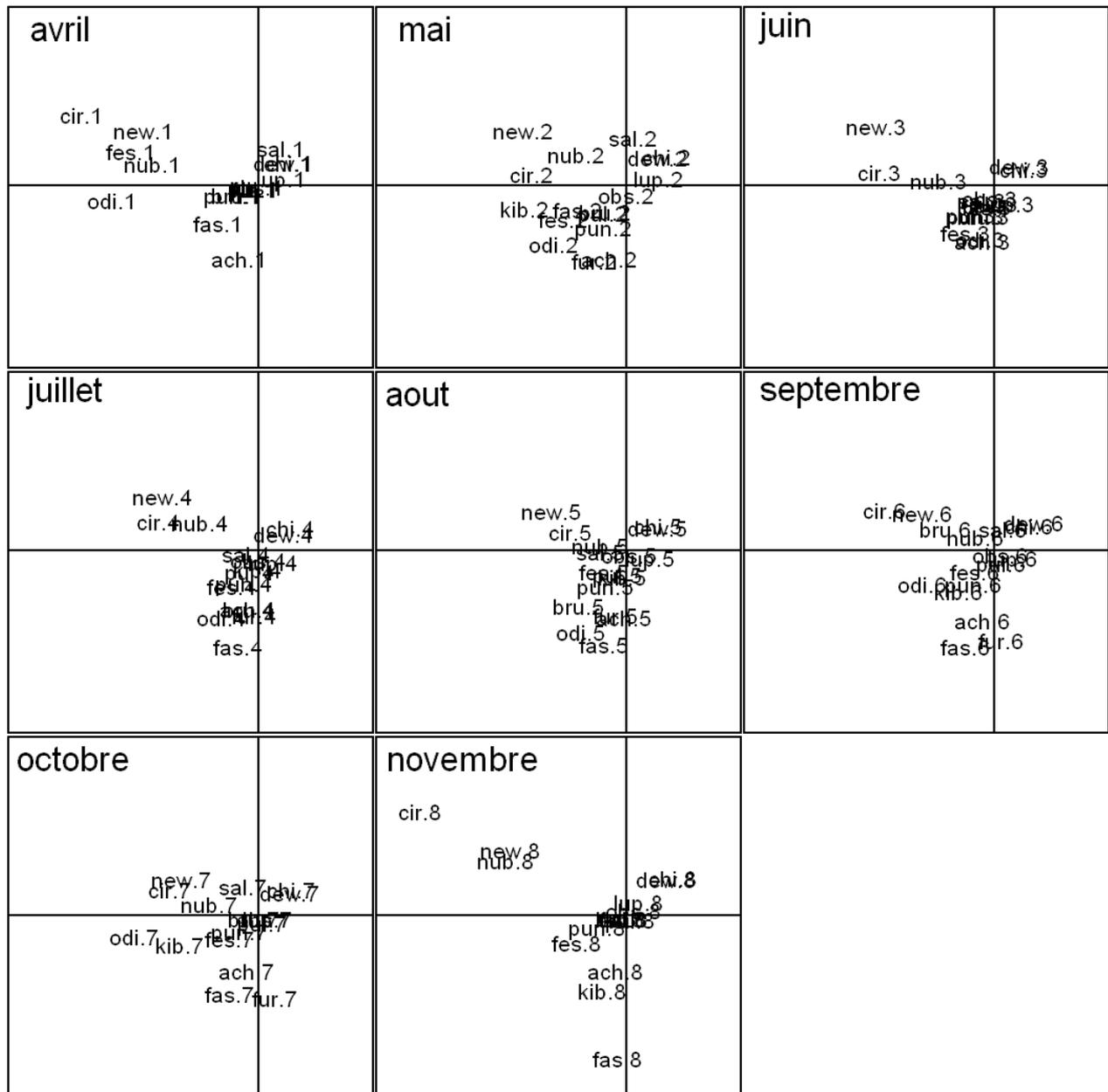


Figure 8: Évolution temporelle autour de la structure moyenne du compromis de l'AFC de Foucart. Il s'agit de la projection des espèces de chacun des tableaux séparés sur la structure de compromis. Les dimensions sont identiques

Distribution des espèces principales dans la France continentale.

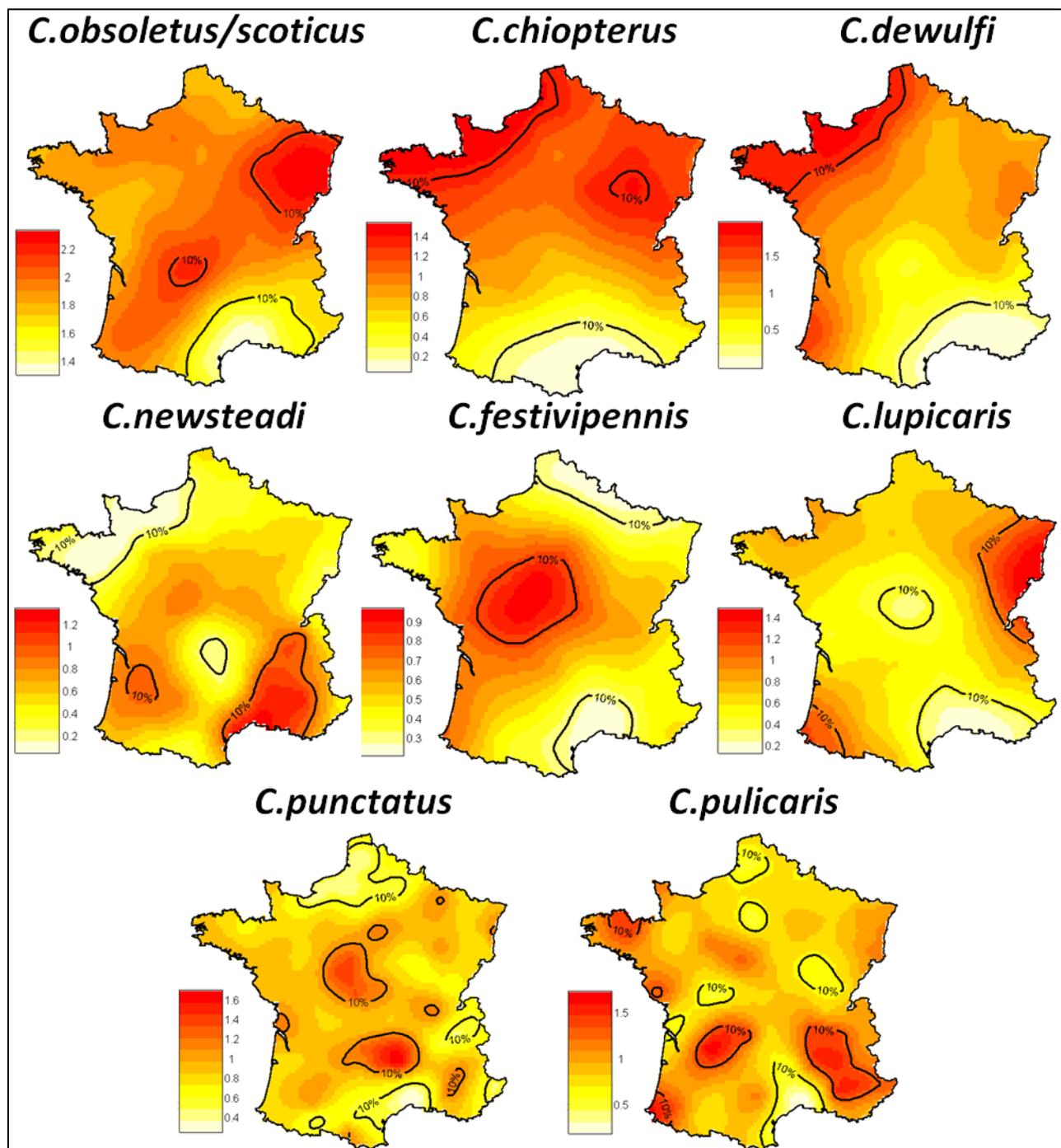


Figure 9 à 16 : Densité des huit espèces principales (espèces dominantes dans la projection du compromis de l'ATP) sur le territoire français continental. Les densités sont exprimées en logarithme base 10. Les limites des zones avec 10% de la densité maximale et minimale sur le territoire sont indiquées par les lignes noires. Les données de densité sont calculées par un modèle de krigeage ordinaire avec estimation des paramètres par maximum de vraisemblance.

Classifications par les 17 espèces principales

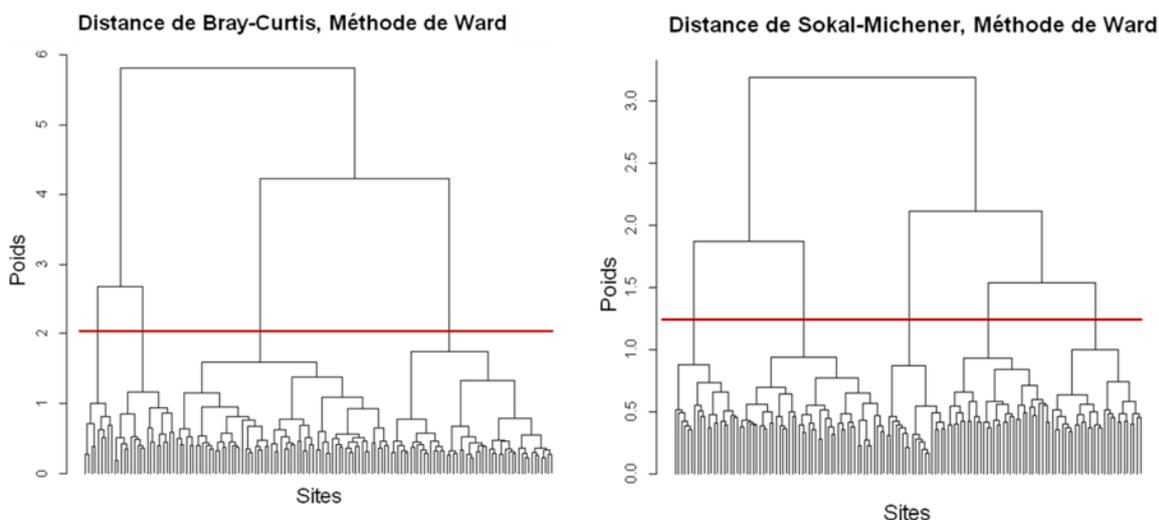


Figure 17 et 18 : Classifications hiérarchique des 144 sites selon la méthode de Ward avec la distance de Bray-Curtis sur les maxima d'abondances par mois (figure de gauche) et avec la distance de Sokal-Michener sur les données d'absence-présence annuelles des espèces principales (figure de droite). La ligne rouge indique le nombre de groupes proposés.

Classifications espèces rares

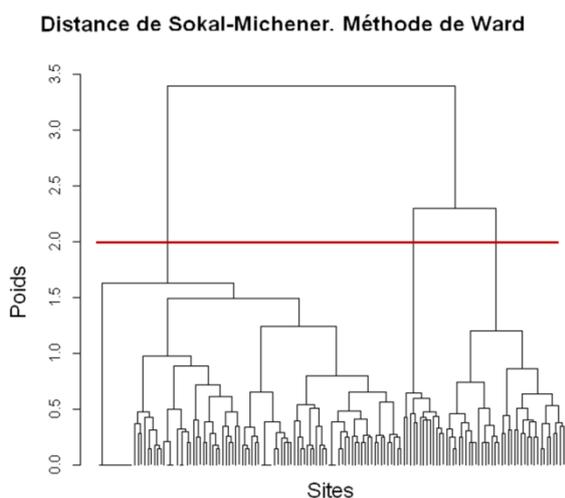


Figure 19 : classification hiérarchique des 144 sites par la méthode de Ward avec la distance de Sokal-Michener sur les données d'absence-présence des 48 espèces rares. La ligne rouge indique le découpage proposé pour le nombre de groupes.

Classifications des sites :

les classifications hiérarchiques selon la méthode de Ward (figure 17 à 19) permettent de former respectivement quatre, cinq et trois groupes. Les poids sont relativement homogènes entre les groupes formés par les séparations proposées (lignes rouges dans les figures). La classification des sites selon l'absence-présence des espèces rares forme des groupes moins proches en termes de chute de poids avec un groupe de pièges très isolé (partie gauche de la figure 19) formé tardivement dans la classification.

Cartographie des classifications :

la projection des classifications sur la carte de France (figures 20 à 23) montre une structuration spatiale des groupes. La zone méditerranéenne (groupe 4 figures 20 et 21) est délimitée de manière identique dans les deux classifications. La façade nord-atlantique et l'ouest de la France appartiennent à un seul groupe dans les deux classifications. Le centre, le sud-ouest et le nord-est sont formés par des groupes moins homogènes (par exemple, le groupe 5 de la seconde classification partage le nord-est avec le groupe 3). La classification par

l'occurrence d'espèces rares (figure 22) forme un groupe très homogène dans le sud-est (groupe 2) tandis que les deux autres groupes sont plus dispersés. Le groupe 1 forme un arc autour des frontières, excepté l'ouest et le centre, dominés par des sites du groupe 3.

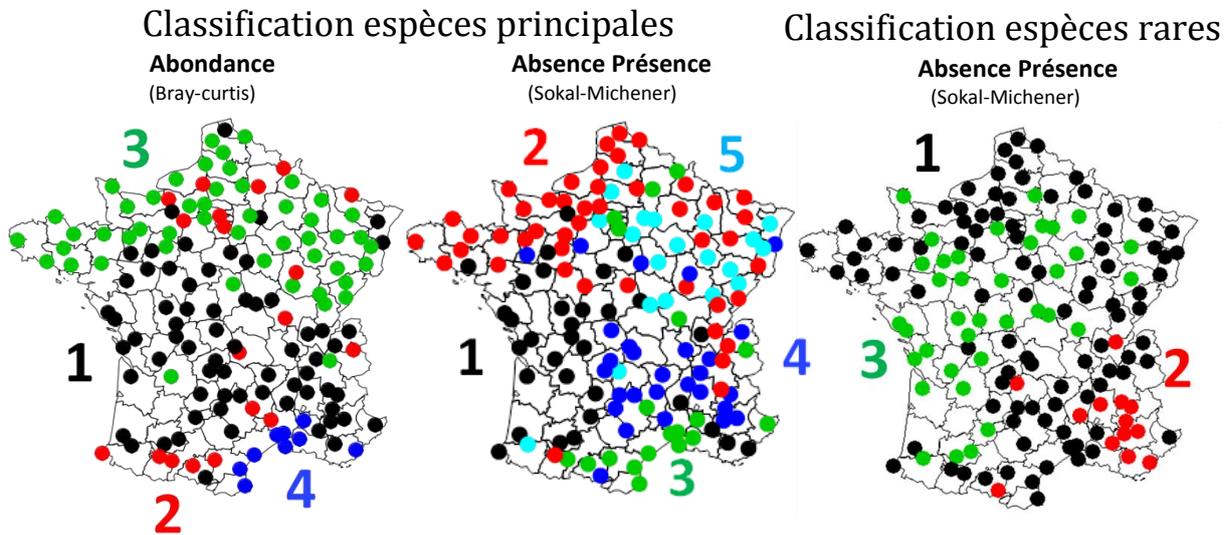
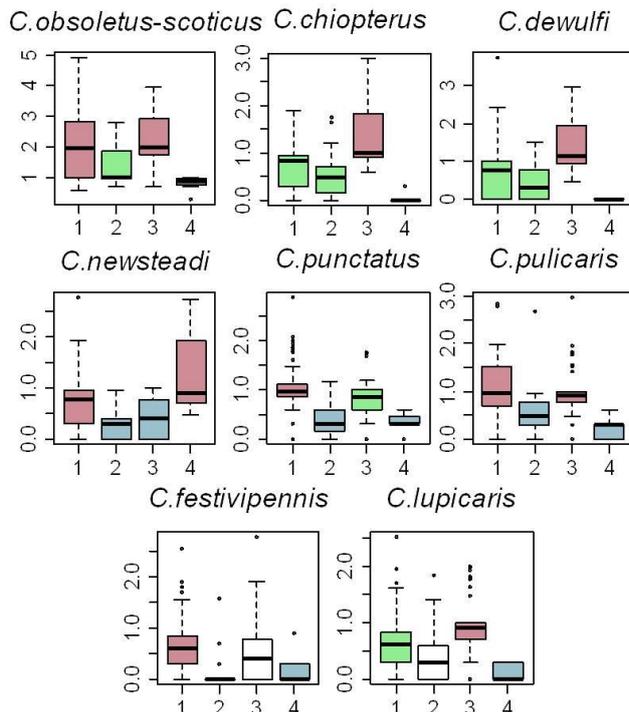
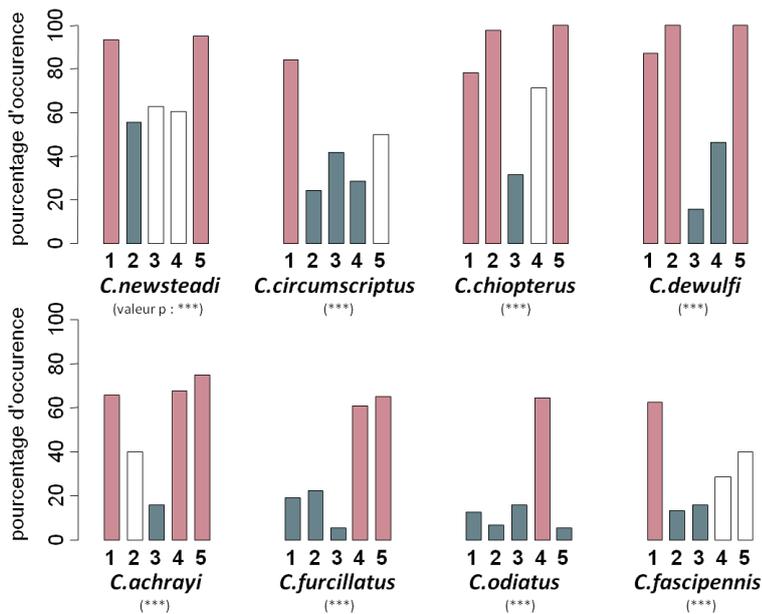


Figure 20 à 22 : projection sur la carte de France des groupes de sites formés par les trois classifications proposés dans les figures 17 à 19. Les chiffres sont simplement indicatifs.



Figures 23 à 30 : Graphiques en boîte (25^e, 50, 75^{ème} percentiles, données extrêmes et médianes) des maxima annuels d'abondance des 8 principales espèces (celles sélectionnées dans le compromis de l'ATP, figure 5). Les 4 groupes de pièges sont issus de la première classification (figure 17 et 20). Les données sont exprimées en logarithme base 10. Les couleurs correspondent aux différences significatives dans le test posthoc de Wilcoxon, la couleur blanche indique une attribution à deux groupes différents. Le test de Kruskal-Wallis sort une valeur p toujours inférieure à 0,001.

Abondances, occurrences et richesses spécifiques : les groupes issus de la classification des sites par l'indice de Bray-Curtis (figures 23 à 30) ont d'importantes différences pour les abondances des huit principales espèces. Le groupe 1 présente des abondances importantes ou moyennes pour



Figures 31 à 38 : Histogrammes des occurrences des espèces dans les groupes issus de la classification par Sokal et Michener. Les huit espèces sont celles identifiées dans la projection du compromis de l’AFC de Foucart (figure 7). Les fréquences sont exprimées en pourcentage de pièges avec présence de l’espèce par groupes. Les couleurs indiquent les différences significatives identifiées par un test posthoc de proportion avec ajustement de la valeur p (valeur p des tests de proportion toujours inférieure à 0,001). La couleur blanche indique une attribution à deux groupes différents.

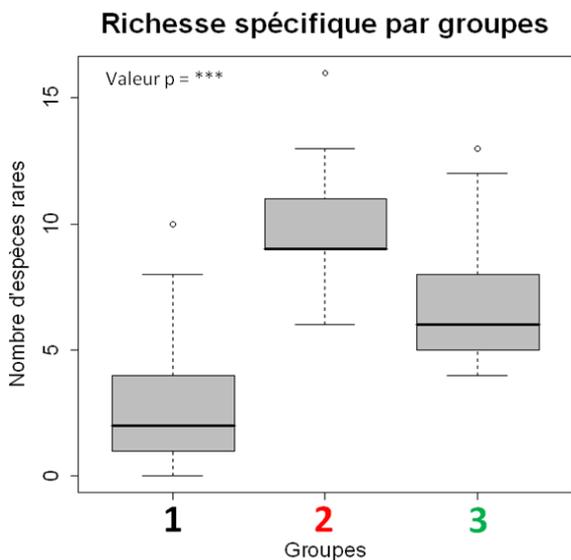


Figure 39 : graphique en boîte (25, 50 et 75^{ème} percentile, avec médiane et valeurs extrêmes) du nombre d’espèces rares dans les groupes issus de la classification par Sokal et Michener (figure 19). Les trois groupes ont des différences significatives fortes (valeur p inférieure à 0,001)

l’ensemble des espèces. Le groupe 4 a des abondances très faibles pour ces espèces, excepté *C.newsteadii*. De façon générale, on peut attribuer à chacun des groupes des niveaux d’abondances spécifiques pour chacune de ces espèces, avec des différences significatives fortes (valeur p toujours inférieure à 0,001). De même, l’occurrence des espèces identifiées dans l’AFC de Foucart (Figures 31 à 38) ont de fortes variations entre les groupes. Le groupe 3 présente des occurrences très faibles pour l’ensemble des espèces, tandis que le groupe 1, hormis *C.furcillatus* et *C.odiatus*, a des occurrences très fortes pour l’ensemble des espèces, tout particulièrement pour *C.circumscriptus* et *C.fascipennis*. Le nombre d’espèces rares dans les groupes issus de la classification de Sokal-Michener (sur présence-absence des 48 espèces rares) montre des différences significatives entre ceux-ci (figure 39). La richesse spécifique du groupe 2 est la plus importante (supérieure à huit espèces en moyenne) celle du groupe 1 est faible (moins de trois espèces rares par sites en moyenne).

Réunion des trois classifications

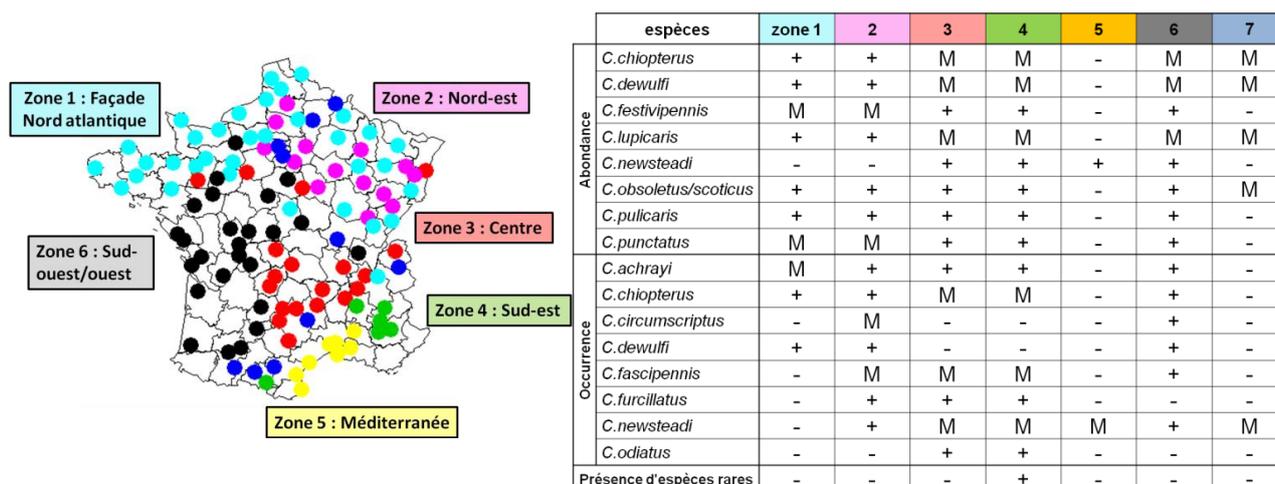


Figure 40: Projection sur la cartographie des groupes issus de la réunion des 3 classifications (figures 17, 18 et 19), les groupes projetés sont ceux formés par plus de cinq sites (116 pièges classifiés sur 144, soit 80% des sites).

Tableau 1 : récapitulatif de l'analyse des communautés (abondances et occurrences des espèces principales, occurrence des espèces rares) pour chacune des zones représentées par plus de 5 pièges. Les + et - indiquent respectivement une abondance ou une occurrence importante ou faible. La lettre M indique une abondance ou une occurrence moyenne.

Réunion des classifications : la projection de la classification composite permet de mettre en évidence une structure spatiale relativement homogène des groupes (figure 40). Cinq zones se définissent avec des contours relativement homogènes. La zone 7 (points bleu foncé) est dispersée, avec aucune structure apparente. Le tableau récapitulatif (tableau 1) permet de mettre en évidence des différences importantes entre les groupes, soit au niveau de la structure d'abondance des espèces importantes, soit au niveau de leurs occurrences. Les zones 3 et 4 quant à elles, ne se différencient que par la richesse en espèces rares.

Discussion

Structure temporelle : Les analyses multi-tableaux permettent d'observer la qualité de la structure de compromis et sa stabilité dans le temps (par la projection de chacun des tableaux de dates séparément sur la structure de compromis). Au niveau de la structure d'abondance (ATP, basée sur l'ACP), une structure stable dans le temps apparaît (49% de l'inertie de l'interstructure est expliquée par l'axe 1, figure 3). La communauté d'espèce est largement dominée tout au long de l'année par les variations de l'abondance des espèces *C.obsoletus/scoticus*, *C.chiopterus* et *C.dewulfi*

(figure 6). Ces trois espèces ont les abondances totales annuelles les plus importantes, le complexe *C.obsoletus/scoticus* représentant à lui seul 61% de l'abondance totale. C'est un complexe d'espèce ubiquiste, sa dominance est avérée sur le territoire français et il est le principal vecteur soupçonné de la FCO (Meiswinkel et al 2008, Mellor et Wittmann, 2002). Cette structure majeure est présente tout au long de l'année. Cependant les structures d'abondance des mois de mai et juin sont peu corrélées aux autres mois (interstructure figure 3, valeur typologiques figure 4, projection figure 6). Ces mois correspondent à la période de début d'activité, avec un premier pic d'abondance d'espèces plus précoces comme *C.brunicans*, *C.pulicaris* et *C.punctatus* qui prennent de l'importance dans les projections sur l'axe 2 de l'ATP pour ces mois-ci. Le mois de novembre est lui aussi très différent tant au point de vue de sa pondération dans l'interstructure que sa projection sur le compromis. Ce mois présente une chute des abondances très forte et correspond à la période de fin d'activité (46.932 individus en novembre contre 139.174 en octobre). L'arrivée de température plus faibles limite ou inhibe l'activité des *Culicoides* et la structure observée le reste de l'année disparaît. La structure de compromis permet d'isoler 8 espèces principales qui totalisent la majorité de l'inertie. *C.dewulfi* et *C.chiopterus* apparaissent comme des espèces aux dynamiques d'abondance très proches au cours de l'année, cette relation sera confirmée par la suite.

L'analyse de correspondance de Foucart dégage quant à elle une structure faible pour les fréquences relatives des espèces. La projection du compromis permet de dégager des espèces d'importance, mais les deux principaux axes ne représentent qu'une faible part de l'inertie totale (41%, pas de chute des valeurs propres au troisième axe, figure 7). Cette absence de structure fixe dans le temps est confirmée par la projection des mois séparés sur le compromis, avec des changements importants dans les projections des espèces (figure 8). *C.chiopterus* et *C.dewulfi* sont toujours positionnées côte à côte dans les projections, ce qui confirme la proximité importante sur l'écologie de ces deux espèces majeures. *C.obsoletus/scoticus* est toujours représenté en plein centre de la projection, confirmant son caractère ubiquiste. En effet une abondance et une présence importante sur l'ensemble des sites et tout au long de l'année, avec peu de variations peuvent expliquer cette projection moyenne. L'instabilité temporelle observée dans les fréquences des espèces est probablement due aux émergences larvaires, qui peuvent intervenir de façon coordonnée et entraîner des captures très importantes de manière ponctuelle (Mathieu *et al.* 2009). L'utilisation dans nos analyses des maxima d'abondances a pu amplifier ce phénomène. Cette instabilité pourrait donc être un artefact d'un échantillonnage temporel réduit (une seule donnée par mois) avec la probabilité d'une émergence d'importance à proximité de la date d'échantillonnage. De façon générale ces structures temporelles nécessitent d'être confirmées par des analyses similaires sur plusieurs années.

Structure spatiale (figures 9 à 16) : Les krigeages nous permettent de dégager pour les principales espèces des structures très fortes au niveau spatial. *C. obsoletus/scoticus*, très abondante dans le nord de la France est en limite de distribution dans le Sud méditerranéen. Ceci est confirmé par le passage comme espèce dominante de *C. obsoletus/scoticus* à *C. imicola* en Espagne et en Corse, ou la première est très peu présente (Mellor *et al.* 2008, Guis, 2007). *C. chiopterus* et *C. dewulfi* ont une distribution spatiale pratiquement identique. Ces deux espèces sont abondantes sur toute la façade nord-atlantique et absente de la zone méditerranéenne. Ceci pourrait indiquer une sensibilité plus importante de ces espèces à la dessiccation, à l'état larvaire ou adulte, l'humidité étant un facteur décrit comme limitant pour beaucoup de Culicoides (Blanton & Wirth 1979, Meiswinkel *et al.* 1994). *C. newsteadi* est au contraire une espèce majoritairement présente au sud-est, dans la vallée du Rhône et dans le sud-ouest. Elle est quasiment absente de la façade nord-atlantique, du Massif Central et du nord nord-est. Cette espèce pourrait être inféodée aux milieux secs et chauds. *C. festivipennis* est localisée dans le grand centre ouest avec des zones de faibles densités dans le golfe du Lion et l'extrême nord-est. Cette distribution ne semble pas explicable par des gradients climatiques. De même, *C. lupicaris*, peu présente dans le pourtour méditerranéen est très abondante dans l'est et le sud-ouest. *C. punctatus* et *C. pulicaris* ont des distributions de leur densité diffuses et très variables. Les distributions de ces quatre espèces ne semblent pas en concordance avec des facteurs climatiques, mais peut-être des conditions locales ou régionales de leur environnement (utilisation du territoire, pluviométrie locale, zones humides, pédologie, etc.). Il serait nécessaire dans le cadre d'une étude sur la distribution des espèces approfondie de confirmer les paramètres environnementaux d'importance.

Les arbres de classification avec les données d'abondances et de présence-absence des espèces abondantes permettent de dégager une structure spatiale forte (figures 17,18 et 20 à 22). Dans les deux classifications, les sites s'organisent spatialement et forme des groupes régionaux relativement homogènes. Cette organisation est probablement due à des variables de type climatiques séparant clairement les zones méditerranéennes, la façade atlantique ou le sud-ouest. Une étude plus approfondie permettrait sûrement de relier cette structure spatiale très nette aux conditions climatiques régionales. Les données d'abondances par espèces et par groupes de pièges permettent en outre de confirmer les données de krigeage. Les espèces principales (*C. obsoletus/scoticus*, *C. chiopterus*, *C. dewulfi*) sont absentes ou en très faible abondance dans le groupe de la zone méditerranéenne (groupe 4 figure 20) tandis que *C. newsteadi* y est beaucoup plus présent qu'ailleurs. *C. chiopterus* et *C. dewulfi* présentent les mêmes différences d'abondances entre les groupes, ce qui confirme la proximité entre ces deux espèces. Conformément aux données de krigeage, *C. punctatus* et *C. pulicaris* sont abondants dans les sites du groupe 1 (centre, ouest et sud-

est). Le groupe 2 est un groupe plus hétéroclite, rassemblant des sites dans les vallées pyrénéennes, dans les hauts cantons du Languedoc et la région parisienne. Ce groupe de piège est probablement formé par des conditions locales plutôt défavorables aux principales espèces, qui présentent toutes des valeurs moyennes ou faibles pour ce groupe. Les occurrences des espèces principales identifiées dans l'AFC de Foucart (figure 31 à 38) confirment les conclusions précédentes pour *C.newsteadii*, *C.chiopterus* et *C.dewulfi*. Les groupes présentent de fortes différences dans les fréquences de cinq autres espèces principales. *C.circumscriptus*, *C.achrayi*, *C.furcillatus*, *C.odiatus* et *C.fascipennis* sont peu fréquents dans la zone méditerranéenne et la façade atlantique (groupe 2 et 3). Ces espèces d'abondance moyenne ne ressortaient pas dans les projections de l'ATP, cependant leurs occurrences semblent indiquer que les milieux sous influence maritime leur sont moins favorables.

Au niveau des espèces rares, trois zones avec des différences significatives en termes de richesse spécifique (figure 39) apparaissent. La zone 2 est celle présentant le nombre d'espèces rares le plus important. Cette zone correspond aussi à celle où les espèces majeures, excepté *C.newsteadii*, sont en très faible densité. L'absence de ces espèces très abondantes (les 17 espèces principales représentent 94,5 % de l'échantillonnage) peut limiter d'éventuels effets compétitifs et favoriser la présence d'espèces moins abondantes.

Finalement, en compilant les données de classification issues de l'abondance et présence-absence des espèces principales et la classification par la présence d'espèces rares une typologie spatiale générale des sites apparaît (figure 40 et tableau 1). Les zones sous influences maritimes se dégagent très clairement en méditerranée (zone 5), sur les côtes bretonnes et normandes (zone 1) et la façade Atlantique ouest (zone 6). Deux groupes plus continentaux (zones 2 et 3) se définissent de manière plus ou moins homogène. Le sud-est avec des sites très riches en espèces rares forme un groupe compact (zone 4). Cette distribution semble corrélée à des facteurs climatiques plutôt qu'à une variation locale de l'environnement. La sensibilité à la dessiccation des *Culicoides* pourrait expliquer les abondances et occurrences très faibles observées pour toutes les espèces dominantes dans les zones méditerranéennes, comparativement à la façade atlantique. La caractérisation de cette typologie est un premier pas pour mieux comprendre les facteurs d'importance dans la structure des communautés. Les structures spatiales observées devraient pouvoir ultérieurement être expliquées par des facteurs climatiques et des gradients de température et/ou d'humidité, deux facteurs très importants pour le développement et la survie des *Culicoides* (Sanders *et al.* 2011, Meiswinkel *et al.* 1994, Meiswinkel 1989)

Bibliographie

- Akaike, H. (1974)** A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19 (6): 716–723
- Anderson GS, Belton P, Belton EM (1993)** A population study of *Culicoides obsoletus* Meigen (Diptera, Ceratopogonidae), in the Fraser Valley of British-Columbia. *Canadian Entomologist* 125: 439-447.
- Blanc L., Chessel D., Dolédec S. (1998).** Étude de la stabilité temporelle des structures spatiales par analyses d'une série de tableaux de relevés faunistiques totalement appariés. *Bull. Fr. Pêche Piscic*, 348.
- Blanton F.S., Wirth W.W. (1979)** The sandflies (*Culicoides*) of Florida (*Diptera: Ceratopogonidae*). *Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas*, 10: 1-204.
- Bray J.R., Curtis J.T. (1957)** An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographies* 27:325-349.
- Carpenter S, Szmaragd C, Barber J, Labuschagne K, Gubbins S, Mellor P (2008)** An assessment of *Culicoides* surveillance techniques in northern Europe: have we underestimated a potential bluetongue virus vector? *Journal of Applied Ecology*, 45: 1237-1245.
- Dunnnett C. W. (1955)** A multiple comparisons procedure for comparing several treatments with a control. *Journal of the American Statistical Association*, 50, 1096-1121.
- Escoufier Y.(1982)** L'analyse des tableaux de contingence simples et multiples. *Metron*, 40 :53-77.
- Foucart T. (1983)** Une nouvelle approche de la méthode STATIS. *Revue de Statistique Appliquée*, 31, 61-75.
- Foucart T. (1978)** Sur les suites de tableaux de contingence indexés par le temps. *Statistique et Analyse des données*, 2, 67-84.
- Guis H (2007)** Géomatique et épidémiologie: Caractérisation des paysages favorables à *Culicoides imicola*, vecteur de la fièvre catarrhale ovine en Corse. Thèse de doctorat es Sciences de la vie et de la santé. Université de Franche-Comté. 392p.
- Kettle DS (1984)** *Ceratopogonidae* (Biting midges).In: *Medical and Veterinary Entomology*, pp.137-158. London:Croom Helm.
- Kruskal W. H., Wallis W. A. (1952).**Use of ranks in one-criterion variance analysis, *Journal of the American Statistical Association* 47 (260): 583–621
- Matthieu B, Balenghien T, Delécolle JC (2009)** Les *Culicoides*, moucheron vecteurs de la FCO. In : Gourreau JM (Ed), *La fièvre catarrhale ovine*, Paris : Groupe France Agricole, p.58-71.

- Meiswinkel R, Nevill EM, Venter GJ (1994)** Vectors: Culicoides spp. In: Coetzer JAW, Thomson GR, Tustin R (eds), Infectious Diseases of Livestock with Special Reference to Southern Africa. Oxford University Press, Cape Town, pp. 68-69.
- Meiswinkel R, Goffredo M, Dijkstra EGM, van der Ven IJK, Baldet T, Elbers A (2008)** Endophily in Culicoides associated with BTV-infected cattle in the province of Limburg, South-Eastern Netherlands, 2006. Preventive Veterinary Medicine, 87: 182-195.
- Mellor PS, Boorman J, Baylis M (2000)** Culicoides Biting Midges: Their Role as Arbovirus Vectors. Annual Review of Entomology, 45: 307-340.
- Newcombe R.G. (1998)** Two-Sided Confidence Intervals for the Single Proportion: Comparison of Seven Methods. *Statistics in Medicine* 17, 857–872.
- Sakamoto, Y., Ishiguro, M., et Kitagawa G (1986)** Akaike Information Criterion Statistics. D. Reidel Publishing Company.
- Sanders C.J., Shortall C.R., Gubbins S., Burgin L., Gloster J., Harrington R., Reynolds D.R., Mellor P.S., Carpenter S. (2011)** Influence of season and meteorological parameters on flight activity of Culicoides biting midges. *Journal of Applied Ecology*, 46: 1355-1364.
- Sokal R.R. et Michener C.D. (1958)** A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships. The University of Kansas Scientific Bulletin 38: 1409-1438.
- Thioulouse J., Chessel D. (1987).** Les analyses multi-tableaux en ecologie factorielle. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta oecologica, oecologia Generalis*, 8 :463{480,
- Ward J H. (1963)** Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of American Statistical Association*. vol 58, pp 236-244.
- Wilcoxon F.(1945)** Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin* 1 (6): 80–83.
- Wittman EJ, Baylis M (2000)** Climate change: Effects on Culicoides-transmitted viruses and implications for the UK. *Veterinary Journal*, 160: 107-117

Annexes

Variogrammes des krigeages :

