

AGROFORESTERIE ET SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES EN ZONE TROPICALE

Josiane Seghieri et Jean-Michel Harmand, coordinateurs



Chapitre 15

Régulation des bioagresseurs des cultures dans les systèmes agroforestiers tropicaux, revue des approches

BAGNY BEILHE L., ALLINNE C., AVELINO J., BABIN R., BRÉVAULT T., GIDOIN C., NGO BIENG M.A., MOTISI N., SOTI V. ET TEN HOOPEN G.M.

Résumé. Au sein des systèmes agroforestiers tropicaux, de nombreuses interactions se déroulent dans et entre les environnements biotiques et abiotiques. Elles favorisent une régulation naturelle des bioagresseurs des cultures de ces systèmes. Afin d'exploiter au mieux cette régulation naturelle et de limiter les pertes de production, il est primordial de bien comprendre ces interactions. Ce chapitre présente une synthèse d'études de ces mécanismes de régulation, à partir de données empiriques sur des maladies et ravageurs dans des systèmes agroforestiers à base de caféiers, de cacaoyers et de mil au Cameroun, au Costa Rica, au Kenya et au Sénégal. En fonction des caractéristiques biologiques des bioagresseurs et de l'environnement dans lequel ils se développent, des approches multi échelles, de l'arbre au paysage, adaptées aux modèles étudiés ont été utilisées pour évaluer les stratégies de régulation ascendante par les ressources «*bottom-up*» et descendante par les ennemis naturels «*top-down*». Les approches développées ont permis d'évaluer l'effet de la composition et de l'organisation spatiale de la biodiversité associée au sein des systèmes agroforestiers sur les bioagresseurs, l'effet de l'ombrage sur le développement des bioagresseurs et l'effet de la biodiversité végétale associée aux échelles parcelle et paysage sur les communautés d'ennemis naturels et leur efficacité à réguler les bioagresseurs. Des approches expérimentales et intégratives, d'écologie des communautés et du paysage fondées notamment sur l'étude des traits fonctionnels se sont avérées nécessaires pour estimer au mieux les services de régulation.

Abstract. Tropical agroforestry systems are home to complex interactions between and within the biotic and abiotic environments, which govern natural regulation processes of pests and diseases of agricultural crops. In order to optimally exploit these control mechanisms, thereby limiting production losses, it is necessary to improve our understanding

of these interactions within agro-ecosystems. This chapter presents an overview of several studies that looked at naturally occurring control mechanisms in tropical agroforestry systems. This synthesis has been elaborated based on empirical data from studies on the regulation of pests and diseases in coffee, cacao, and millet-based agroforestry systems in Cameroon, Costa Rica, Kenya and Senegal. Based on the biological characteristics of the pest and/or disease and the environment in which they develop, scale dependent approaches, from tree to landscape, appropriate to the models being studied, have been used to evaluate both “bottom-up” and “top-down” control mechanisms. The developed approaches allowed to evaluate: the effects of the composition and spatial organization of associated plant diversity on the regulation of pests and diseases; the effects of shade on the development of pests and diseases and the effects of associated plant biodiversity at plot and landscape level on communities of natural enemies and their efficacy in controlling pests and diseases. Experimental and integrative approaches from population and landscape ecology, taking into account functional traits, are necessary tools to understand regulation services.

► Introduction

Dans les systèmes agroforestiers, les services de régulation des bioagresseurs résultent d'un ensemble de processus complexes qui interagissent entre eux à différentes échelles. L'effet net de la diversité végétale des agroécosystèmes sur les bioagresseurs varie en fonction des espèces cultivées ou non cultivées, des traits de vie de ces bioagresseurs, du profil des communautés d'ennemis naturels et des conditions du milieu (Malézieux, 2012; Ratnadass *et al.*, 2012).

Encadré 16.1 – *Bottom-up control* et *Top-down control*

Dans le contrôle *bottom up*, l'abondance d'une population est régulée par les ressources trophiques. La production primaire conditionne les réseaux trophiques supérieurs via la compétition entre individus d'un même niveau trophique pour l'accès aux ressources.

Dans le contrôle *top down*, l'abondance d'une population est régulée par les prédateurs. La prédation détermine la répartition de la biomasse dans les niveaux trophiques inférieurs.

La composition et l'organisation spatiale de la biodiversité présente dans les systèmes agroforestiers, à l'échelle de la parcelle ou à celle du paysage peuvent avoir des effets directs ou indirects sur les bioagresseurs. Elles peuvent ainsi modifier le développement, la reproduction et les comportements de recherche de la ressource des bioagresseurs (i.e., *bottom-up control*) ou augmenter l'abondance de leurs ennemis naturels (i.e., *top-down control*). La dynamique des populations de bioagresseurs résulte en effet d'interactions dynamiques avec l'environnement biotique et abiotique, qui se produisent au cours du temps et dans l'espace au sein de la parcelle et du paysage (Gaba *et al.*, 2015).

Dans le cas des stratégies *bottom-up*, la biodiversité associée aux cultures au sein des systèmes agroforestiers perturbe le repérage et la colonisation de l'hôte par le bioagresseur par un effet de dilution de la ressource. Elle réduirait aussi l'accès-

sibilité du bioagresseur à la ressource en favorisant la fragmentation des habitats. Dans les systèmes agroforestiers, la diversité végétale associée favorise également l'ombrage (au sens d'altérations microclimatiques) dans la parcelle (Beer *et al.*, 1997). L'ombrage est nettement perceptible dans ces systèmes où chaque strate agit comme un filtre sur les variables microclimatiques. Cet ombrage peut avoir un effet direct sur le développement du bioagresseur ou un effet indirect par le biais de son action sur la plante hôte. En effet, la réduction de la quantité de tissus sensibles aux bioagresseurs par l'augmentation de l'ombrage serait un des principaux mécanismes de réduction de la sensibilité des caféiers et des cacaoyers, respectivement à la rouille des feuilles et aux mirides ou à la maladie du balai de sorcière (Avelino *et al.*, 2011). La gestion de l'ombrage tient ainsi une place importante dans la gestion des bioagresseurs dans les systèmes agroforestiers.

Dans le cas des stratégies *top-down*, la biodiversité végétale influence indirectement les populations de bioagresseurs en favorisant le développement des ennemis naturels, à l'échelle de la parcelle ou du paysage (en le considérant comme une mosaïque d'habitats). Cette biodiversité végétale détermine l'abondance, la diversité et l'efficacité des communautés d'ennemis naturels via la fourniture de ressources (refuge, hôtes ou proies alternatifs, nourriture, etc.). En règle générale, la régulation écologique des bioagresseurs augmente avec la complexité du paysage (Evans, 2016). La composition et la configuration du paysage déterminent la disponibilité des ressources et leur accessibilité, par exemple par la présence de corridors biologiques ou au contraire de barrières physiques ou chimiques. Ces propriétés du paysage déterminent aussi la variabilité spatio-temporelle des populations de bioagresseurs et peuvent limiter ou retarder la colonisation des cultures.

Encadré 16.2 – Définition de « régulation naturelle des bioagresseurs »

La régulation naturelle des bioagresseurs résulte des processus assurés par la biodiversité pour contrôler les populations de bioagresseurs en diminuant le nombre d'individus et/ou leur impact sur les cultures.

Dans le cadre du projet Safse, les stratégies *bottom-up* et *top down* de régulation des bioagresseurs dans les systèmes agroforestiers tropicaux ont été étudiées à différentes échelles (arbre, parcelle et paysage) (fig. 15.1). Plusieurs études de cas de systèmes agroforestiers tropicaux ont permis d'explorer les mécanismes sous-jacents à la régulation des bioagresseurs. Il s'agit des systèmes suivants :

- à base de caféiers au Costa Rica, au Cameroun et au Kenya ;
- à base de cacaoyers au Cameroun dans des zones humides ;
- à base d'acacias dans les zones semi-arides au Sénégal.

Les mécanismes étudiés ont été entre autres :

- l'effet de la composition et de l'organisation spatiale de la biodiversité au sein des systèmes agroforestiers sur les bioagresseurs (voir chapitre 7, Ngo Bieng *et al.*) ;
- l'effet de l'ombrage sur le développement des bioagresseurs ;
- l'effet de la biodiversité végétale associée sur les communautés d'ennemis naturels et leur efficacité à réguler les bioagresseurs aux échelles de la parcelle et du paysage.

► Régulation *bottom-up* des bioagresseurs par la biodiversité végétale associée dans les systèmes agroforestiers

Effet de l'organisation spatiale de la biodiversité associée sur les bioagresseurs

Ngo Bieng *et al.* (chapitre 7) ont montré que l'organisation spatiale de la biodiversité végétale associée aux systèmes agroforestiers à base de cacaoyers permettait de réguler les bioagresseurs via des mécanismes complexes incluant la disponibilité de la ressource, l'effet de l'ombrage et les effets barrières physiques. L'étude des effets indépendants des variables de structure horizontale et verticale des arbres d'ombrage associés aux cacaoyers sur l'intensité de l'infestation permet une meilleure compréhension de l'effet de l'ombrage sur le cycle de vie de la maladie (Gidoïn *et al.*, 2013). Les effets de l'organisation spatiale des arbres d'ombrage sur la régulation des bioagresseurs ne seront pas traités spécifiquement dans ce chapitre de synthèse.

Effet de l'ombrage sur le développement des bioagresseurs

Les bioagresseurs sont plus ou moins sensibles aux variations du microclimat, en fonction de leurs caractéristiques de développement et de dispersion (Schroth *et al.*, 2000). Leurs réponses aux altérations microclimatiques induites par la diversité végétale associée ne sont donc pas forcément les mêmes. Une augmentation de l'intensité de l'ombrage diminue la température moyenne et augmente l'humidité relative moyenne de la parcelle (Avelino *et al.*, 2011). Ces modifications du microclimat peuvent affecter la dynamique des populations de bioagresseurs, leur incidence et leur action sur la culture. L'ombrage stimule de multiples mécanismes écologiques, en interaction avec le climat, dont les effets peuvent être antagonistes (négatifs, mais aussi positifs) sur les dynamiques des bioagresseurs (Ratnadass *et al.*, 2012).

Dans le cas des maladies fongiques, on peut en général distinguer deux phases principales dans le cycle de vie de l'agent pathogène : la dispersion des spores et leur germination. Généralement, la germination des spores dépend du microclimat, elle est favorisée par des conditions de forte humidité relative et donc par l'ombrage (Schroth *et al.*, 2000). La phase de dispersion du pathogène, quant à elle, dépend du microclimat et de son mode de dispersion. Par exemple, *Moniliophthora roreri*, l'agent pathogène de la moniliose du cacaoyer, se disperse par le vent. Si les conditions d'ombrage favorisent la germination, elles réduisent en revanche les mouvements d'air et augmentent l'humidité relative ; ce qui a pour conséquence d'augmenter le poids des spores et de défavoriser la dispersion de *M. roreri*. Il est donc difficile, dans ce cas, de statuer sur un effet positif ou négatif de l'ombrage sur l'intensité de la maladie. Il n'est pas rare que les arbres d'ombrage limitent la dispersion des agents pathogènes en modifiant physiquement l'environnement. Par exemple, la réduction de l'impact des gouttes de pluie peut réduire la dispersion des spores par réduction des éclaboussures (Avelino *et al.*, 2011). Dans le cas des ravageurs des cultures, il est également difficile d'établir des généralités, sachant que l'effet du microclimat

est dépendant des caractéristiques des ravageurs (Schroth *et al.*, 2000). Les arbres d'ombrage peuvent aussi représenter des barrières physiques au déplacement des insectes ravageurs.

Les effets de l'ombrage sur les services de régulation des bioagresseurs sont difficiles à établir, étant donné les effets antagonistes de l'ombrage sur ces biorégulateurs (chapitre 3). Dans le cadre du projet Safse, plusieurs approches ont été suivies pour mettre en évidence la régulation des bioagresseurs par l'ombrage dans les systèmes agroforestiers.

Pour étudier l'effet global de l'ombrage dans les systèmes agroforestiers, la première méthode proposée a consisté à décomposer cet effet sur les différentes parties du cycle de développement des bioagresseurs (chapitre 4). Cette méthode a été utilisée pour l'étude de l'effet de l'ombrage sur le pathosystème «rouille orangée-caféier». L'ombrage a tendance à favoriser les processus pré-infectieux et ainsi l'incidence de la maladie. Mais, il diminuerait aussi la sévérité en favorisant l'effet des ennemis naturels (*top-down*). L'ombrage et la diversité des arbres d'ombrage, caractérisés par leurs traits fonctionnels, auraient aussi des effets antagonistes sur la dispersion de la maladie (voir chapitre 3; Boudrot *et al.* 2016).

Une méthode complémentaire, fondée sur le développement de modèles épidémiologiques mécanistes de type sain-infecté-infectieux-retiré (SEIR¹), a été utilisée pour étudier l'effet de l'ombrage sur le pathosystème *Coffee berry disease* (CBD) - caféier (cas n° 1). Le CBD (anthracnose des baies) du caféier arabica, dû au champignon pathogène *Colletotrichum kahawae*, est un facteur de perte de récolte très important dans l'Ouest du Cameroun. Les arbres d'ombrage sont supposés réduire la dispersion par projection de propagules de la maladie (*splashing*) en formant une barrière contre la pluie (Mouen Bedimo *et al.*, 2008), réduisant ainsi l'intensité de l'impact des gouttes de pluie sur les caféiers. Néanmoins, les données recueillies au cours de deux années consécutives dans l'Ouest du Cameroun montrent que l'ombrage ne réduit pas forcément la maladie et peut même la favoriser. Le modèle SEIR permet de compartimenter la population d'individus hôtes selon leur état et d'étudier les flux d'individus entre les compartiments (paramètres de changement d'états). Dans le modèle développé, certains paramètres de changement d'états sont des fonctions de covariables environnementales (température, humidité relative et quantité de pluie journalière) impliquées dans la dynamique de développement de la maladie telles que la germination et la dispersion du pathogène. Ce modèle a ensuite été couplé à un modèle probabiliste d'observation afin d'inférer les paramètres de changement d'états et de déterminer l'impact des covariables environnementales sur ces paramètres. Les premiers résultats suggèrent que les différences de développement de la maladie à l'ombre et en plein soleil s'expliqueraient principalement par une meilleure germination des propagules à l'ombre qu'en plein soleil. Ces résultats s'expliquent notamment par des conditions de température et humidité plus favorables à l'ombre. Ces approches épidémiologiques sont appropriées pour distinguer les mécanismes affectés par l'ombrage et choisir la meilleure stratégie à mettre en place pour optimiser le contrôle d'un bioagresseur particulier.

1. Statut des fruits dans le modèle. Un fruit peut être sain. Si le fruit est infecté, il devient infectieux. Il doit alors être retiré, soit parce qu'il tombe ou parce qu'on l'enlève.

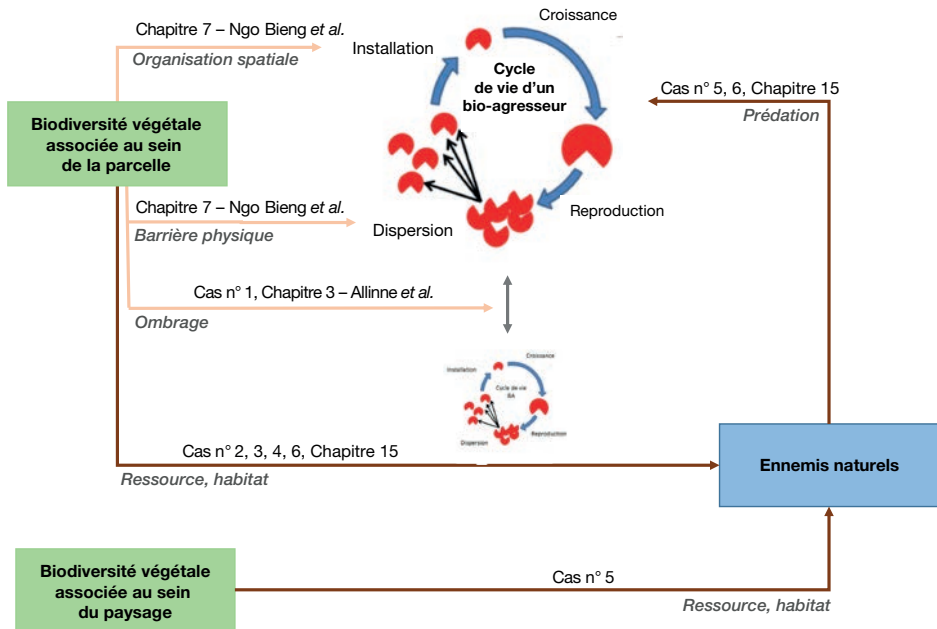


Figure 15.1. Synthèse de l'effet de la biodiversité végétale sur la régulation des bioagresseurs *via* les stratégies *bottom-up* et *top-down* à différentes échelles étudiées dans les cas d'étude.

Cas n° 1, système agroforestier à base de caféiers, Cameroun; cas n° 2 et n° 3, système agroforestier à base de cacaoyers, Cameroun; cas n° 4, système agroforestier à base de caféiers, Kenya; cas n° 5, système agroforestier à base de mil; cas n° 6, système agroforestier à base de caféier, Costa Rica.

À l'échelle des systèmes agroforestiers, il existe souvent un bioagresseur principal et plusieurs bioagresseurs secondaires en termes d'impact sur la culture qui peuvent avoir des effets indésirables considérables s'ils sont cumulés. La composition de ce cortège de bioagresseurs varie en fonction des conditions climatiques et micro-climatiques, elle peut être régulée par la gestion de l'ombage (chapitre 3). Cette approche « *multipest* » permet de prendre en compte les effets des interactions, positives ou négatives, que peuvent avoir le système de culture sur l'ensemble du pathosystème. Elle est nécessaire pour aborder les relations dégâts — dommages dans les systèmes agroforestiers — et pour mettre en place des recommandations permettant de réduire les pertes de production dans ces systèmes.

► Régulation *top-down* des bioagresseurs par la biodiversité végétale associée

Une grande diversité végétale au sein d'un agroécosystème augmente généralement la diversité et l'abondance des ennemis naturels que sont les prédateurs ou les parasitoïdes des bioagresseurs de la culture principale (Thies et Tschamtkke, 1999). C'est par exemple le cas dans les agroécosystèmes plurispécifiques, en comparaison des agroécosystèmes monospécifiques (Evans, 2016). Les plantes associées à la culture principale

attirent les ennemis naturels des ravageurs en fournissant du pollen ou du nectar, qui sont une source d'alimentation. Elles peuvent aussi procurer un habitat favorable pour l'installation des ennemis naturels par la fourniture de proies ou d'hôtes alternatifs (Thies et Tschardt, 1999). La présence de ces habitats dans le paysage est d'autant plus importante pour la biodiversité fonctionnelle que l'agroécosystème est simplifié et ne renferme pas une grande diversité de plantes associées à la culture principale, comme c'est souvent le cas dans les systèmes à base de cultures annuelles.

Choisis dans le cadre du projet Safse, les systèmes agroforestiers à base de plantes pérennes (caféiers ou cacaoyers) du Kenya, du Cameroun ou du Costa Rica contiennent un niveau de diversité végétale très important. Cette diversité attire une importante communauté d'ennemis naturels capables de réguler les populations de bioagresseurs. En se fondant sur cette hypothèse, l'évaluation des services de régulation fournis par ces systèmes agroforestiers à base de plantes pérennes s'est faite à l'échelle de la parcelle, sachant que les éléments paysagers ont un effet non négligeable sur les communautés d'ennemis naturels présents. À l'inverse, les systèmes de culture annuels généralement plus simples en termes de composition végétale, comme les systèmes à base de mil au Sénégal, nécessitent des échelles spatiales plus grandes pour atteindre le même degré de diversité et de complexité. Dans ce cas, l'étude des processus de régulation à l'échelle du paysage prend toute sa place. Cette démarche est aussi pertinente pour l'étude d'insectes ou d'agents pathogènes dotés d'une grande capacité de dispersion. Pour des organismes dont la dispersion est plus limitée, l'échelle de la plantation reste la plus appropriée pour étudier les services de régulation.

Dans le cadre du projet Safse, l'étude de la régulation naturelle des bioagresseurs dans les systèmes agroforestiers s'est faite en deux étapes. La première étape a consisté à établir le lien entre la composition végétale et les communautés d'ennemis naturels présentes. La deuxième étape a consisté à mettre en évidence l'efficacité de ces ennemis naturels à contrôler les bioagresseurs à partir des résultats des tests d'exclusion et d'étude des traits fonctionnels des ennemis naturels.

Effet de la diversité végétale sur les communautés d'ennemis naturels

Afin d'établir les liens entre la composition végétale et la composition en ennemis naturels des bioagresseurs, des approches d'écologie des communautés fondées sur l'étude des indices de diversité végétale, microbienne et animale à l'échelle de la parcelle ont été utilisées.

Les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers au Cameroun

La production du cacao est fortement contrainte par une maladie, la pourriture brune des cabosses causée par *Phytophthora megakarya*, et par un ravageur principal, *Sahlbergella singularis* (Miridae). *Phytophthora megakarya* est un agent pathogène qui attaque principalement les cabosses du cacaoyer. Il a une phase tellurique durant son cycle de développement, offrant des leviers d'action supplémentaires pour son contrôle.

Champignons antagonistes des agents pathogènes et mycorhizes. Dans les systèmes agroforestiers, l'augmentation de l'humidité relative sous ombrage favorise le développement de la maladie. Néanmoins, les arbres d'ombrage peuvent potentiellement agir comme des réservoirs de souches de champignons. Leur présence pourrait aussi influencer la diversité et l'abondance dans le sol de champignons antagonistes des agents pathogènes, d'une part, et de mycorhizes, d'autre part, en facilitant la colonisation mycorhizienne des cultures adjacentes (Ingleby *et al.* 2007). Les mycorhizes peuvent, dans certains cas, conférer une protection contre les maladies : soit directement par la compétition, soit indirectement en induisant des résistances ou en stimulant la croissance de la plante (Ten Hoopen et Krauss, 2016). Tchameni *et al.* (2011) ont montré que les champignons mycorhiziens arbusculaires et le champignon *Trichoderma asperellum* augmentaient la croissance et la résistance du cacaoyer contre *P. megakarya*.

Diversité des mycorhizes et des antagonistes de *P. megakarya*. Dans le cadre du projet Safse, l'effet de la diversité végétale — évaluée par la richesse spécifique, les indices de diversité et le type d'arbres — sur la diversité des mycorhizes et des antagonistes de *P. megakarya* dans le sol ont été étudiés (cas n° 2). L'hypothèse sous-jacente à cette activité est que les systèmes agroforestiers les plus riches en mycorhizes et en antagonistes auraient une meilleure résistance face à *P. megakarya*, se caractérisant par une incidence plus faible de la maladie dans les parcelles échantillonnées. Cette étude a été menée dans un réseau de 60 parcelles au sein desquelles des échantillons de terre ont été pris au pied des arbres et analysés en lien avec les caractéristiques physico-chimiques du sol. Le taux de mycorhization des cacaoyers a été significativement et positivement corrélé au taux de colonisation des racines des arbres associés dans toutes les parcelles étudiées ; ce qui témoigne d'une « relation » entre la mycorhization des essences associées et la mycorhization des cacaoyers. Le genre *Glomus* a été le plus abondant. Au niveau des antagonistes, les genres *Penicillium*, *Clonostachys* et *Trichoderma* ont été les plus abondants. Le pH a été le facteur clé expliquant l'abondance des antagonistes, plus nombreux dans les sols de pH = 6,5 que dans les sols de pH = 7. Des analyses préliminaires ont montré que les systèmes abritant plus d'antagonistes ont été plus productifs (rendement en kg de fèves saines). Néanmoins, cette corrélation n'était pas significative.

Communautés de fourmis. Dans les systèmes agroforestiers, la biodiversité associée, en particulier les arbres d'ombrage, peut servir de refuge et fournir des ressources aux fourmis (Perfecto *et al.*, 2014). Dans les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers du Cameroun, les communautés de fourmis sont très diversifiées (Tadu *et al.*, 2014). Les fourmis dominantes sont pour la plupart territoriales et colonisatrices. Cela peut avoir un effet négatif sur les autres groupes d'insectes qui partagent leur niche (prédation ou compétition par l'interférence pour l'espace). Plusieurs études ont mis en évidence le rôle de certaines espèces de fourmis, en particulier celles du genre *Oecophylla*, dans le contrôle de *S. singularis* (Ayenor *et al.*, 2007 ; van Wijngaarden *et al.*, 2007 ; Wielgoss *et al.*, 2014 ; Bagny Beilhe *et al.*, 2018).

L'activité conduite dans le cadre du projet Safse a consisté à étudier l'effet de la composition végétale (indices de diversité et types d'espèces) des systèmes agroforestiers sur la diversité des communautés de fourmis pouvant avoir un rôle dans la régulation des ravageurs du cacaoyer (cas n° 3). Les activités se sont déroulées dans

les plantations paysannes dans la région du Centre du Cameroun, dans une zone de 20 km². La composition des systèmes suit un gradient de complexité :

- des systèmes en cultures pures ;
- des systèmes agroforestiers traditionnels où le cacaoyer est associé à plus d'une dizaine d'espèces d'arbres forestiers et fruitiers ;
- des systèmes agroforestiers plus simplifiés où le cacaoyer est associé à une ou deux espèces d'arbres à haute valeur ajoutée (arbres fruitiers, palmier à huile, cocotier selon un plan d'organisation bien défini et régulier).

Au cours des échantillonnages, un accent particulier a été mis sur les fourmis arboricoles qui occupent la même niche écologique que les mirides. Les indices de richesse et de diversité de la biodiversité végétale associée et des fourmis au sein des systèmes agroforestiers ont été calculés afin d'établir les liens entre ces variables à l'aide de modèles linaires généralisés. Une caractérisation de l'environnement proche des systèmes agroforestiers a aussi été réalisée.

Les approches développées n'ont pas permis d'établir des liens clairs entre les niveaux de diversité végétale et de diversité des fourmis, compte tenu des pratiques existant dans ces parcelles paysannes et de la complexité des interactions au sein des communautés de fourmis. Les résultats ont montré que la régulation des ravageurs du cacaoyer liée aux fourmis ne serait pas diminuée dans les systèmes avec peu de diversité végétale associée (monoculture ou système avec une espèce associée) car ils bénéficieraient de l'influence de l'environnement proche composé de savane, de forêt galerie, et de systèmes agroforestiers avec une forte diversité végétale.

Les systèmes agroforestiers à base de caféiers au Kenya

Une approche spatialisée a été utilisée dans des systèmes agroforestiers à base de caféiers pour étudier les services de régulation du scolyte des baies de café *Hypothenemus hampei* (Scolytidae), ravageur principal du café (cas n° 4) à l'échelle mondiale (Vega *et al.*, 2009).

Les liens entre la diversité végétale, l'abondance des ravageurs et la diversité des parasitoïdes ont été établis à partir de corrélations spatiales. Dans la région de Murang'a, l'une des principales zones de production du café *Arabica* au Kenya, le café est souvent cultivé en association avec des arbres, en particulier *Grevillea robusta*, et de nombreuses espèces d'arbres fruitiers et forestiers. Les plantations de café de la zone sont fortement infestées par *H. hampei*, en particulier dans la zone basse de culture, entre 1 300 et 1 500 m d'altitude. Dans cette région, il existe une grande diversité d'ennemis naturels du scolyte des baies, principalement des hyménoptères parasitoïdes qui se développent aux dépens de ses œufs et de ses larves à l'intérieur des baies de café. Néanmoins, les processus qui favorisent leur présence n'ont pas été étudiés. Une évaluation spatio-temporelle des niveaux d'infestation par le scolyte et du taux de parasitisme a été réalisée à l'échelle de la parcelle. La distribution spatiale des scolytes est fortement structurée, alors que celle de l'espèce majoritaire de parasitoïde *Prorops nasuta* (Bethyridae) ne semble pas l'être. Étant donné les faibles effectifs des parasitoïdes, il n'a pas été possible d'établir des corrélations spatiales entre la présence des arbres et les taux de parasitisme.

Ce type d'approches fondées sur l'étude des facteurs environnementaux favorisant la présence d'ennemis naturels est important pour bien connaître la composition et la structure des communautés en lien avec la structure et la composition des systèmes agroforestiers. Mais, elles ne permettent pas réellement d'évaluer l'efficacité de la régulation naturelle dans ces systèmes pour réduire les populations de bioagresseurs. Des approches expérimentales ou d'écologie fonctionnelle sont nécessaires pour réellement identifier les leviers d'action possibles dans les systèmes agroforestiers.

Effet de la diversité végétale sur la régulation *top-down* des bioagresseurs

Les systèmes de culture à base de céréales et de légumineuses au Sénégal

La mineuse de l'épi, *Heliocheilus albipunctella* (Noctuidae), représente une contrainte majeure à l'intensification de la production de mil, causant jusqu'à 85 % de perte de rendement en grains. En l'absence de traitement insecticide sur le mil, l'action des ennemis naturels est une composante majeure de la régulation des populations du ravageur. Dans ces zones, l'agriculture est dominée par des systèmes de culture à base de céréales (mil) et de légumineuses (arachide et niébé). Les associations permanentes avec des arbres (*Faidherbia albida*) constituent une des solutions pour faire face au défi de l'intensification des systèmes de production et à la préservation de la biodiversité. Si l'amélioration de la fertilité des sols permise par ces systèmes agroforestiers a été démontrée, certains services de régulation, comme le contrôle des bioagresseurs, ont été très peu étudiés. Grâce à une structure complexe composée de strates et de milieux différents, les systèmes agroforestiers offrent aux arthropodes une grande diversité de niches écologiques dans le temps et dans l'espace qu'une simple mosaïque de cultures annuelles. Ils peuvent ainsi jouer un rôle de source ou de relais pour les populations de bioagresseurs, ou favoriser l'impact des ennemis naturels en leur offrant des ressources complémentaires, en particulier pendant la saison sèche.

Au sein du paysage. La gestion de ces habitats au sein du paysage constitue un levier pour favoriser la régulation naturelle des populations de bioagresseurs. Une première étape a donc consisté en l'identification des éléments du paysage, dont la végétation naturelle intervenant dans la régulation des populations de la mineuse de l'épi par les ennemis naturels (cas n° 5). Des images à très haute résolution spatiale (THRS) ont été utilisées pour cartographier et quantifier les éléments clés du paysage sur un territoire du bassin arachidier. De 20 × 20 km², ce paysage est centré sur le village de Dangalma dans la région de Diourbel (Soti *et al.*, 2018). Cinq éléments du paysage susceptibles d'affecter la régulation des populations de la mineuse de l'épi ont été retenus : l'indice d'abondance des parcelles de mil, l'indice de densité des arbres, l'indice de diversité de Shannon, l'indice de proximité des parcelles de mil et l'indice de proximité des parcelles d'arbres. Ces indices ont été calculés pour chaque année d'observation pendant deux ans à neuf échelles spatiales différentes, dans un rayon de 0,25 à 2,25 km autour des 90 parcelles de mil (unité d'échantillonnage).

Régulation naturelle de la mineuse du mil. En parallèle, la régulation naturelle de la mineuse du mil a été estimée expérimentalement à partir des manchons d'exclusion des ennemis naturels posés sur des épis-sentinelles infestés dans 45 parcelles d'observation (calcul du *Biocontrol service index*, BSI par Gardiner *et al.*, 2009). Pour chaque rayon autour des parcelles de mil, des modèles explicatifs de type modèle linéaire généralisé (GLM) ont permis d'identifier les variables paysagères ayant un effet sur la régulation naturelle. Les meilleurs modèles ont été sélectionnés sur la base de l'AIC (*Akaike information criterion*). Le modèle composé des indices de diversité des arbres — l'indice de diversité de Shannon et l'indice d'abondance des parcelles de mil dans un rayon de 1,75 km autour des parcelles de mil — s'est avéré le plus pertinent pour expliquer la régulation naturelle de la mineuse du mil. En outre, le *Biocontrol service index* augmente avec les indices de densité des arbres et de diversité de Shannon. Il diminue lorsque le paysage est dominé par des cultures de mil. L'abondance des habitats semi-naturels (contenant des arbres) au sein du paysage offrirait des habitats favorables aux ennemis naturels de la mineuse des épis et augmenterait le control biologique de ce ravageur (Thiaw *et al.*, 2017; Soti *et al.*, 2019).

Les systèmes agroforestiers à base de caféiers au Costa Rica

Une approche basée sur l'étude des traits fonctionnels des oiseaux a été développée pour étudier leur effet sur le contrôle du scolyte des baies (*H. hampei*) dans les systèmes agroforestiers à base de caféiers (Martínez-Salinas *et al.*, 2016) (cas n° 6). Un trait fonctionnel est une caractéristique mesurable d'un individu donné incluant des caractéristiques morphologiques, physiologiques, phénologiques ou comportementales.

Rôle des oiseaux insectivores. Des études récentes ont montré que des espèces d'oiseaux insectivores joueraient un rôle important dans le contrôle de ce ravageur (Karp *et al.*, 2013; Kellermann *et al.*, 2008). Karp *et al.*, (2013) ont notamment démontré la contribution des habitats adjacents (comme la forêt) pour renforcer le contrôle de ce ravageur via des effets de colonisation d'habitats à partir de parcelles adjacentes (*spill-over*). Cependant, le lien entre ces parcelles de forêts résiduels et les oiseaux, qui sont réellement des prédateurs de *H. hampei*, reste à établir. Au sein d'une communauté, les traits fonctionnels permettent d'étudier la valeur, la gamme, la distribution et l'abondance des traits des espèces qui la constituent.

Une étude a été menée pour évaluer l'effet des arbres d'ombrage sur la diversité fonctionnelle (DF) des oiseaux et l'effet de cette diversité aviaire sur l'infestation du scolyte des baies. Cette activité s'est déroulée en parcelle d'expérimentation au Catie, au Costa Rica. Dix caféiers ont été placés en cage pour exclure la prédation des oiseaux et dix autres caféiers voisins non protégés ont été suivis. Les niveaux d'infestation naturelle et manipulée (en plaçant des fruits infestés au pied des arbres suivis) ont été observés (Martínez-Salinas *et al.*, 2016). Des captures d'oiseaux ont été réalisées sur les dix emplacements. Il a été mis en évidence une interaction entre la période de l'année considérée et la couverture d'ombrage pour la diversité fonctionnelle aviaire. Par ailleurs, il a été prouvé que la diversité fonctionnelle aviaire est un prédicteur majeur du taux d'infestation du scolyte.

Il a donc été possible d'établir que la couverture d'ombrage intervenait dans les services de régulation des populations de scolyte via son action sur la diversité fonctionnelle des oiseaux. Dans ce contexte, la taille des arbres d'ombrage qui a lieu en milieu d'année, au moment où la plupart des scolytes sont en position de perforation des cerises de café, aurait tendance à réduire la régulation naturelle de ce ravageur par les oiseaux. L'étude de la diversité fonctionnelle au sein des communautés, qui colonisent les systèmes agroforestiers, est importante pour optimiser la gestion de ces systèmes agroforestiers et favoriser la conservation d'espèces utiles en leur sein.

► Conclusion et perspectives

Les approches décrites dans nos différents cas d'études ont bien illustré que les services de régulation des bioagresseurs fournis par la biodiversité végétale dans les systèmes agroforestiers étaient multiples et relevaient de processus complexes. Pour le développement de stratégies agroécologiques de gestion des bioagresseurs, une étape importante est l'intégration de ces connaissances dans des modèles de fonctionnement des systèmes agroforestiers prenant en compte les interactions avec l'environnement abiotique et entre communautés. Cette connaissance est indispensable pour actionner les leviers permettant d'optimiser ou de piloter les processus de régulation des bioagresseurs dans les systèmes agroforestiers (Gaba *et al.*, 2014; Gaba *et al.*, 2015).

L'emploi d'outils statistiques appropriés — tels que les analyses canoniques des redondances, les méthodes d'équations structurelles, les méthodes de régression par les moindres carrés partiels) — permettent d'expliquer et d'intégrer les interactions complexes dans les systèmes agroforestiers. Ces outils sont utilisés pour identifier les contributions relatives et jointes des mécanismes de régulation à différentes échelles (parcelle ou paysage) (voir chapitres 3 et 7; Gidoïn *et al.*, 2014). Ils pourraient servir de base à une première étape d'analyse des différentes composantes des services de régulation dans les systèmes agroforestiers, puis de déduction des leviers potentiels pour optimiser la gestion des bioagresseurs.

Si l'effet de la biodiversité végétale sur la régulation des bioagresseurs commence à être bien étudié, la relation plus complexe entre cette biodiversité et les pertes de production causées par les bioagresseurs a été peu étudiée dans le cas des systèmes agroforestiers complexes à base de cultures pérennes.

Pour optimiser la régulation naturelle des bioagresseurs au sein des systèmes agroforestiers et contrebalancer l'effet net sur les pertes de production, il faudrait considérer les compromis entre les services écosystémiques au sein des systèmes (chapitre 4; Allinne *et al.*, 2016). La compréhension et la gestion des interactions entre différents services devraient permettre d'obtenir des bénéfices importants pour les rendements à partir d'un investissement réduit en termes de gestion.

Les cas d'études présentés ici ont surtout servi à mettre en évidence des effets de la diversité végétale sur la régulation des maladies et ravageurs (de manière très globale). Mais, les résultats ne sont pas toujours tranchés car il y a beaucoup d'interactions à prendre en compte.

► Bibliographie

- Allinne C., Savary S., Avelino J., 2016. Delicate balance between pest and disease injuries, yield performance, and other ecosystem services in the complex coffee-based systems of Costa Rica. *Agriculture, ecosystems and environment*, 222: 1-12. Doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.001>
- Avelino J., Ten Hoopen G.M., Declerck F., 2011. Ecological mechanisms for pest and disease control in coffee and cacao agroecosystems of the Neotropics. In : Rapidel Bruno, DeClerck Fabrice, Le Coq Jean-François, Beer John (eds). *Ecosystem services from agriculture and agroforestry: measurement and payment*. Londres, Royaume Uni: Earthscan Publications, 91-117.
- Ayenor G.K., Huis A.V., Obeng O.D., Padi B., Roling N.G., 2007. Facilitating the use of alternative capsid control methods towards sustainable production of organic cocoa in Ghana. *International journal of tropical insect science*, 27: 85-94.
- Bagny Beilhe L., Piou C., Tadu Z., Babin R., 2018. Identifying Ant-Mirid Spatial Interactions to Improve Biological Control in Cacao-Based Agroforestry System. *Environmental entomology*, 47: 551-558.
- Beer J., Muschler R., Kass D., Somarriba E., 1997. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry systems*, 38: 139-164.
- Evans E.W., 2016. Biodiversity, ecosystem functioning, and classical biological control. *Applied entomology and zoology*, 51: 173-184. Doi: [10.1007/s13355-016-0401-z](https://doi.org/10.1007/s13355-016-0401-z)
- Gaba S., Bretagnolle F., Rigaud T., Philippot L., 2014. Managing biotic interactions for ecological intensification of agroecosystem. *Frontiers in ecology and evolution*, 2. Doi: [10.3389/fevo.2014.00029](https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00029)
- Gaba S., Lescourret F., Boudsocq S., Enjalbert J., Hinsinger P., Journet E.P., Navas M.L., Wery J., Louarn G., Malezieux E., Pelzer E., Prudent M., Ozier-Lafontaine H., 2015. Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for sustainable development*, 35: 607-623. Doi: [10.1007/s13593-014-0272-z](https://doi.org/10.1007/s13593-014-0272-z)
- Gardiner M., Landis D., Gratton C., DiFonzo C., O'neal M., Chacon J., Wayo M., Schmidt N., Mueller E., Heimpel G., 2009. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the northcentral USA. *Ecological applications*, 19: 143-154.
- Gidoïn C., Avelino J., Dehevels O., Cilas C., Bieng M.A.N., 2013. Shade tree spatial structure and pod production explain frosty pod rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica. *Phytopathology*, 104: 275-281. Doi: [10.1094/phyto-07-13-0216-r](https://doi.org/10.1094/phyto-07-13-0216-r)
- Gidoïn C., Babin R., Bagny Beilhe L., Cilas C., ten Hoopen G.M., Bieng M.A., 2014. Tree spatial structure, host composition and resource availability influence mirid density or black pod prevalence in cacao agroforests in Cameroon. *PLoS one*, 9:e109405. Doi: [10.1371/journal.pone.0109405](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109405) PONE-D-14-17577 (pii)
- Ingleby K., Wilson J., Munro R.C., Cavers C., 2007. Mycorrhizas in Agroforestry: spread and sharing of arbuscular mycorrhizal fungi between trees and crops: complementary use of molecular and microscopic approaches. *Plant and soil*, 294: 125-136.
- Karp D.S., Mendenhall C.D., Sandí R.F., Chaumont N., Ehrlich P.R., Hadly E.A., Daily G.C., 2013. Forest bolsters bird abundance, pest control and coffee yield. *Ecology letters*, 16: 1 339-1 347. Doi: [10.1111/ele.12173](https://doi.org/10.1111/ele.12173)
- Kellermann J.L., Johnson M.D., Stercho A.M., Hackett S.C., 2008. Ecological and economic services provided by birds on Jamaican Blue Mountain coffee farms. *Conservation biology*, 22: 1 177-1 185.
- Malézieux E., 2012. Designing cropping systems from nature. *Agronomy for sustainable development*, 32 (1): 15-29.
- Martínez-Salinas A., DeClerck F., Vierling K., Vierling L., Legal L., Vilchez-Mendoza S., Avelino J., 2016. Bird functional diversity supports pest control services in a Costa Rican coffee farm. *Agriculture, ecosystems and environment*, 235: 277-288.
- Mouen Bedimo J.A., Njiayouom I., Biéy D., Ndoumbe Nkeng M., Cilas C., Nottoghem J.L., 2008. Effect of shade on *Arabica* coffee berry disease development: Toward an agroforestry system to reduce disease impact. *Phytopathology*, 98: 1 320-1 325. Doi: [10.1094/phyto-98-12-1320](https://doi.org/10.1094/phyto-98-12-1320)

- Perfecto I., Vandermeer J., Philpott S.M., 2014. Complex ecological interactions in the coffee agroecosystem. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 45: 137-158.
- Ratnadass A., Fernandes P., Avelino J., Habib R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for sustainable development*, 32: 272-303.
- Schroth G., Krauss U., Gasparotto L., Aguilar J.A.D., Vohland K., 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agroforestry systems*, 50: 199-241. Doi: 10.1023/a:1006468103914
- Soti V., Lelong C., Goebel F.R., Brévault T., 2018. Designing a field sampling plan for landscape-pest ecological studies using VHR optical imagery. *International Journal of applied earth observation and geoinformation*, 72: 26-33.
- Soti V., Thiaw I., Debaly Z.M., Sow A., Diaw M., Fofana S., Diakhate M., Thiaw C., Brévault T., 2019. Effect of landscape diversity and crop management on the control of the millet head miner, *Heliocheilus albipunctella* (Lepidoptera: Noctuidae) by natural enemies. *Biological control*, 129: 115-122. Doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.10.006
- Tadu Z., Djiéto-Lordon C., Yede, Youbi E.M., Aléné C.D., Fomena A., Babin R., 2014. Ant mosaics in cocoa agroforestry systems of Southern Cameroon: influence of shade on the occurrence and spatial distribution of dominant ants. *Agroforestry systems*, 88: 1 067-1 079. Doi: 10.1007/s10457-014-9676-7
- Tchameni S., Ngonkeu M., Begoude B., Nana L.W., Fokom R., Owona A., Mbarga J., Tchana T., Tondje P., Etoa F., 2011. Effect of *Trichoderma asperellum* and arbuscular mycorrhizal fungi on cacao growth and resistance against black pod disease. *Crop protection*, 30: 1 321-1 327.
- Ten Hoopen G.M., Krauss U., 2016. Biological control of cacao diseases. In: Bailey Bryan A., Meinhardt Lyndel W. (eds). *Cacao diseases: a history of old enemies and new encounters*. Cham : Springer International Publishing, 511-566.
- Thiaw I., Soti V., Goebel F.R., Sow A., Brévault T., Diakhate M., 2017. Effect of landscape diversity on biocontrol of the millet head miner, *Heliocheilus albipunctella* (Lepidoptera: Noctuidae) in Senegal. *IOBC/WPRS bulletin*, 122: 38-42.
- Thies C., Tschardt T., 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285: 893-895. Doi: 7 732 (pii)
- van Wijngaarden P.M., van Kessel M., van Huis A., 2007. *Oecophylla longinoda* (Hymenoptera: Formicidae) as a biological control agent for cocoa capsids (Hemiptera: Miridae). *Netherlands entomological society meeting*, 18: 21-30.
- Vega F.E., Infante F., Castillo A., Jaramillo J., 2009. The coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* Ferrari (Coleoptera: Curculionidae): a short review, with recent findings and future research directions. *Terrestrial arthropod reviews*, 129-147.
- Wielgoss A., Tschardt T., Rumedé A., Fiala B., Seidel H., Shahabuddin S., Clough Y., 2014. Interaction complexity matters: disentangling services and disservices of ant communities driving yield in tropical agroecosystems. *Proceedings of the royal society of London B: biological sciences*, 281. Doi: 10.1098/rspb.2013.2144