

La biodiversité fonctionnelle dans les vergers de manguiers à La Réunion. Effets de facteurs écosystémiques et paysagers sur les arthropodes prédateurs terrestres épigés.

Jacquot M.¹, Tenailleau M.¹, Chiroleu F.¹, Giraud-Carrier C.¹, Deguine J.-P.¹.

¹ CIRAD, UMR PVBMT CIRAD - Université de La Réunion, Pôle de Protection des Plantes, 7 chemin de l'IRAT, 97410 Saint-Pierre, France

Avec la collaboration d'AJaguin Soleyen C., Gasnier S., Le Squin S., Moutoussamy M.L., Vincenot D., Rochat J.

Correspondance : maxime.jacquot@cirad.fr

Résumé

Connaître les facteurs régissant la biodiversité des agroécosystèmes est nécessaire pour mieux évaluer ses services potentiels. L'étude vise à mettre en relation la diversité végétale intra-parcellaire, le mode de pratiques culturales et le contexte paysager, avec la diversité des arthropodes prédateurs terrestres en vergers de manguiers à La Réunion. Vingt-quatre parcelles ont été étudiées, réparties dans les bassins de production de mangues. Les arthropodes ont été échantillonnés au moyen de pièges à fosse. Les parcelles ont été regroupées en trois régimes d'intensité de pratiques. Le paysage a été cartographié dans un cercle de 400 m de rayon autour de chaque parcelle et trois contextes paysagers ont été distingués. À partir de 83181 individus récoltés, 65124 ont été identifiés comme prédateurs, leurs communautés sont principalement constituées d'espèces de fourmis (Hymenoptera : Formicinae) et d'araignées (Araneae). Leur diversité est influencée par des facteurs à trois échelles différentes : (1) la richesse spécifique végétale intra-parcellaire favorise l'équitabilité des communautés de prédateurs ; (2) les pratiques agricoles les plus modérées, dont celles de l'Agriculture Biologique, présentent une richesse spécifique plus élevée que les pratiques « conventionnelles » ; (3) un contexte paysager hétérogène et fragmenté assure une richesse spécifique élevée des arthropodes prédateurs épigés dans les vergers de manguiers.

Mots-clés : Biodiversité fonctionnelle, arthropodes prédateurs, Agriculture Biologique, mangue, La Réunion

Abstract: Functional biodiversity in mango orchards on Reunion. Ecosystemic and landscape effects on epigeous predatory arthropods.

The knowledge of factors implicated in agroecosystem diversity is necessary to better evaluate their role. The study aims to link within-field plant diversity, cultural practices, and landscape context with terrestrial predatory arthropods in mango orchards on Reunion. Twenty-four plots distributed within the mango production area have been studied. Arthropods were sampled with pitfall traps. The land plots were grouped into three groups of agricultural practice intensity. The landscape was mapped within a circle of 400 meters around the orchards, which permitted to distinguish three different landscape contexts. Based on 83181 arthropods collected, 65124 were determined as predators, their communities were mainly composed of ants (Hymenoptera: Formicinae) and spiders (Araneae). The species richness and their equitability were influenced by factors at three different scales: (1) the within-field plant diversity improved evenness of predatory arthropods communities; (2) the moderate farming practices, as organic farming practices, had higher species richness than those obtained with "conventional" practices; (3) a landscape context with relevant heterogeneity and fragmentation increased the species richness of epigeal predatory arthropods in mango orchards.

Keywords: Biodiversity, predatory arthropods, Organic Farming, mango, Reunion

Introduction

La gestion de la richesse et de la composition des communautés dans les agroécosystèmes nécessite la prise en considération de l'ensemble des facteurs susceptibles de les influencer : de la nature de chacune des espèces jusqu'au contexte paysager dans lequel elles interagissent, en passant par leurs interactions trophiques et les actions anthropiques à l'échelle parcellaire. Cette approche intégrative rejoint une problématique actuelle et majeure de la recherche en écologie : « *Quels facteurs influencent la diversité des groupes fonctionnels ?* » (Thompson *et al.*, 2012).

L'influence de ces facteurs sur la diversité des arthropodes prédateurs généralistes dans les agroécosystèmes a été mise en évidence à différents niveaux. En premier lieu, la nature des espèces, et en particulier la présence d'espèces compétitrices et prédatrices efficaces, comme les fourmis envahissantes, est connue pour ses effets négatifs, directs et indirects, sur les arthropodes prédateurs natifs (Holway *et al.*, 2002). En deuxième lieu, le niveau trophique basal représenté par les producteurs primaires aurait des effets ascendants (*bottom-up*) sur les niveaux trophiques supérieurs. En effet, la diversité des végétaux favoriserait celle des herbivores et, par cascade, celle de leurs prédateurs (Dyer, 2008). Les prédateurs bénéficieraient de proies alternatives (Rickers *et al.*, 2006) et de refuges vis-à-vis de leurs prédateurs intragilde grâce à la structure complexe de la végétation (Finke et Denno, 2002, 2006). En troisième lieu, les agroécosystèmes sont continuellement façonnés par les interventions humaines visant à assurer leur productivité. Les perturbations mécaniques, tout comme la toxicité des produits phytosanitaires insecticides et fongicides appliqués, peuvent être défavorables à la diversité fonctionnelle. Elles conduisent à la mortalité, à l'émigration des espèces prédatrices (Thorbek et Bilde, 2004) ou à la destruction de leurs ressources (habitats, disponibilité en proies) (Holland, 2004). Ainsi, les systèmes de cultures avec les pratiques les moins intensives présentent une plus grande diversité d'arthropodes prédateurs (Cole *et al.*, 2002 ; Prieto-Benítez et Méndez, 2011). En quatrième lieu, la communauté animale observée dans un agroécosystème représente une unité élémentaire de la méta-communauté contenue dans les écosystèmes similaires, les unités étant connectées par la capacité de dispersion de chaque espèce (Leibold *et al.*, 2004). Ainsi, l'hétérogénéité et la structure de l'ensemble des écosystèmes, c'est-à-dire le paysage selon Forman et Godron (1981), constituent des relais et des barrières à la dispersion, influençant la diversité des espèces (Bianchi *et al.*, 2006 ; Tscharrntke *et al.*, 2005). Au final, l'intégration de ces différents facteurs structurant la biodiversité des arthropodes prédateurs dans les agrosystèmes reste rare ou partielle et concerne des régions tempérées (Aviron *et al.*, 2005 ; Batary *et al.*, 2012 ; Clough *et al.*, 2005 ; Elliot *et al.*, 1998 ; Weibull *et al.*, 2003 ; Woodcock *et al.*, 2010).

Dans un contexte de réduction de l'usage des produits phytosanitaires (Plan Ecophyto 2018), les services potentiels de régulation des organismes nuisibles par la biodiversité deviennent cruciaux. En effet, de nombreuses productions végétales se retrouvent dans des impasses sanitaires et techniques. La culture du manguier (*Mangifera indica* L.) à La Réunion n'échappe pas à la règle, avec une seule molécule active homologuée (lambda-cyhalotrine) alors que des insectes de trois ordres différents causent des pertes économiques importantes : mouches des fruits et cécidomyies (Diptera), punaise des fleurs et cochenilles (Hemiptera) et Thrips (Thysanoptera). Les agroécosystèmes doivent évoluer pour favoriser la diversité biologique, gage d'écosystèmes plus stables et résilients (Yachi et Loreau, 1999). Cette transition de l'agrochimie à l'agroécologie (Deguine *et al.*, 2008) nécessite un effort de recherche en écologie appliquée à l'agriculture, afin d'évaluer les facteurs régissant la biodiversité fonctionnelle et de mettre en relation la biodiversité et le fonctionnement des agroécosystèmes. Pour les agroécosystèmes tropicaux, comme les vergers de manguiers à La Réunion, le défi est encore plus grand puisque cette diversité n'a pas été caractérisée, contrairement à des cultures de plus grande importance économique (cacao, café, riz). Dans les vergers de manguiers réunionnais, les arthropodes prédateurs terrestres se déplaçant à la surface du sol, épigés, joueraient un rôle significatif dans le contrôle des populations d'organismes nuisibles. En effet, deux des principaux ravageurs du manguier réalisent une partie de leur cycle à la surface du sol (Amouroux *et al.*, 2008). Les cécidomyies des fleurs

adultes (*Procontarinia mangiferae* Felt ; Cecidomyiidae) émergent du sol durant l'hiver austral pour rejoindre les inflorescences de manguiers et y pondre leurs œufs. Après une à deux semaines dans l'inflorescence, les larves tombent au sol pour réaliser la pupaison. Durant la saison chaude, les mouches des fruits (*Bactrocera zonata* Saunders, *Ceratitis capitata* Wied. et *Ceratitis rosa* Krasch ; Tephritidae) effectuent leur développement larvaire dans les mangues, après la ponte des œufs sous l'épiderme du fruit. Les larves quittent ensuite le fruit pour réaliser leur pupaison dans le sol.

Compte tenu de cette problématique, l'objectif de la présente étude est de mettre en relation la diversité des arthropodes prédateurs épigés avec différents facteurs. Les interactions intracommunautaires sont impossibles à établir compte tenu des connaissances taxonomiques trop éparpillées avant cette étude. Nous avons donc focalisé nos travaux selon l'hypothèse que la richesse et la diversité des communautés étudiées seraient favorisées par (i) la richesse spécifique de la végétation adventice des vergers, (ii) le niveau d'intensité des pratiques agricoles dans l'agroécosystème (pratiques phytosanitaires, gestion de la végétation adventice) et (iii) l'hétérogénéité et la fragmentation du paysage dans lequel est situé chaque verger.

2. Matériels et Méthodes

2.1 Localisation de l'étude

L'étude a été conduite sur la côte ouest de l'île de La Réunion, côte sous le vent, offrant un climat relativement propice à la culture de la mangue, jusqu'à une altitude de 400 m (Vincenot et Normand, 2009). La région d'étude intègre les communes de Saint-Paul, principale zone de production, et celles des Avirons et de Saint-Pierre, localités plus urbanisées et dominées par la culture de la canne à sucre. Les vergers de douze exploitations agricoles ont été sélectionnés, relativement à l'importance de la production dans chaque localité (Figure 1). Pour chacune de ces exploitations, les suivis de la diversité végétale et animale sont effectués sur deux parcelles voisines de taille semblable. La surface des parcelles est comprise entre 900 et 2000 m².

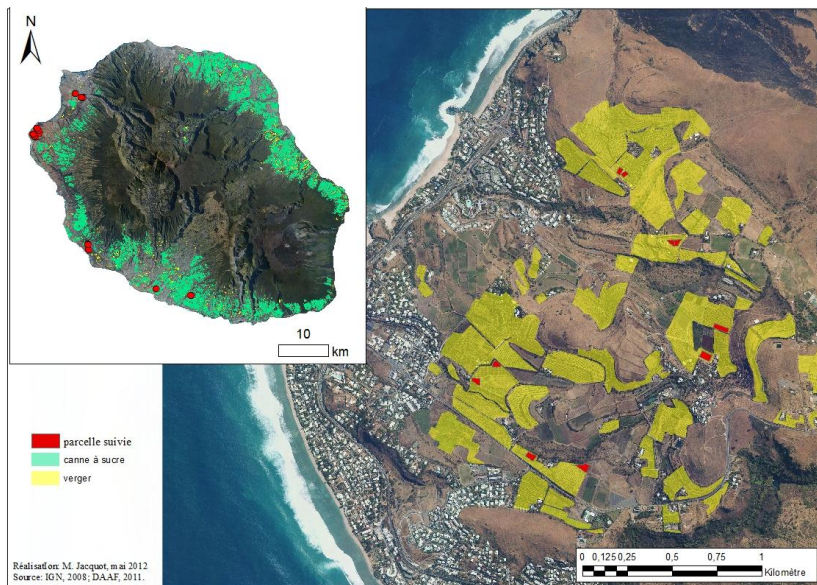


Figure 1 : Localisation des parcelles sur l'île de La Réunion (en haut à gauche), avec en détail le principal bassin de production de Saint-Paul (à droite). Les points rouges sur la carte représentent les différentes exploitations suivies sur l'île et les polygones rouges correspondent aux parcelles suivies chez les producteurs de Saint-Paul.

2.2 Inventaire des arthropodes épigés

Le piégeage de la faune a été réalisé pendant la période de maturité des fruits des manguiers, entre le 1^{er} et le 14 avril 2012. Dans chaque parcelle suivie, 12 pièges à fosses (pitfall traps) ont été répartis selon 4 emplacements : dans le rang sous la canopée, dans le rang entre deux arbres, dans l'inter-rang entre 4 arbres et dans l'inter-rang entre 2 arbres. Chaque piège est constitué d'un pot disposé verticalement dans le sol et dont l'extrémité apicale ouverte se situe légèrement en dessous de la surface du sol pour que le bord du piège ne constitue pas un obstacle pour les arthropodes épigés. L'ouverture est de 12 cm de diamètre et ils sont protégés des précipitations météorologiques par un toit circulaire transparent en polypropylène alimentaire. Le liquide de piégeage est constitué de 70% d'eau concentrée à saturation de sel et de 30% de glycérol.

D'après les inventaires antérieurs, différents ordres d'arthropodes prédateurs ou potentiellement prédateurs sont présents dans les agroécosystèmes réunionnais : araignées (Araneae ; Ledoux, 2007), coléoptères (Coccinellidae, Carabidae et Staphylinidae ; Gomy, 2000), forficules (Dermaptera ; Quilici *et al.*, 2003), punaises (Heteroptera ; Quilici *et al.*, 2003) et fourmis (Hymenoptera : Formicinae ; Ramage, données non publiées).

2.3 Inventaire floristique

La richesse spécifique des espèces végétales présentes a été mesurée courant mars 2012 pour chaque parcelle, à l'aide de la clé d'identification AdvenRun (Le Bourgeois *et al.*, 1999). Afin que l'effort d'échantillonnage soit similaire entre les parcelles, les déterminations ont été réalisées dans 4 zones circulaires de 1m² disposés aléatoirement (Stohlgren, 2007), pour chacune des deux modalités rang et inter-rang. Les espèces rares, dont la probabilité de présence dans les zones circulaires est faible, ont été comptées lors des trajets entre chaque zone circulaire (O. Flores, com. pers.).

2.4 Pratiques culturales

Les interventions culturales en vergers de manguiers visent à gérer les organismes adventices (plantes) et nuisibles (insectes, bactéries...). Selon les exploitants, la gestion de la végétation adventice diffère en termes de surface traitée (de 0 à 100% de la parcelle) et de fréquence d'application de glyphosate, ainsi que de la fréquence de fauchage. Les traitements phytosanitaires insecticides et fongicides varient eux aussi, en fonction de la fréquence et de la nature des substances actives utilisées. La mesure de l'ensemble de ces variables sur l'année de production 2011-2012 a été effectuée pour regrouper les parcelles selon leur mode de gestion agricole. Notons que sur l'ensemble des parcelles, l'irrigation est réalisée au pied des arbres par un système de goutte à goutte au sol, tandis que la fertilisation et le travail du sol sont réalisés seulement lors de la plantation des arbres fruitiers. Ces trois pratiques n'ont pas été prises en compte dans la caractérisation des pratiques.

2.5 Hétérogénéité et fragmentation du paysage

L'utilisation du logiciel de système d'information géographique ArcGis et des photographies aériennes IGN de 2008 a permis de cartographier le paysage, avec une vérification *in situ* (mars et avril 2012). Les polygones attribuant les différents types d'habitat ont été dessinés dans une zone tampon de 400 m de diamètre, échelle correspondant à plusieurs exploitations, autour du centroïde de chacune des 24 parcelles (Weibull *et al.*, 2003). Trois catégories d'habitat sont distinguées : (i) les éléments semi-naturels comprennent forêts, haies, ravines, friches et savanes correspondant les milieux herbacés des zones semi-arides de l'ouest de l'île ; (ii) les cultures ont été différenciées finement pour chaque production, même en cas de productions multiples, comme dans certains vergers de manguiers où d'autres arbres fruitiers sont cultivés entre les lignes d'arbres ; (iii) le terme « bâtis » comprend toutes les constructions urbaines, les routes, les habitations et leurs jardins.

Les données recueillies ont ainsi permis de calculer les caractéristiques de la matrice paysagère : l'hétérogénéité par la richesse et la diversité des patches, le pourcentage de chacune de ces trois catégories d'habitat et les zones de transition écologique. Ces dernières correspondent au milieu existant entre deux habitats et ont été calculées comme la somme des périmètres de tous les polygones d'une zone tampon, divisée par deux, car les périmètres sont comptés deux fois. La fragmentation de l'habitat que nous étudions, c'est-à-dire l'ensemble des vergers de manguiers, a été évaluée avec quatre mesures (Bogaert *et al.*, 2000) : la surface totale, la surface moyenne et le périmètre total des vergers, et la distance moyenne au verger de manguiers le plus proche.

2.6 Analyses statistiques

L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel R. Tous les tests statistiques ont été effectués au seuil de 5%.

2.6.1 Mesures de la diversité

Nous avons utilisé deux mesures pour comparer les communautés : la richesse spécifique et l'équitabilité. La richesse spécifique est *a priori* la description la plus simple : le nombre total d'espèces présentes (May, 1975). Elle présente également l'avantage de renseigner sur le fonctionnement des écosystèmes (Loreau *et al.*, 2001). Mais il est rarement possible de prélever l'ensemble des espèces présentes (Gotelli et Colwell, 2001). L'évaluation de la richesse spécifique asymptotique par les estimateurs non paramétriques pallie ce problème. Dans la présente étude, nous avons évalué la richesse spécifique à l'aide de l'estimateur de Chao de deuxième ordre, qui fournit la meilleure estimation pour les jeux de données avec peu de répétitions (Margurran, 2004). L'indice d'équitabilité indique la distribution du nombre d'individus selon les espèces. L'indice d'équitabilité de Pielou, utilisé dans la présente étude, peut varier de 0 à 1 : plus il tend vers 1, plus les espèces ont une abondance identique au sein de l'échantillon étudié.

2.6.2 Relation entre diversité végétale et diversité des arthropodes

L'effet de la richesse spécifique florale sur la richesse spécifique et l'équitabilité des communautés de prédateurs a été testé par régression linéaire.

2.6.3 Partitionnement des données agronomiques et paysagères

A partir des variables définissant les pratiques agricoles ou le paysage, des distances euclidiennes entre les parcelles ont été calculées pour permettre leur regroupement. Pour chacun des 2 ensembles de variables, un partitionnement a été effectué par une « analyse floue » à l'aide de la fonction *fanny* du module *cluster* (Maechler *et al.*, 2005). Cette méthode attribue une probabilité d'appartenance à chaque groupe créé (Kaufman et Rousseeuw, 1990). Elle présente ainsi l'avantage de décrire les situations où une parcelle se situe à égale distance de plusieurs groupes.

2.6.4 Caractérisation des groupes de paysages ou de pratiques culturales

Pour chaque partition, la description des groupes a été réalisée en mesurant l'effet de l'appartenance à un groupe sur chacune des variables utilisées pour le partitionnement, via une analyse de variance. En cas d'effet significatif de l'appartenance à un groupe, un test de comparaison des moyennes multiples de Tukey a été réalisé.

2.6.5 Effet sur les mesures de la diversité

L'effet de l'appartenance à un groupe sur la richesse spécifique et l'équitabilité de la communauté a été étudié via une analyse de variance. En cas d'effet significatif de l'appartenance à un groupe, un test de comparaison des moyennes multiples (Tukey) a été réalisé.

3. Résultats

3.1 Composition de la communauté d'arthropodes prédateurs

Sur les 83 181 individus récoltés, 65 124 ont été identifiés comme appartenant à ces familles prédatrices. La diversité de la communauté des arthropodes prédateurs terrestres épigés piégés a été évaluée pour les espèces de Formicidae, Coccinellidae, Carabidae et les morphotypes des différentes familles d'Araneae. Les communautés de prédateurs terrestres sont dominées en termes d'individus par les fourmis avec les deux espèces les plus capturées : *Pheidole megacephala* Fabricius et *Solenopsis geminata* Fabricius. Les araignées ont été capturées en moins grand nombre, mais ce sont les plus diversifiées avec 37 morphotypes appartenant à 12 familles : Agelenidae, Corinnidae, Gnaphosidae, Lycosidae, Mimetidae, Oxyopidae, Oonopidae, Pholcidae, Salticidae, Scytodidae, Theridiidae et Zodariidae. Deux espèces de Carabidae et trois espèces de Coccinellidae ont pu être identifiées.

3.2 Relation entre diversité végétale et diversité des arthropodes

La régression linéaire réalisée dans le but de mettre en évidence la relation entre la richesse spécifique du peuplement végétal intraparcellaire avec la diversité de la communauté de prédateurs, ne révèle pas de corrélation significative entre richesse spécifique végétale et richesse spécifique des prédateurs terrestres. Par contre, il existe une corrélation positive entre richesse des espèces végétales adventices en vergers de manguiers et l'équitabilité de la communauté étudiée ($P = 0.002$, $r^2 = 0.316$).

3.3 Effet des pratiques agricoles

3.3.1 Partitionnement et description des groupes

L'application de la méthode de regroupement des données sur les 13 variables explicatives a permis de distinguer 4 groupes de parcelles. Trois d'entre eux ont un effectif suffisant pour effectuer l'analyse statistique (Tableau 1). On peut classer ces groupes en allant des pratiques agricoles les plus modérées aux plus intensives : « Agriculture Biologique (AB) et pratiques modérées », « Agriculture avec insecticide AB et fongicide conventionnel » et « Agriculture avec insecticide conventionnel et fongicide AB ». Le groupe « Agriculture Biologique et pratiques modérées » rassemble les parcelles certifiées en Agriculture Biologique et celles présentant des fréquences de traitement modérées. Le groupe « Agriculture avec insecticide AB et fongicide conventionnel » est considéré d'intensité intermédiaire puisque la majorité des insecticides utilisés est homologuée en AB, malgré l'utilisation d'une famille de fongicides non homologuée en AB. En dernier lieu, le groupe « Agriculture avec insecticide conventionnel et fongicide AB » est classé comme le plus intensif, compte tenu de l'utilisation d'insecticides non homologués en AB, malgré l'utilisation du cuivre comme fongicide.

3.3.2 Pratiques agricoles et diversité des arthropodes

L'analyse de variance montre un effet significatif de l'appartenance à un groupe sur la richesse spécifique de la communauté ($F = 4.94$, $P = 0.019$). La réalisation du test de Tukey (Tableau 1) selon les 3 groupes définis ci-dessus, révèle que les parcelles en « Agriculture Biologique et pratiques modérées » ont une richesse spécifique significativement supérieure à celles en « Agriculture avec insecticide conventionnel et fongicide AB » ($t = -3.141$, $P = 0.014$). Il n'existe pas de différences significatives en termes de richesse spécifique des communautés de prédateurs entre les autres groupes de pratiques culturales. L'analyse de variance n'a montré aucun effet significatif de l'appartenance à un groupe sur l'équitabilité de la communauté.

Tableau 1 : Moyennes \pm erreurs-types et résultats des tests de comparaison des moyennes multiples de la richesse spécifique des arthropodes et de chacune des pratiques culturales (Nombre de traitements d'organophosphorés, de spinosïdes, de cuivre et de dithiocarbamates) caractérisant l'appartenance aux groupes de parcelles. Seules les moyennes des variables présentant un effet de l'appartenance aux groupes ont été représentées. Les moyennes avec une lettre différente sont significativement différentes au seuil $\alpha = 5\%$

pour le test de comparaison de moyennes multiples de Tukey. n: nombre de parcelles ; AB: Agriculture Biologique ; conv : « conventionnel ».

Type de pratique culturale		Richesse spécifique des arthropodes prédateurs	Nombre de traitements insecticides		Nombre de traitements fongicides	
Intitulé	n		Organophosphorés	Spinosoïdes	Cuivre	Dithiocarbamates
AB et pratique modérée	11	29,27 ± 1,68 a	0,18 ± 0,40 b	0,00 ± 0,00 b	0,36 ± 0,81 a	0,18 ± 0,40 b
Agriculture insecticide AB fongicide conv.	5	26,27 ± 2,12 ab	1,29 ± 1,60 ab	4,29 ± 3,04 a	0,29 ± 0,76 a	4,57 ± 1,81 a
Agriculture insecticide conv. fongicide AB	6	18,81 ± 3,12 b	2,50 ± 0,58 a	0,00 ± 0,00 b	3,00 ± 3,46 b	0,00 ± 0,00 b

3.4 Effet du contexte paysager

3.4.1 Partitionnement des données

Les données des 15 variables ont permis de répartir les parcelles suivies en trois groupes (Tableau 2). Les parcelles du groupe A ont en moyenne un contexte paysager plus riche en habitats et plus fragmenté, avec des écotones plus importants, que les deux autres. Outre ces deux variables, le groupe B diffère du groupe A par une surface moyenne des vergers de manguiers plus grande, correspondant à une fragmentation plus faible de l'habitat étudié et le groupe C diffère du groupe A par une plus forte proportion de bâtis et une moins grande proportion de cultures. Le groupe C diffère des deux autres groupes par une plus faible riche en habitats semi-naturels.

Tableau 2 : Moyennes ± erreurs-types et résultats des tests de comparaison des moyennes multiples de la richesse spécifique des arthropodes et de chacune des variables du contexte paysager caractérisant l'appartenance aux groupes de parcelles. Seules les moyennes des variables présentant un effet de l'appartenance aux groupes ont été représentées. Les moyennes avec une lettre différente de groupe sont significativement différentes au seuil $\alpha = 5\%$ pour le test de comparaison de moyennes multiples de Tukey. n: nombre de parcelle.

Groupe	Richesse spécifique des arthropodes prédateurs	Hétérogénéité du paysage				Fragmentation du paysage	
		Richesse totale en habitats	Richesse en habitats semi-naturels	Proportion de bâtis	Proportion de cultures	Surface moyenne des vergers de manguiers	Ecotones
A (n=12)	30,7 ± 1,2 a	15,8 ± 3,5 a	3,8 ± 0,8 a	0,1 ± 0,0 b	0,5 ± 0,1 a	6275 ± 2972 b	17400 ± 4356 a
B (n=7)	21,4 ± 2,4 b	11,3 ± 0,8 b	4,0 ± 0,0 a	0,3 ± 0,1 ab	0,3 ± 0,2 ab	16909 ± 6954 a	11581 ± 1340 b
C (n=5)	18,2 ± 2,1 b	7,4 ± 2,2 b	2,6 ± 0,5 b	0,4 ± 0,3 a	0,2 ± 0,2 b	9616 ± 6137 ab	6607 ± 2567 b

3.4.2 Paysage et diversité des arthropodes

Les analyses statistiques montrent que la richesse spécifique des arthropodes prédateurs est différente selon les types de paysage ($F = 14.00$, $P < 0.001$), alors que l'équitabilité de la communauté n'est pas influencée. La richesse spécifique moyenne des parcelles du groupe A est significativement supérieure à celle du groupe B ($t = -4.675$, $P < 0.001$) et du groupe C ($t = -3.880$, $P = 0.002$).

4. Discussion

4.1 La richesse spécifique des plantes favorise l'équitabilité des communautés de prédateurs

La présence d'une végétation adventice peu diversifiée dans les vergers de manguiers réduit l'équitabilité dans la communauté de prédateurs terrestres. Une étude en agroécosystèmes de caféiers a montré des résultats similaires : une baisse significative de la diversité des espèces de fourmis accompagnant une baisse de la diversité végétale (Perfecto et Snelling, 1995). Dans notre étude, il est intéressant de noter que la richesse en espèces végétales influence significativement l'équitabilité entre espèces arthropodes et non la richesse spécifique. En effet, une végétation diversifiée offre une structure plus complexe qui limiterait les interactions intra-communautés, ou permettrait aux prédateurs les moins compétitifs de trouver des ressources alternatives, autant de processus limitant la présence d'espèces dominantes. A l'inverse, la présence d'une espèce fortement compétitrice pourrait exclure des espèces prédatrices efficaces dans le contrôle du ou des herbivores, réduisant ainsi la communauté végétale aux espèces les plus compétitives. Dans les vergers de manguiers réunionnais, ce phénomène pourrait être imputable à deux espèces de fourmis invasives : *P. megacephala* et *S. geminata*. Leur dominance dans les habitats qu'elles envahissent est attribuée à leurs capacités exceptionnelles de prédation (Dejean *et al.*, 2007). Elles ont alors un impact sur la diversité des autres prédateurs (Vanderwoude *et al.*, 2000), par la compétition directe et la prédation intra-communautaire (Holway *et al.*, 2002). L'abondance de la « fourmi de feu » *S. geminata* est même connue pour être négativement corrélée à l'abondance des autres espèces de fourmis (Perfecto et Vandermeer, 1996).

4.2 L'intensité des pratiques agricoles affecte la richesse spécifique des prédateurs

Dans notre étude, les vergers de manguiers en « Agriculture Biologique et pratiques modérées » possèdent une richesse spécifique de prédateurs terrestres épigés supérieure aux parcelles en « Agriculture avec insecticide conventionnel et fongicide AB ». Ce résultat concorde avec les connaissances concernant les principaux membres de la communauté étudiée : araignées et fourmis. L'intensification des pratiques agricoles dans les agroécosystèmes tropicaux (cacaoyer, caféier) est connue pour diminuer la richesse et la diversité des espèces de fourmis fourrageant au sol (Philppott et Armbrrecht, 2006). Les résultats sont plus contrastés dans les études ciblant les araignées, composante importante de la richesse de notre communauté, alors que des effets positifs sur la richesse spécifique sont connus dès lors que l'on prend en compte différentes cultures (Batary *et al.*, 2012 ; Downie *et al.*, 1998). Au sein d'un même type d'agroécosystème tempéré, une intensité agricole croissante aurait des effets positifs (Tahir *et al.*, 2009) sur la diversité des prédateurs, ou une absence d'effet (Clough *et al.*, 2005).

4.3 Un paysage hétérogène et fragmenté est favorable à la richesse spécifique des prédateurs

Les paysages hétérogènes et fragmentés, comportant donc des zones importantes de transition écologique (type A), sont bénéfiques à la richesse spécifique des arthropodes prédateurs terrestres épigés dans les vergers suivis. Ils présentent en moyenne 30,7 espèces de prédateurs, alors que les localités où l'utilisation anthropique de l'espace engendre un paysage plus homogène, avec de grands patchs, ont une richesse spécifique moyenne significativement plus faible (21,4 et 18,2). Cet effet est concordant avec la méta-analyse de Bianchi *et al.* (2006), révélant que, dans 74% des études, la plupart des populations d'arthropodes prédateurs sont fortement influencées par un paysage complexe, fragmenté et possédant une grande proportion d'habitats non cultivés. L'effet est connu plus en détail pour les ordres d'arthropodes que l'on retrouve dans les vergers de manguiers. Par exemple, Schmidt

et al. ont montré en 2008 qu'un paysage hétérogène, avec une forte proportion d'habitats non cultivés, assurait une richesse spécifique élevée des araignées en culture tempérée comme Perfecto et Vandermeer (2002) pour les fourmis en cultures de caféier. Dans notre cas, cette importance des habitats non cultivés (friches et habitats naturels) n'est pas discernable de l'influence des autres variables à partir desquelles le partitionnement a été conduit.

4.4 Perspectives : augmenter la résolution et étudier les réseaux trophiques

Mieux comprendre comment les communautés végétales affectent la diversité des prédateurs, par les ressources nutritives et structurelles qu'elles représentent, nécessite une caractérisation plus fine de ce niveau trophique. Les mesures du pourcentage de recouvrement de chaque espèce le long de transects, permettraient de mieux préciser leur équitabilité et leur diversité (Petchey et Gaston, 2005).

Les approches taxonomiques peuvent limiter les informations relatives à la fonction des individus. Au sein de la communauté, les individus d'espèces prédatrices différentes peuvent avoir des fonctions identiques ; de même, les individus d'une même espèce présentent des variations dans leur comportement et leur impact sur les proies (Sih *et al.*, 1998). Pour tenir compte de cette variabilité, Sih *et al.* (1998) proposent de considérer les types de prédateurs en espèces trophiques, chacune rassemblant les différents individus en fonction de leur régime alimentaire (leur proie) et de leurs prédateurs. Connaître qualitativement la nature de ces interactions trophiques au sein des communautés fait appel aux outils moléculaires. Les analyses génétiques (PCR) et immunologiques (ELISA) des contenus intestinaux des arthropodes sont classiquement utilisées (Eskelson *et al.*, 2011 ; Juen *et al.*, 2011), avec une efficacité similaire (Fournier *et al.*, 2008). Les espèces trophiques pourraient ainsi être classées selon leur degré de spécialisation. Puis, l'utilisation de la méthode des isotopes stables permettrait d'évaluer la force des interactions des prédateurs généralistes, en révélant la part relative de chaque proie dans le régime alimentaire des prédateurs (McNabb *et al.*, 2001).

Conclusion

Notre étude à échelles multiples révèle que : (i) la richesse spécifique des plantes favorise l'équitabilité de la communauté de prédateurs ; (ii) l'intensité des pratiques agricoles affecte la richesse spécifique des prédateurs ; (iii) un paysage hétérogène et fragmenté est favorable à la richesse spécifique des prédateurs.

C'est la première étude de ce genre dans un agroécosystème à La Réunion. C'est aussi la première de ce genre en culture de manguiers dans le monde. Qui plus est, à notre connaissance, il s'agit de la première mise en évidence des effets de facteurs locaux et paysagers sur la diversité d'une même communauté d'arthropodes prédateurs terrestres épigés dans un agroécosystème tropical. Comme pour les études en zone tempérée, notre étude souligne l'importance de la diversité végétale, des pratiques agricoles et du contexte paysager.

L'impact favorable des facteurs locaux sur la diversité des ennemis naturels aux ravageurs des manguiers justifie les perspectives de lutte biologique de conservation, dans le cadre d'une approche agroécologique (Deguine *et al.*, 2008). En effet, ce moyen de contrôle des organismes nuisibles vise à favoriser l'abondance et la diversité des communautés de leurs ennemis naturels par l'aménagement d'habitats dans les cultures et à leur proximité (Straub *et al.*, 2008).

Remerciements : Nous tenons à remercier les douze producteurs de mangues, partenaires du projet BIOPHYTO, ainsi que les responsables de ce projet. Celui-ci, financé par le Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire (DGER), via le compte d'affectation spéciale pour le développement agricole et rural (CASDAR), nous a permis de réaliser les observations réalisées dans la présente étude. Nous remercions également le Cirad, le Conseil Général de La Réunion, le Conseil Régional de La Réunion et l'Europe, qui ont tous contribué

financièrement à l'étude. Nous remercions enfin, en plus des collaborateurs déjà mentionnés, S. Quilici (CIRAD), O. Flores (Université de La Réunion), C. Gloanec et E. Lucas (Chambre d'agriculture de La Réunion) pour leur aide appréciée.

Références bibliographiques

- Amouroux P., Normand F., Vincenot D., 2009. Le raisonnement de la conduite du verger. In Guide de la production intégrée de mangues à la Réunion. Montpellier: CIRAD, p. 75-104.
- Aviron S., Burel F., Baudry J., Schermann N., 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108, 205-217.
- Batáry P., Holzschuh A., Orci K M., Samu F., Tscharrntke T., 2012. Responses of plant, insect and spider biodiversity to local and landscape scale management intensity in cereal crops and grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 146, 130-136.
- Bianchi F. J.J.A., Booij C.J.H., Tscharrntke T., 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society* 273, 1715-1727.
- Bogaert J., Van Hecke P., van Eysenrode D.S., Impens I., 2000. Landscape fragmentation assessment using a single measure. *Wildlife Society Bulletin* 28, 875–881.
- Clough Y., Kruess A., Tscharrntke T., 2005. Organic versus conventional arable farming systems: Functional grouping helps understand staphylinid response. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118, 285–290.
- Cole L.J., McCracken D.I., Dennis P., Downie I.S., Griffin A.L., Foster G.N., Murphy K.J., *et al.*, 2002. Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. *Agriculture Ecosystems & Environment* 93, 323-336.
- Deguine J.-P., Ferron P., Russell D., 2008. Protection des cultures, de l'agrochimie à l'agroécologie. Edition Quae, Versailles, 187 p.
- Dejean A., Kenne M., Moreau C.S., 2007. Predatory abilities favour the success of the invasive ant *Pheidole megacephala* in an introduced area. *Journal of Applied Entomology* 131, 9-10.
- Downie I.S., Wilson W.L., Abernethy V.J., McCracken D.I., Foster G.N., Ribera I., Waterhouse A., Murphy K.J., 1999. The Impact of different agricultural land-uses on epigeal spider biodiversity in Scotland. *Journal of Insect Conservation* 3, 273-286.
- Dyer L. A., 2008. Tropical Tritrophic interactions: Nasty Hosts and Ubiquitous Cascades. In : Carson W. P., Schnitzer S. A., 2008. *Tropical Forest Community Ecology*, Blackwell Publishing Ltd, Oxford, p. 275-293
- Elliott N. C., Kieckhefer R. W., Lee J.-H., French B. W., 1998. Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology* 14, 239-252.
- Eskelson M.J., Chapman E.G., Archbold D.D., Obyrcki J.J., Harwood J.D., 2011. Molecular identification of predation by carabid beetles on exotic and native slugs in a strawberry agroecosystem. *Biological Control* 56, 245-253.
- Finke D.L., Denno R.F., 2002. Intraguild predation diminished in complex-Structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83, 643-652.
- Finke D.L., Denno R.F., 2006. Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia* 149, 265-75.
- Forman R.T.T., Godron M., 1981. Patches and structural components for landscape ecology. *Bioscience* 31, 730-740.
- Fournier V., Hagler J., Daane K., León J.D., Groves R., 2008. Identifying the predator complex of *Homalodisca vitripennis* (Hemiptera : Cicadellidae): a comparative study of the efficacy of an ELISA and PCR gut content assay. *Oecologia* 157, 629-640.
- Gomy Y., 2000. Nouvelle liste chronologique des coléoptères de l'archipel des Mascareignes. Société réunionnaise des amis du Muséum, Saint-Denis, 140 p.

- Gotelli, N.J., Colwell R. K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4, 379–391
- Holland J., 2004. The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103, 1-25.
- Holway D. A., Lach L., Suarez A.V., Tsutsui N.D., Case T. J., 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 181–233.
- Juen A., Hogendoorn K., Ma G., Schmidt O., Keller M.A., 2011. Analysing the diets of invertebrate predators using terminal restriction fragments. *Journal of Pest Science* 85, 89-100.
- Kaufman L., Rousseeuw P.J., 1990. *Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis*. Wiley, New York, p. 42-44
- Le Bourgeois T., Jeuffrault E., Fabrigoule S., Blanchard E., Carrara A., Lefèvre H., Marnotte P., Pas N., Picard E., Trémel L., Wuster G., 1999. *AdvenRun : Principales mauvaises herbes de La Réunion : description herbicides*. CIRAD, Montpellier, France, 123 p.
- Ledoux J.-C., 2007. Araignées de l'île de La Réunion : II. Salticidae. *Revue arachnologique* 17, 9-34.
- Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., *et al.*, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601–613.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J. P., Hector A., Hooper D. U., *et al.*, 2001. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294, 804-808.
- Maechler M., Rousseeuw P., Struyf A., Hubert M., 2005. *Cluster Analysis Basics and Extensions* (non publié).
- Magurran A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Scientific, Malden, p. 72-99.
- May R.M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: *Ecology and evolution of communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, p. 81-120.
- McNabb D. M., Halaj J., Wise D.H., 2001. Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: A stable isotope analysis. *Pedobiologia* 45, 289-297.
- Perfecto I., Snelling R., 1995. Biodiversity and the Transformation of a Tropical Agroecosystem: Ants in Coffee Plantations. *Ecological Applications* 5, 1084-1097.
- Perfecto I., Vandermeer, J., 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia* 108, 577-582.
- Perfecto I., Vandermeer, J., 2002. Quality of agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16, 174–182.
- Petchey O.L., Gaston K.J., 2005. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters* 5, 402-411.
- Philpott S. M., Ambrecht I., 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31, 369–377.
- Prieto-Benítez S., Méndez M., 2011. Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): A meta-analysis. *Biological Conservation* 144, 683-691.
- Quilici S., Vincenot D., Franck A., 2003. *Les auxiliaires des cultures fruitières à l'île de la Réunion*. CIRAD, Montpellier, 168 p.
- Rickers S., Langel R., Scheu S., 2006. Stable isotope analyses document intraguild predation in wolf spiders (Araneae: Lycosidae) and underline beneficial effects of alternative prey and microhabitat structure on intraguild prey survival. *Oikos* 114, 471–478.
- Scherber C., Eisenhauer N., Weisser W. W., Schmid B., Voigt W., Fischer M., Schulze E.D., Roscher C., Weigelt A., Allan E., Bessler H., Bonkowski M., Buchmann N., Buscot F., Clement L. W., Ebeling A., Engels C., Halle S., Kertscher I., Klein A.M., Koller R., König S., Kowalski E., Kummer V., Kuu A., Lange M., Lauterbach D., Middelhoff C., Migunova V. D., Milcu A., Müller R., Partsch S., Petermann J.

- S., Renker C., Rottstock T., Sabais A., Scheu S., Schumacher J., Temperton V. M., Tscharrntke T., 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468, 553-556
- Schmidt M. H., Thies C., Nentwig W., 2008. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography* 35, 157-166.
- Sih A., Englund G., Wooster D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in ecology & evolution* 13, 350-355.
- Stohlgren T.J., 2007. *Measuring Plant Diversity*. Oxford University Press, New York, 389 p.
- Straub C.S., Finke D.L., Snyder W.E., 2008. Are the conservation of natural enemy biodiversity and biological control compatible goals? *Biological Control* 45, 225–237.
- Tahir H.M., Butt A., Sherawat S.M., 2009. Foraging strategies and diet composition of two orb web spiders in rice ecosystems. *Journal of Arachnology* 37, 357-362.
- Thompson R.M., Brose U., Dunne J.A., Hall Jr R.O., Hladyz S., Kitching R.L., Martinez N.D., Rantala H., Romanuk T.N., Stouffer D.B., Tylianakis J.M., 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 27, 689-697.
- Thorbek P., Bilde T., 2004. Reduced Numbers of Generalist Arthropod Predators after Crop Management. *Journal of Applied Ecology* 41, 526-538.
- Tscharrntke T., Klein A. M., Kruess A., Steffan-Dewenter I., Thies C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857-874.
- Vanderwoude C., De Bruyn, L.A.L., House A.P.N., 2000. Response of an open-forest ant community to invasion by the introduced ant, *Pheidole megacephala*. *Austral Ecology* 25, 253–259.
- Vincenot D., Normand F., 2009. Le raisonnement de la conduite du verger. In *Guide de la production intégrée de mangues à la Réunion*. CIRAD, Montpellier, 121 p.
- Weibull A.C., Ostman O., Granqvist A., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation* 12, 1335-1355.
- Woodcock B., Redhead J., Vanbergen J., Hulmes L., Hulmes S., Peyton J., Nowakowski M., Pywell R. F., Heard M.S., 2010. Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139, 181–186.
- Yachi S., Loreau M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *PNAS* 96, 1463-1468.
- Analyses statistiques: R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.