



RÉPUBLIQUE DU BÉNIN
MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT
SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE



UNIVERSITÉ NATIONALE DES SCIENCES,
TECHNOLOGIES, INGÉNIERIE ET MATHÉMATIQUES
(UNSTIM) D'ABOMEY

ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE DE GÉNIE MATHÉMATIQUE ET
MODÉLISATION

Mémoire

pour l'obtention du diplôme d'Ingénieur de conception

Spécialité : **Mathématiques Appliquées et Modélisation**

Option : **Modélisation et Simulation Numérique (MSN)**

**Modélisation de l'effet de la diversité des plantes sur la gestion
agro-écologique des ravageurs par les prédateurs généralistes**

Rédigé par : Adébayo Jémisse KOUCHADE

Maître de mémoire :

Dr (MA) DASSOU G. Anicet

Tuteurs de Stage :

1- Dr PAGET Nicolas

2- Dr (HDR) TIXIER Philippe

Superviseur : Dr (MC) AKOWANOU Christian Djidjoho

Année académique 2020 - 2021

1^{ère} Promotion

L'Ecole Nationale Supérieure de Génie Mathématique et Modélisation (ENSGMM) n'entend donner ni approbation ni improbation aux opinions émises dans ce document. Les raisonnements et arguments reviennent donc à l'auteur.

APPROBATION

Nous certifions que le présent mémoire a été réalisé par l'auteur et exempt de tout plagiat. Il est arrivé à terme et peut être soutenu devant un jury.

Abomey, le

Signatures

Maître de mémoire :

Superviseur :

Dr. Anicet G. Dassou

Dr. Christian AKOWANOU

DÉDICACES

« Je dédie ce mémoire à mes parents, c'est le fruit de leur combat pour la réussite de leurs enfants.
Longue vie à vous! »

Jémisse Adébayo Kouchade

TABLE DES MATIÈRES

Dédicaces	iii
Résumé	x
Abstract	xi
1 Introduction Générale	1
1.1 Contexte et Justification	1
1.2 Problématique	3
1.3 Objectifs de l'étude	4
2 Revue bibliographique	6
2.1 Le bananier	6
2.2 Ravageurs	8
2.3 Modélisation et agro-écologie	11
2.4 Modèle spatialement explicite COSMOS	13
3 Matériel et méthodes	15

3.1	Zone d'étude	15
3.2	Collecte des données	16
3.3	Analyse statistique des taux de prédation de charançons dans un champ de bananier-maïs	21
3.4	Modèle mécaniste COSMOSPARK	27
4	Résultats et discussion	42
4.1	Résultats	42
4.2	Discussion	51
	Conclusion	54

TABLE DES FIGURES

2.1	Vue schématique d'un bananier à sa fructification et de ses rejets d'après CHAMPION, 1967	8
3.1	Situation géographique de la commune de Toffo	16
3.2	Protocole de proie sentinelle	17
3.3	Disposition de proie dans les champs	18
3.4	a) Le champ d'exposition et b) Photo de charançons attachés avant exposition dans le champ (source photo : photo personnelle).	19
3.5	a) Le charançon au début de son exposition dans le champ et b) Charançon consommé à 70% après 24h d'exposition dans le champ (source photo : photo personnelle).	20
3.6	Taux de prédation des charançons aux pieds des bananiers et des maïs dans les champs.	24
3.7	Taux de prédation prédit par GLMM en fonction de la complexité des champs. . .	25
3.8	Taux de prédation prédite par GLMM en fonction de la densité bananiers dans les champs.	26
3.9	Diagramme de classes du modèle COSMOSPARK. En gras, nous avons les modifications apportées à l'UML initial de COSMOS.	31

3.10	Les configurations du modèle. Les bananiers sont en blanc et les maïs en vert. Les charançons ont été disposés aux pieds de bananiers.	34
3.11	35
3.12	Suite des configurations du modèle. Les bananiers sont en blanc et les maïs en vert. Les charançons ont été disposés aux pieds de bananiers.	36
3.13	Organigramme du modèle de simulation examinant la relation entre l'organisation des parcelles et le taux de prédation.	38
4.1	Recherche d'une approximation du taux de mortalité quotidien avec les configurations d'expérience B0 et A1.	43
4.2	Recherche d'une approximation du taux de mortalité quotidien avec les configurations d'expérience A2 et A3.	44
4.3	Recherche d'une approximation du taux de mortalité quotidien avec la configuration d'expérience A4.	45
4.4	Analyse de la sensibilité du modèle COSMOSPARK pour les configurations d'expérience B0 et A1.	46
4.5	Simulation de la distribution du taux de croissance des ravageurs en fonction du temps.	48
4.6	Simulation de la distribution du taux de croissance des ravageurs en fonction du temps.	49
4.7	Simulation de la distribution du taux de croissance des ravageurs en fonction du temps.	50

LISTE DES TABLEAUX

3.1 Paramètres du modèle.	29
-----------------------------------	----

LISTE DES ABBRÉVIATIONS

IBM	I ndividual B ased M odel
COSMOS	COSMO polites S ordidus
COSMOSPARK	COSMO polites S ordidus PARK

RÉSUMÉ

Pour comprendre comment la biodiversité des plantes et sa configuration dans les agro-écosystèmes de bananiers influencent la régulation des populations de charançons par les prédateurs, il est important de tenir compte de la configuration spatiale des différentes espèces comportant l'écosystème environnemental. La modélisation multi-agent est une simulation informatique particulièrement bien adaptée pour représenter le phénomène. Un modèle individu-centré (IBM) nommé COSMOSPARK a été développé pour simuler la croissance de la population des *Cosmopolites Sordidus*, dans les champs de bananiers avec culture associée (maïs). Ce modèle est une extension du modèle COSMOS simulant l'épidémiologie du charançon du bananier *Cosmopolites sordidus*, un ravageur majeur des champs de bananiers. Le modèle COSMOS est basé sur des règles simples de déplacement local des adultes, de ponte des femelles, de développement et de mortalité et d'infestation des larves à l'intérieur des bananiers. COSMOSPARK intègre la prédation des adultes. Le paramètre du modèle a été estimé grâce à l'analyse des données du terrain et le modèle a été validé sur des hypothèses de prédation significative dans des graphiques avec une diversité complexe. COSMOSPARK a donc été utilisé pour tester différentes dispositions spatiales des bananiers et maïs sur la croissance de *C. sordidus*. La plantation de bananiers intercalés avec maïs a réduit la population des ravageurs. Notre modèle permet d'expliquer le facteur clé de la régulation des populations et de l'épidémiologie de ce ravageur tropical.

Mots clés : IBM, *Cosmopolites sordidus*, cultures associées, ravageur tropical

ABSTRACT

To understand how plant biodiversity and its configuration in banana agro-ecosystems influence the regulation of weevil populations by predators, it is important to consider the spatial configuration of the different species comprising the environmental ecosystem. Multi-agent modelling is a computer simulation that is particularly well suited to represent this phenomenon. An individual-based model (IBM) named COSMOSPARK has been developed to simulate the population growth of *Cosmopolites sordidus* in banana fields with associated crops (maize). This model is an extension of the COSMOS model simulating the epidemiology of the banana weevil *Cosmopolites sordidus*, a major pest of banana fields. The cosmos model is based on simple rules for local movement of adults, oviposition of females, development and mortality, and infestation of larvae inside banana plants. COSMOSPARK incorporates adult predation. The model parameter was derived from the analysis of field data and the model was validated on assumptions of significant predation in plots with complex diversity. COSMOSPARK was therefore used to test different spatial arrangements of banana and maize on the growth of *C. sordidus*. Interplanting banana with maize reduced the pest population. Our model explains the key factor in the population regulation and epidemiology of this tropical pest.

key-words : IBM, *Cosmopolites sordidus*, associated crops, tropical pest

INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Contexte et Justification

La biodiversité, est la variabilité des animaux, des végétaux et des micro-organismes au niveau des gènes, des espèces et des écosystèmes (FAO, 2002). Elle est nécessaire pour entretenir les fonctions essentielles telles que la structure et les processus de l'écosystème. Le contrôle biologique est à cet effet l'un des plus importants services écosystémiques associés à la biodiversité dans les paysages agricoles (WILBY et THOMAS, 2002; GURR, WRATTEN et LUNA, 2003; FIEDLER, 2008). Plus de 90 pour cent des insectes potentiellement nuisibles pour les cultures sont régulés grâce aux ennemis naturels provenant de ces exploitations agricoles avec des cultures diversifiées. De nombreuses méthodes de lutte contre les ravageurs, tant traditionnelles que modernes, reposent sur la diversité biologique (FAO, 2002). Les agroécosystèmes mixtes (cultures intercalaires, systèmes agrosylvopastoraux intégrés), caractérisés surtout par une complexité biologique et structurelle de leur système, sont généralement très productifs (FAO, 2002).

La gestion naturelle et efficace des pratiques culturales (association des culture, rotation, jachère, ...) modifie les réseaux trophiques des arthropodes et favorise l'abondance des prédateurs

généralistes (PYNOO et al., 2011, JEAN et LÉTOURNEAU, 2011). En effet, on tend plus vers une stabilité des systèmes de cultures associées dans le temps que les monocultures (MITCHELL, TILMAN et GROTH, 2002), ce qui influe sur la population et la densité des prédateurs généralistes. Dans ces systèmes multi-espèces, la concentration des ressources alimentaires végétales, l'obstacle physique que constitue le mélange de plantes de différentes espèces, ralentissent la dispersion des ravageurs ainsi que les possibilités de retrouver ses plantes hôtes (VINATIER, 2010;DASSOU et TIXIER, 2016.)

Au Bénin la production bananière est concentrée au Sud du pays sur de petites superficies et majoritairement en association avec d'autres cultures dont le maïs et des arbres forestiers et fruitiers (GASTON, 2017). Malgré les ravages du charançon de bananier *Cosmopolites sordidus* dans la sous-région et aux Antilles françaises, le constat est que ces derniers créent moins de dégâts dans les cultures de bananeraies du Bénin. Ce constat laisse penser un processus de régulation naturel impliquant la biodiversité agricole, forte caractéristiques des champs béninois.

Le charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* est le principal ravageur du bananier. Originaire du Sud – Est asiatique (Malaisie et Indonésie), le charançon s'est ensuite diffusé dans toutes les régions tropicales et subtropicales productrices de bananiers et plantains (GOLD, PENA et KARAMURA, 2001 ; MILLE et CAZÈRES, 2006). Les études ont montré que la diversité végétale influence les populations d'insectes en particulier les prédateurs généralistes de *C. sordidus* renforçant la régulation biologique (DUYCK et al., 2011 ; GANRY, 2004 ; DASSOU et TIXIER, 2016). Cependant, rare sont celles qui portent sur l'effet de l'organisation paysagère des cultures associées sur la régulation des *C. sordidus* au Bénin.

Ces mécanismes de régulation impliquent, en effet, de nombreux niveaux trophiques incluant généralement les végétaux, les herbivores et les prédateurs d'herbivores. Leurs interactions complexes limitent notre capacité à les prédire et les mobiliser étant donné que différents comportements au niveau individuel peuvent conduire à l'émergence de propriétés au niveau de la population (GRIMM et RAILSBACK, 2013). Afin de tenir compte des propriétés individuelles

des différents niveaux trophiques incluant la biodiversité, nous avons choisi une approche de modélisation basée sur l'individu (IBM) pour aider à expliquer les modèles de population observés (WINKLER et HEINKEN, 2007).

1.2 Problématique

Le charançon *Cosmopolite sordidus* (Germar, 1824) (Coleoptera : Curculionidae) est l'un des principaux ravageurs des bananiers, des bananiers plantains et du genre *Ensete*. La femelle pond des œufs au niveau du bulbe du bananier. Après éclosion, les larves causent d'énormes dégâts en creusant des galeries dans le bulbe. Les galeries creusées par les larves entraînent des perturbations physiologiques et fragilisent la plante qui tombe lors du passage d'un vent (TREVERROW, 1985). Plusieurs méthodes ont été développées pour lutter contre la dispersion de ce dernier. Parmi ces méthodes, nous avons la lutte chimique, courante dans les plantations commerciale, la lutte culturale, efficace pour empêcher l'établissement du charançon mais, ces méthodes ne sont pas toujours optimales et ont des conséquences sur l'environnement et la santé humaine. En plus de ces méthodes de lutte, plusieurs pratiques agricoles sont utilisées pour maintenir et améliorer la reproduction, la survie et l'efficacité des ennemis naturels (prédateurs et agents pathogènes) du charançon. De récentes études sur les agro-écosystèmes ont révélé que les prédateurs généralistes sont les plus impliqués dans le contrôle de charançon du bananier (DASSOU et TIXIER, 2016) en réduisant ainsi les dégâts du ravageur (DASSOU et al., 2015). Parmi ces prédateurs, les araignées, les forficules et les fourmis constituent les groupes les plus abondants dans ces systèmes de production (COLLARD et al., 2018, DASSOU et TIXIER, 2016). Les systèmes tropicaux diversifiés fournissent des habitats favorables au développement de ces prédateurs. Dans plusieurs agro-écosystèmes à base de bananiers, le maïs est souvent associés pour augmenter le revenu des producteurs. Mais, cette association constitue également un habitat favorable aux ennemis naturels du charançon du bananier. Dans cette étude portant sur

la modélisation de l'effet de la diversité des plantes sur la gestion agro-écologique des ravageurs par les prédateurs généralistes, nous avons cherché à comprendre le niveau de prédation de charançons du bananier par les prédateurs généralistes dans différentes configurations d'association de maïs avec le bananier afin de mieux appréhender comment la biodiversité des plantes et sa configuration dans les agro-écosystèmes de bananiers influencent la régulation des populations de charançons par les prédateurs. Nous avons approché à cet effet le problème réel par une simulation multi-agent afin de prendre en compte les propriétés individuelles au niveau de chaque entité intervenant dans ce processus agro-écosystémique.

1.3 Objectifs de l'étude

Bien que la possibilité d'une régulation des ravageurs grâce à la diversité biologique ait été souvent mentionnée dans plusieurs études, les mécanismes spatiaux influant l'efficacité de cette régulation ont été peu souvent abordés. L'objectif de ce mémoire est d'optimiser l'organisation spatiale des parcelles de bananiers et des cultures associées afin de maximiser la régulation de *C. sordidus*.

Le premier objectif spécifique de notre mémoire est de montrer l'effet de l'organisation spatiale et l'architecture des bananiers associés avec le maïs sur l'abondance du charançon du bananier et sa prédation dans les agro-écosystèmes des bananiers et plantains.

Notre deuxième objectif spécifique est de proposer à partir d'un modèle multi-agent des configurations spatiales d'associations de plantain et de maïs limitant les populations de charançons.

Pour atteindre notre objectif, nous avons adopté quelques hypothèses simplificatrices. L'hypothèse de notre mémoire est que la prédation de *C. sordidus* est plus importante dans les cultures associées (on s'intéresse ici à la prédation des adultes susceptibles de se déplacer). Nous supposons aussi que l'efficience de control de *C. sordidus* dépend de son abondance dans

le parcellaire hétérogène.

Pour comprendre le processus, on s'est d'abord appuyé sur la revue bibliographique, discutée dans le chapitre II. Ensuite, dans le chapitre III, nous procédons en premier lieu à une analyse statistique de notre jeu de données et simulons par la suite la régulation de la population des *C. sordius* à l'aide d'un modèle multi-agent nommé COSMOSPARK. Nos résultats sont discutés dans le chapitre IV et nous avons proposé des perspectives de recherche.

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

2.1 Le bananier

2.1.1 Origine

Originnaire du Sud-est asiatique, la banane (*Musa acuminata*) est retrouvée principalement de l'Inde à la Polynésie (LASSOUDIÈRE, 2010). Elle est le fruit d'une géante plante de la famille des Musaceae, le bananier plantain. Son centre de diversification semble être la Malaisie ou l'Indonésie (DANIELLS, 2001).

Le bananier est apparu pour la première fois en Afrique près de Zanzibar (Tanzanie, Afrique de l'Est) ou le Madagascar (RAEMAEEKERS, 2001). En Amérique, son implantation à commencer d'abord par la République Dominicaine en 1516 par des plants provenant des Iles Canaries et s'est poursuivie vers l'Amérique centrale et du Sud grâce à la migration et aux échanges de matériels végétaux, ce qui a permis l'introduction du bananier sur tous les continents dans des zones agro-écologiques très différentes (LASSOUDIÈRE, 2007).

2.1.2 Culture

Principalement produite en Afrique et en Amérique du Sud, les bananiers se multiplient de manière asexuée en produisant des rejets, jeunes plants qui se forment au pied de la plante mère (LASSOUDIÈRE, 2007).

En production, les jeunes bananiers sont souvent issus de culture *in vitro* afin d'éliminer les parasites et obtenir des plants sains. En effet, le bananier est principalement sensible aux nématodes, champignons et charançons (LASSOUDIÈRE, 2007).

La récolte des régimes de banane se fait généralement en moins d'un an après culture .

Avant la culture, la préparation de terrain passe par le défrichage, l'abattage systématique de tous les arbres, le tronçonnage et l'andainage, le piquetage et la trouaison.

2.1.2.1 Le piquetage de la parcelle

Le piquetage variant selon les variétés de plantes, le degré de fertilité du sol et des systèmes de culture, consiste à matérialiser les emplacements pour la trouaison avec les piquets.

- En culture pure, les écartements entre plants pour une densité de 1550 plants par hectare, selon les experts de (AGRICULTURE AU CAMEROUN, 2018), sont 3 m x 2 m (3 m entre les lignes et 2 m entre les plants) ou de 3,2 m x 2 m. En ligne double ou jumelée (1,8 x 2 m x 3,6 m), on a une densité de 742 plants par hectare.
- En culture associée, les écartements sont de 4 m x 4 m, soit 525 plants/ha et permet d'exploiter les espaces entre les pieds de bananier au premier cycle et de construire ensuite la plante à 4 porteurs au second cycle. Les écartements de 4 m x 2 m soit 1250 plants/ha permettent de cultiver d'autres cultures vivrières comme le maïs de manière permanente entre les lignes de bananier plantain.

2.1.2.2 La trouaison

Elle consiste à creuser des trous à l'emplacement des futurs bananiers, là où les piquets ont été plantés. Selon les experts de AGRICULTURE AU CAMEROUN, 2018, la trouaison doit se faire peu de temps avant la mise en terre des rejets pour éviter le remplissage des trous en cas de pluies importantes. Pendant la trouaison, les couches de terre de surface plus noire et riche en matière, et celle de profondeur généralement plus rouge, devront être maintenues séparément.

Les dimensions de 40 cm x 40 cm x 40 cm sont recommandées pour les rejets baïonnettes ou les PIF. Celles de 50 cm x 50 cm sont conseillées pour les souches à rejets ou à œilleton.

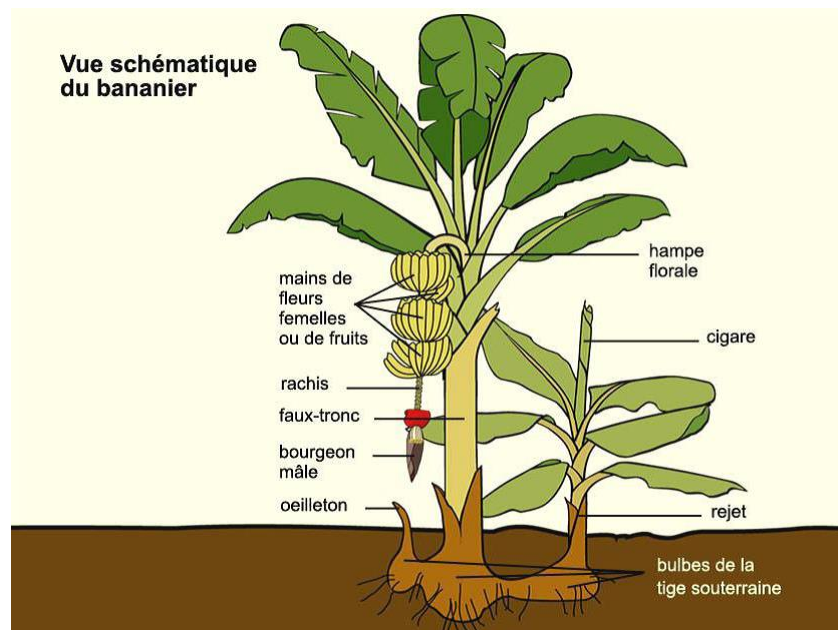


FIGURE 2.1 – Vue schématique d'un bananier à sa fructification et de ses rejets d'après CHAMPION, 1967

2.2 Ravageurs

Parmi les principaux ravageurs des bananiers, se trouvent les nématodes pouvant provoquer des dégâts significatifs selon le milieu et le lieu géographique (GOWEN et QUÉNÉHERVÉ, 1990). Le nématode *Radopholus similis* est le plus répandu (SARAH J.L. et STANTON, 1996). *Pratylenchus*

coffae et *Pratylenchus goodeyi* provoquent autant de dégâts mais sont moins répandus et relativement peu fréquents sur les bananiers (BRIDGE J. et SPEIJER, 1997). Tous ces nématodes ont un impact sur la production de bananes dans les tropiques alors que le nématode à spirale, *Helicotylenchus multicinctus*, provoque plus de dégâts dans la zone subtropicale (MCSORLEY et PARRADO, 1986). Le charançon, *C. sordidus*, est l'insecte qui est le plus répandu et a le plus grand impact sur les bananiers (GOLD, PENA et KARAMURA, 2001). Ses dégâts sont caractérisés par la présence de galeries dans les souches. Les attaques de charançons limitent alors les émissions racinaires, réduisent la vigueur des plants et retardent la floraison. La baisse des rendements est inévitable (jusqu'à 35%) (HOARAU, 2011).

2.2.1 Lutte contre le charançon du bananier

2.2.1.1 Lutte chimique

Les pesticides sont d'un grand secours. Leur utilisation a été forte entre 1950 et 1986, les pays en développement utilisant le quart de tous les pesticides consommés dans le monde. Toutefois, un emploi incorrect et excessif de ces produits peut contaminer aussi bien les denrées alimentaires que l'environnement et, dans certains cas, nuire à la santé des agriculteurs (FAO, 1996).

Jusqu'aux années 90, la principale technique de lutte contre le charançon était chimique. On retrouvait l'utilisation des fongicides et autres. Aux Antilles Françaises, le chlordécone, pesticide organochloré, était le plus utilisé (VILARDEBO et al., 1974), avant son interdiction en 1993 du fait de sa toxicité et de sa forte persistance.

2.2.1.2 Piégeage de masse

Le piégeage de masse consistant à placer des pièges à phéromones dans les bordures des parcelles afin de limiter la contamination des parcelles avoisinantes (RHINO et al., 2010) est

aussi un moyen de lutte contre les ravageurs mais, le rayon d'action des pièges et les facteurs influençant l'efficacité du piégeage sont encore méconnus et nécessitent des études approfondies afin d'optimiser la disposition spatiale des pièges à l'échelle de la parcelle, voire du réseau de parcelles.

Face aux pollutions graves liées à la lutte chimique, la résistance des ravageurs à ces méthodes de luttés et la non maîtrise des facteurs influençant l'efficacité du piégeage il urge de trouver de trouver une méthode alternative naturelle de lutte contre les ravageurs.

2.2.1.3 Régulation naturelle des populations du charançon du bananier

Les agroécosystèmes diversifiés fournissent de nombreux services à l'homme dont la régulation biologique. L'association des cultures est une pratique agricole qui favorise la diversité des plantes dans les agroécosystèmes, fournit des ressources alimentaires alternatives et structure les communautés des arthropodes. Elle favorise les prédateurs généralistes pour la régulation biologique des ravageurs (DASSOU, 2014).

La régulation des charançons par contrôle biologique a fait l'objet de plusieurs études (GOLD et S, 2000, COLLARD et al., 2018, DASSOU, 2014), bien que rare sont celles qui portent sur le Bénin.

Les études sont menées, sur les ennemis naturels du charançon *C. sordidus* afin d'identifier leur efficacité. Les ennemis naturels de *C. sordidus* sont les arthropodes, les nématodes entomopathogènes, ainsi que des champignons entomopathogènes (GOLD et S, 2000). Plusieurs coléoptères prédateurs qui se nourrissent des larves du charançon ont été identifiés dans son aire d'origine, l'Asie du Sud – Est. Toutefois des difficultés subsistent pour introduire ses ennemis naturels dans d'autres zones de production (GOLD et S, 2000). Par contre, l'utilisation des fourmis *myrmicines* *Tetramorium guinense* et *Pheidole megacephala* dans la lutte contre le charançon *C. sordidus* dans les plantations de Cuba ont connu une efficacité (GOLD et S, 2000). Les adultes et les larves du charançon dans les champs sont attaqués par les nématodes *entomopathogènes*

Steinermata et *Heterorhabditis spp.*, mais ne sont efficaces qu'en fortes densités du charançon.

Certaines espèces de fourmis sont connues pour être responsables d'une régulation des populations de *C. sordidus* (ABERA-KALIBATA et al., 2007; ABERA-KALIBATA, GOLD et VAN DRIESCHE, 2008; GOLD, PENA et KARAMURA, 2001), des taux de prédation pouvant aller jusqu'à 70%, comme il a été constaté à Cuba (PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998). Les fourmis du genre *Pheidole* ainsi que l'espèce *Ondotomachus troglodytes* sont capables d'extraire naturellement des œufs de charançons dans les bananiers. Il a été également observé à plusieurs reprises des fourmis *Pheidole* s'attaquant à des charançons adultes et les ramenant à leur nid (observation personnelle lors de la collecte des données).

De même, le *dermaptère* *E. caraibe*, prédateur généraliste des bananeraies de la Martinique, a été testé contre les charançons du bananier (COLLARD et al., 2018). Il a été constaté que l'abondance et l'activité des *dermaptères* semblaient dépendre fortement des types d'habitats : les résidus de bananiers apparaissant particulièrement plus favorables aux *dermaptères* que le sol nu (COLLARD et al., 2018).

Afin d'étudier le rôle de la biodiversité, il est important de déterminer quelles sont les cultures présentes dans un écosystème donné et les relations entre elles. Nous étudierons ici l'association de la culture de maïs dans les bananeraies de Toffo.

2.3 Modélisation et agro-écologie

Il existe différents types de modèles en écologie, chacun ayant ses avantages et ses limites. Les modèles les plus classiques sont des modèles agrégés, basés sur des équations différentielles ordinaires (EDO) ou partielles (EDP). Ces équations relient l'état d'un système à un instant t à des instants antérieurs. L'état du système est défini par une ou plusieurs variables quantitatives, parmi lesquelles des variables agrégées représentent le comportement d'un groupe d'individus,

comme la biomasse ou le nombre d'individus (HOLT, 1977; WATSON, STOCK et SARMIENTO, 2015). Les équations de Lotka-Volterra ont été mobilisées pour étudier l'interaction proie-prédateur dans le cadre du contrôle biologique des ravageurs. Le modèle macro est définie par les équations suivantes :

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x'(t) = \dot{x} = ax(t) - bx(t)y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y'(t) = \dot{y} = -cx(t) - bx(t)y(t) \end{cases} \quad (2.1)$$

x : nombre de proies

y : nombre de prédateurs

$dx(t)/dt$: variation du nombre de proies dans le temps

$dy(t)/dt$: variation du nombre de prédateurs dans le temps

a : taux de natalité des proies

c : taux de mortalité des prédateurs

b : taux de mortalité des proies lié à la prédation

d : taux de natalité des prédateurs lié à la consommation de proies.

De multiples arthropodes peuvent envahir une bananeraie grâce aux cultures associées. Un modèle spatialement explicite permettrait de prendre en compte l'effet des différents arthropodes rencontrés sur les bioagresseurs.

Les modèles individu- ou agent-centrés (IBM ou ABM) sont des approches de résolution de problème ascendantes (« bottom-up ») dans lesquels chaque entité du système est représentée par un individu se comportant de manière indépendante des autres (FACHADA et al., 2015). Nécessitant une implémentation informatique, ce type de modèle est apparu après les travaux de SCHELLING, 1969. Suite à l'augmentation de la puissance des ordinateurs (GRIMM et RAILSBACK, 2013), le modèle s'est généralisé à partir de quatre courants de recherche différents : l'écologie, l'informatique et l'ingénierie, les sciences cognitives et les sciences sociales (TANG et BENNETT, 2010)

Les systèmes multi-agents permettent une prise en compte de l'hétérogénéité des interactions

avec des taux de contact local contrairement aux systèmes d'équations différentielles. Aussi, le déplacement des ravageurs est localisé vers un voisinage proche tandis que les systèmes d'équations différentielles ne prennent pas en compte le déplacement des agents.

Le développement d'un modèle de simulation de l'épidémiologie de *C. sordidus*, combiné avec des modèles de croissance végétale a permis d'améliorer l'arrangement spatial des parcelles et les stratégies de piégeage, en lien avec les mouvements du ravageur et leur dépendance à la qualité de l'habitat travers le modèle COSMOS (VINATIER, 2010).

Le modèle développé est un modèle individu centré multi-agent. La création d'un système multi-agents consiste à reproduire un monde artificiel qui ressemble au monde observé - c'est-à-dire qu'il est composé de différents acteurs - à des fins expérimentales. Chaque agent est représenté comme une entité informatisée indépendante capable d'agir localement en réponse à des stimuli ou à la communication avec d'autres agents.

2.4 Modèle spatialement explicite COSMOS

Le modèle COSMOS, vise à simuler l'épidémiologie spatiale de *C. sordidus* à long terme en décrivant la dynamique de sa population et l'infestation des plantes hôtes qui en résulte. Le modèle considère tous les stades de l'insecte simultanément et suppose qu'il existe des variations individuelles de comportement en fonction de chaque stade de développement. Le modèle fonctionne selon l'hypothèse que la distribution des populations et des attaques de *C. sordidus* dans les champs de bananiers peut être modélisée selon des règles épidémiologiques identifiées au niveau individuel et calibrées à partir de la littérature. Le modèle COSMOS, comme le modèle SIMBA-NEM, centré sur les nematodes et le modèle SIMBA-CC sur les plantes de couvertures (TIXIER et al., 2008; TIXIER et al., 2004), vise à combler le fossé entre l'écologie comportementale individuelle et la dynamique des populations (DEANGELIS, ROSE et HUSTON, 1994). Il a été validé en comparant les sorties du modèle avec les données de terrain. Enfin, COSMOS a été utilisé

pour tester comment les schémas de plantation et l'hétérogénéité spatiale des stades de la plante, résultant de la variabilité de l'apparition des draigeons au cours des cycles de culture, pouvaient modifier le temps nécessaire à la colonisation de l'ensemble de la parcelle et le niveau des dégâts pendant trois cycles de culture, lorsque la population initiale de charançons était distribuée le long d'un côté de la plantation.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1 Zone d'étude

Pour mener notre étude, nous avons choisi la zone de production bananière de Toffo. Cette zone a été choisie, surtout, à cause de la diversité des champs de bananier. On y retrouve d'autres cultures associées telles que le maïs, la canne à sucre, le niébé, le papayer, l'oranger...

La commune de Toffo concernée par notre étude est située dans la zone septentrionale du département de l'Atlantique avec une superficie de 492 km^2 environ 15% de la superficie du département, et 0,42% de la superficie totale du Bénin. Elle est limitée au Nord par la commune de Zogbodomey dans le département du Zou, au Sud par la commune d'Allada, à l'Est par la commune de Zè (au Sud-Est) et à l'Ouest par le fleuve Couffo servant de frontière naturelle avec la commune de Lalo dans le département du Couffo. La commune de Toffo est subdivisée en 10 arrondissements, renfermant au total en 54 villages. Le chef-lieu de la commune est l'arrondissement de Toffo-centre situé à environ 81km de Cotonou (ADJOVI, 2006).

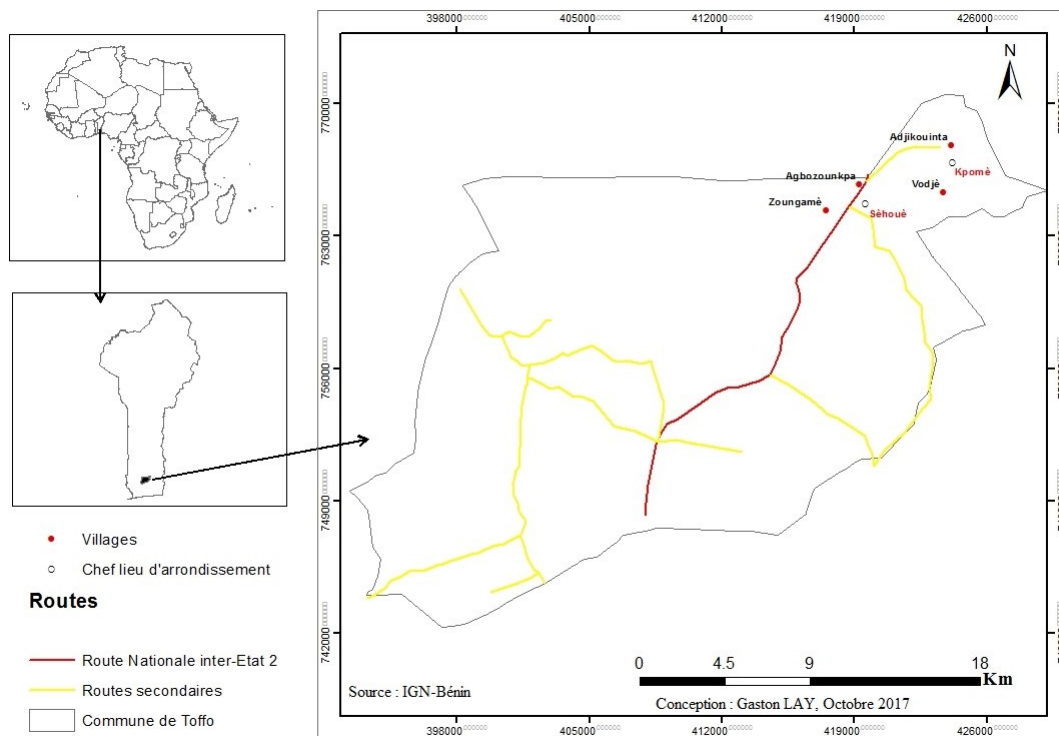


FIGURE 3.1 – Situation géographique de la commune de Toffo

3.2 Collecte des données

Nous utilisons dans ce travail comme données, les mesures de prédateurs journalières dans les champs de bananiers de Toffo allant de 15 août au 5 septembre 2021. Ces données sont obtenues par protocole de proie sentinelle (RICCI et al., 2017).

3.2.1 Protocole de « proie sentinelle »

Le principe d'une proie sentinelle est d'exposer aux prédateurs des proies et de mesurer la proportion de proies consommées après un temps donné. Ici, nous utilisons des charançons vivants que l'on entrave avec un petit fil de pêche, lui-même fixé au sol. La mesure consiste à noter la présence ou l'absence du charançon après 24h d'exposition. On dispose des petits

morceaux de feuilles de bananier pour offrir un abri au charançon, mais pas trop grand pour qu'ils restent exposés à certains moments (par exemple 4 morceaux de 4cm de côté).

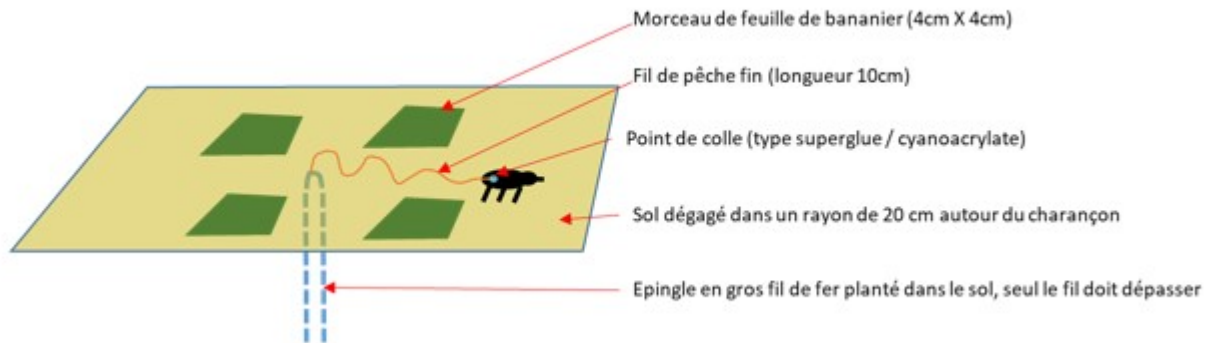


FIGURE 3.2 – Protocole de proie sentinelle

Une estimation du ratio de prédation peut être obtenue en confinant la proie et les prédateurs dans une cage placée au champ en conditions réelles. La limite de cette méthode est qu'elle ne donne pas d'indication sur la nature des prédateurs, elle ne donne qu'une estimation globale du ratio de prédation aux pieds des bananiers et des maïs, tous prédateurs confondus (MOLLOT et al., 2012).

3.2.1.1 Méthodologie

Afin de simplifier l'approche, les cultures associées ont été restreintes à une culture la plus couramment rencontrée dans la zone étudiée (le maïs). Nous utilisons donc une approche par proies sentinelles afin d'estimer la prédation des adultes. La proie sentinelle a été déposée toujours à la même distance du bananier et de la plante associée. Nous procédons ensuite à la campagne de mesure de la prédation sur un réseau de parcelles avec à chaque fois la quantification de la prédation en zone proche des bananiers ou proche de la culture associée, en faisant à chaque fois des mesures appariées (bananier & culture associée).

Vingt parcelles diversifiées (on observe la présence du maïs avec d'autres cultures telles que la canne à sucre, le niébé, le papayer, l'oranger...) ont été explorées avec cinq couples de charançons

par parcelle. Les parcelles ont une longueur d'au moins 25m de côté afin de réaliser les mesures plus au centre pour limiter les effets de bord. La mesure dure 24 heures.

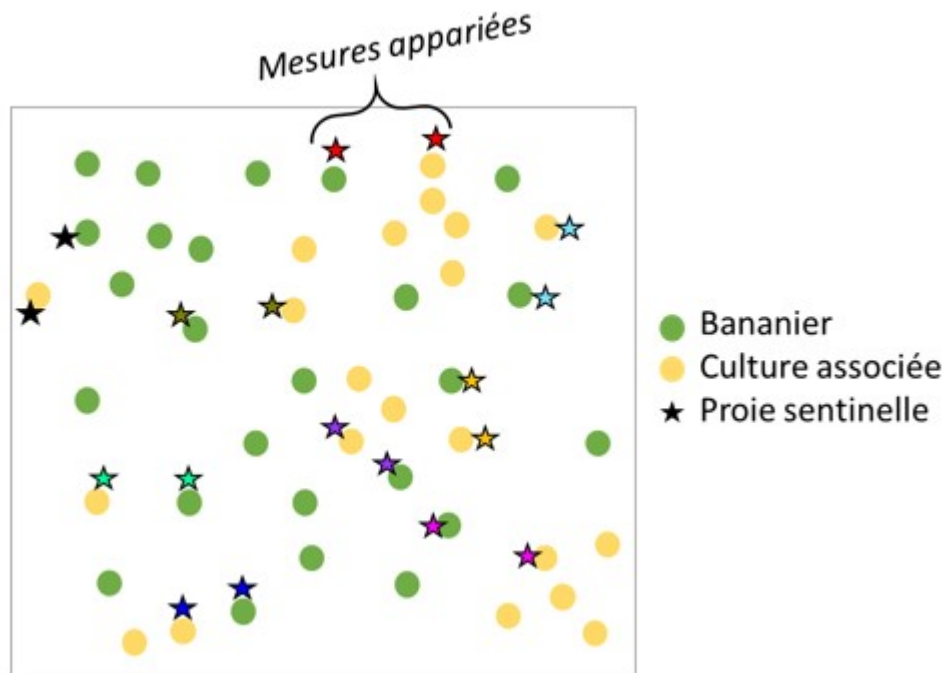


FIGURE 3.3 – Disposition de proie dans les champs

La figure 3.3 montre un aperçu du protocole de proie sentinelle dans les champs considérés. Notons que les proies ont été déposées par couple au hasard dans les champs.

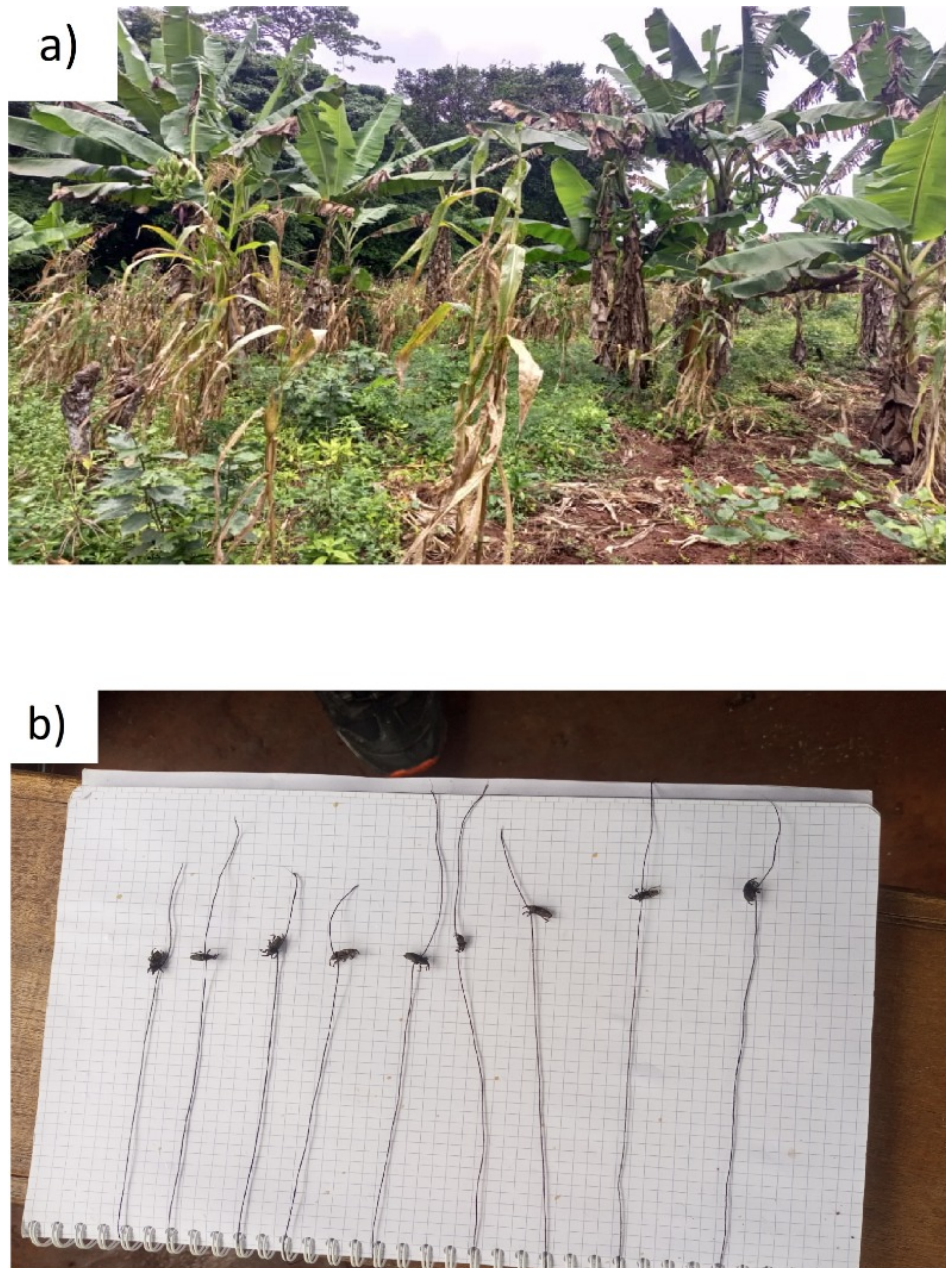


FIGURE 3.4 – a) Le champ d'exposition et b) Photo de charançons attachés avant exposition dans le champ (source photo : photo personnelle).

La figure 3.4-a présente un champ d'expérience parmi les 20 considérés. Dans la figure 3.4-b, les charançons sont attachés au départ avec du fil de couture pour être attachés au pied des bananiers et maïs.

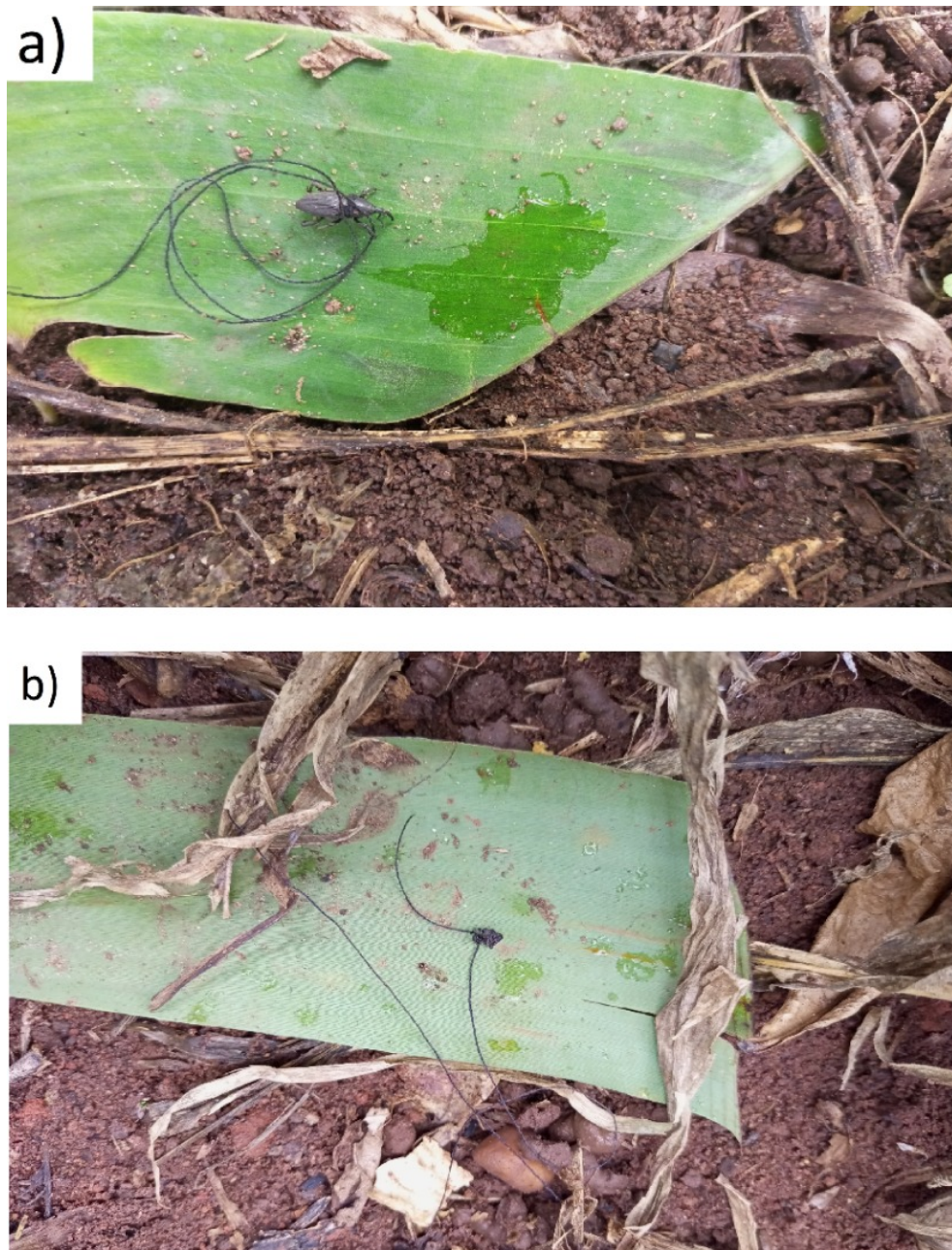


FIGURE 3.5 – a) Le charançon au début de son exposition dans le champ et b) Charançon consommé à 70% après 24h d'exposition dans le champ (source photo : photo personnelle).

Les charançons ont été par la suite disposés au pied des bananiers et des maïs (figure 3.4-a).Après 24 heures d'exposition dans les champs, le charançon de la figure 3.4-b a été mangé.

3.3 Analyse statistique des taux de prédation de charançons dans un champ de bananier-maïs

Une base de données a été analysée dans le but de s'informer sur le ratio de prédation entre les cultures de bananiers et maïs. Toute l'analyse statistique a été réalisée avec le logiciel R CORE TEAM, 2021. Ce choix repose sur l'accessibilité du logiciel, ses mises à jour et l'accès à de nombreux packages (utilisation notamment des packages lme4 BATES et al., 2015, sjPlot LÜDECKE, 2021 et emmeans LENTH, 2021).

L'hypothèse d'indépendance des données n'étant pas vérifiée, le modèle choisit est donc le modèle linéaire mixte généralisé (GLMM) (ZUUR et al., 2009). Ce modèle est une extension du modèle linéaire généralisé permettant la corrélation entre les observations et des données imbriquées.

Le seul effet aléatoire considéré est le champ. Pour ce faire, nous utiliserons les groupes déterminés dans les champs, ce qui nous permettra de regrouper des états initiaux similaires. Le jeu de données tiré du protocole présente des données sur la régulation naturelle du charançon du bananier dans 20 parcelles de bananiers et maïs à Toffo. La prédation (Pred) a été mesurée pour cinq (5) couples de charançons sur chacune des 20 parcelles (champ) pour un total de 200 observations. La variable density (densité) mesure la densité de chaque parcelle en bananiers par rapport à la densité moyenne, tandis que la complexité de l'agro-écosystème est mesurée à l'échelle de la parcelle.

Les autres cultures souvent rencontrées sur les parcelles étant des tecks, papayers, orangers et palmiers. La complexité agro-écologie a été calculée comme une variable de niveau qui exprime le nombre de cultures retrouvées dans la parcelle. La complexité est initialisée à 1 pour toutes les parcelles à cause de la présence du maïs. La complexité est donc la somme des variables binaires (absence ou présence des autres cultures sur une parcelle donnée)

Puisque la prédation représente une variable binaire (prédation ou pas) des charançons dans une parcelle, nous pouvons modéliser cette réponse par une régression binomiale, avec un effet fixe de la densité et un effet aléatoire du champ sur les deux coefficients. Le modèle suivant est appliquée sur nos données

$$\text{logit}(P_{ij}) = \alpha + \beta_0 * \text{cult}_{ij} + \beta_1 * \text{density}_{ij} * \text{complexité}_i + \beta_2 * \text{champ}_i \quad (3.1)$$

La notation logit correspondant au lien logistique (zuur2009mixed), P_{ij} est la probabilité que le charançon j du champ i et de complexité i soit mort par prédation, cult_i nous indique la plante hôte du charançon (s'il s'agit d'un bananier ou du maïs), complexité_i identifie la complexité agro-écologique et champ_i identifie la parcelle, density_{ij} est la densité de bananiers dans les champs.

La significativité des variables du modèle est testé en les supprimant à tour de rôle afin de comparer deux à deux le critère d'information d'Akaike (AIC) du modèle initial avec celui des sous-modèles. L'AIC mesure la qualité d'ajustement et la complexité du modèle (ZUUR et al., 2009) et est défini par l'équation suivante :

$$AIC = -2\ln(L(\theta)) + 2K \quad (3.2)$$

avec K le nombre de paramètres et θ , la vraisemblance maximisée du modèle.

Pour chaque test réalisé, le seuil de significativité est de 0,05.

3.3.1 Résultats et discussion

Single term deletions

Model:

```
pred ~ cult + density * complexity + (1 + density | champ)
      npar    AIC    LRT Pr(Chi)
<none>                274.01
cult                  1 279.88 7.8719 0.005021 **
density:complexity    2 270.03 0.0214 0.989347
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

L'AIC pour le modèle dans lequel aucun terme n'est supprimé est de 274.01. En supprimant la variable nominale cult (culture) de ce modèle, l'écart augmente à 279.88, soit une variation de 5.87. La variation de déviance pour le GLM binomial est distribuée par un chi carré avec 1 degré de liberté et a une p-value inférieure à 0,01, ce qui signifie que le terme est significatif. En supprimant le terme d'interaction seul, on observe une réduction de 3.98 de l'AIC et qui n'est pas significatif.

Pour avoir une idée de ce que fait le modèle, nous avons voulu visualiser les valeurs prédites.

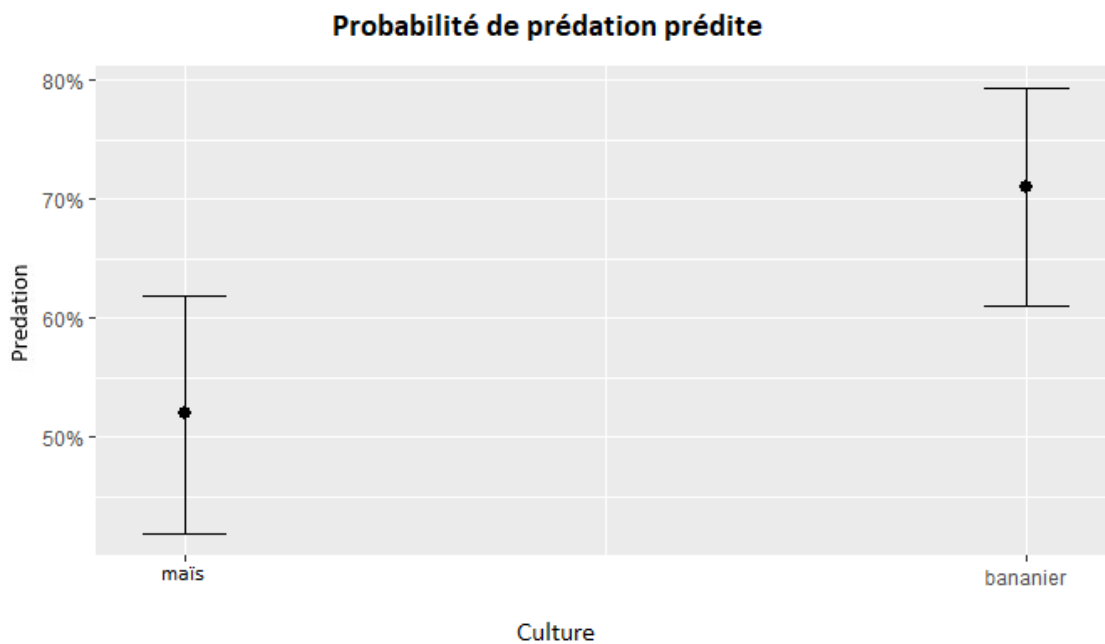


FIGURE 3.6 – Taux de prédation des charançons aux pieds des bananiers et des maïs dans les champs.

la figure 3.6 nous informe sur le taux de prédation des ravageurs aux pieds des bananiers et des maïs. La moyenne aux pieds des maïs est d'environ 52% et 71% pour le bananier. L'exposition de proies sentinelles est une technique relativement biaisée par rapport à la prédation naturelle de ravageurs (proies mortes, messages d'odeurs agrégation ou surexposition plus ou moins volontaire des proies) RICCI et al., 2017. Ceci nous amène à considérer un rapport de prédation entre le taux de prédation au pieds des bananiers et des maïs et ceci sur une durée de vie des charançons. Nous considérons donc un ratio de 52/71.

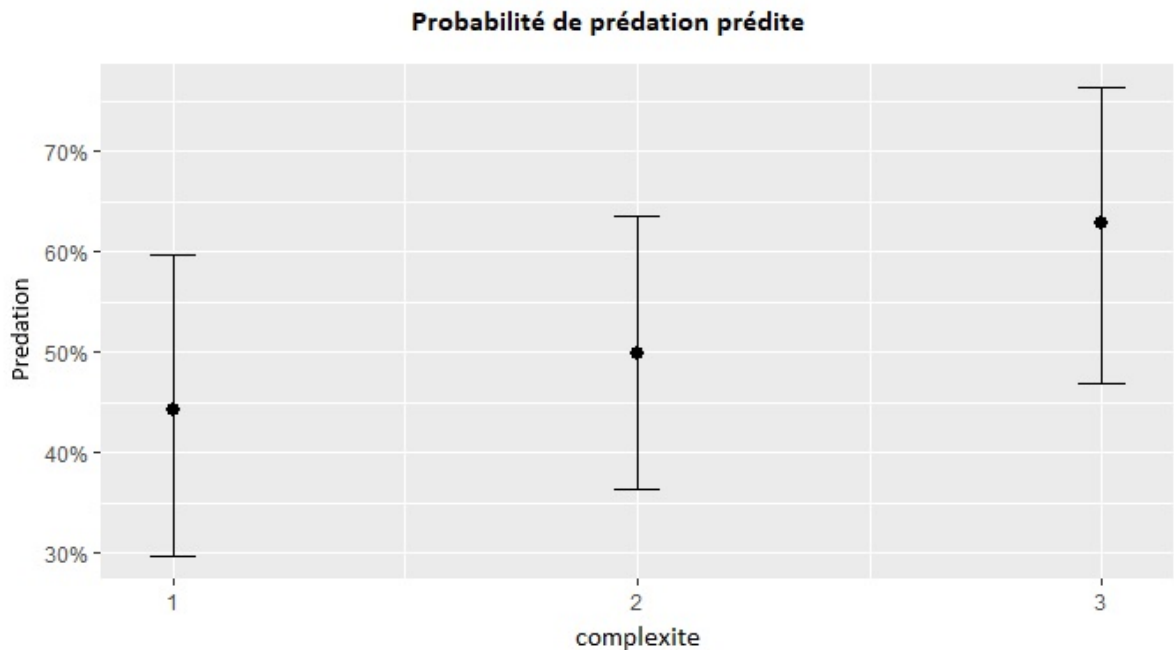


FIGURE 3.7 – Taux de prédation prédit par GLMM en fonction de la complexité des champs.

De ce graphique, on retient que dans les champs de bananiers et maïs uniquement (complexité = 1), il y a un taux moyen d'environ 0.45 de prédation pour un charançon donné (ce taux peut varier entre 0.3 et 0.6). Le taux moyen augmente au fur et à mesure que la diversité des parcelles devient plus complexe. Tout ceci conforte l'hypothèse d'une régulation de charançons importante dans les champs avec les cultures associées (diversité agro-écologique complexe). ÖSTMAN, EKBOM et BENGTTSSON, 2001 et de CHAPLIN-KRAMER et al., 2011 font ressortir que dans la plupart des situations, les paysages plus complexes, comportant davantage d'habitats semi-naturels, sont associés à une plus grande abondance et à une plus grande diversité d'ennemis naturels, ce qui augmente donc la probabilité de prédation des ravageurs.

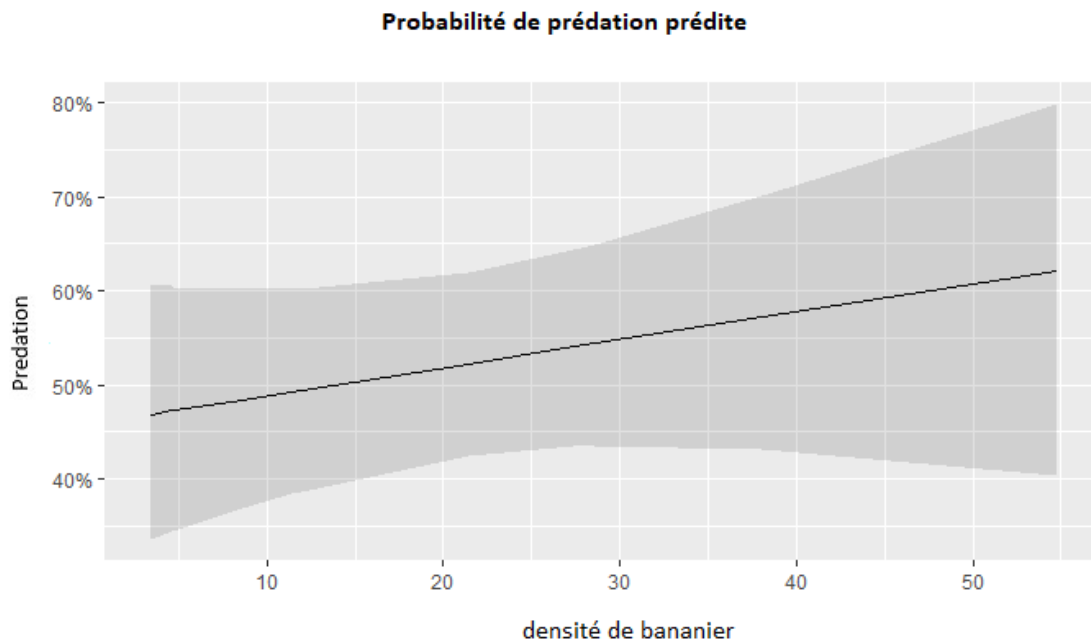


FIGURE 3.8 – Taux de prédation prédite par GLMM en fonction de la densité bananiers dans les champs.

La figure 3.8 nous montre le taux de prédation des ravageurs en fonction de la densité de bananiers dans les champs. On constate une tendance de moyenne linéaire qui croît avec la densité. En effet, la lutte par les ennemis n'est efficace qu'en présence d'une forte densité des ravageurs (GOLD et S, 2000). On fait donc l'hypothèse que plus le champ est dense, plus on est susceptible d'avoir une forte densité de ravageurs aussi. Optimal foraging theory, modèle d'écologie comportementale qui permet de prédire le comportement d'un animal lorsqu'il recherche de la nourriture, suppose que le prédateur cherche à obtenir le plus de ressources tout en minimisant le temps passé à chercher sa proie (DAVIES, KREBS et WEST, 2012). L'évolution des prédateurs vers le spécialisme ou le généralisme peut donc dépendre de la quantité de proies disponible. L'optimal foraging prédit que lorsque la ressource optimale est abondante, les prédateurs ont tendance à se spécialiser sur cette ressource, car ils perdent peu d'énergie à chercher leur proie optimale (DAVIES, KREBS et WEST, 2012).

3.3.2 Conclusion

Dans le but de lutter contre les ravageurs, la complexité de l'agrosystème s'est avérée comme un bon moyen de régulation naturelle. De plus, ces qualités en tant qu'un service de régulation biologique ont déjà été appréciées dans d'autres études. Nous nous basons donc, sur le ratio de prédation pour proposer un modèle mécaniste simulant la prédation des *C. sordidus*. pour différentes configurations d'association de culture de bananier avec le maïs.

3.4 Modèle mécaniste COSMOSPARK

Le modèle vise à simuler les pratiques agricoles et son environnement animal et végétal dans le but de prédire l'évolution des populations de bioagresseurs et d'éviter leur installation. Nous nous sommes intéressés ici aux bananiers intercalés avec le maïs et à leur ravageur principal, le charançon *Cosmopolites sordidus*. Le modèle Cosmospark basé sur les individus a été implémenté dans NetLogo (TISUE et WILENSKY, 2004), et sa description est détaillée en utilisant le protocole ODD (GRIMM et al., 2010; GRIMM et RAILSBACK, 2013).

3.4.1 Description et paramétrage du modèle

Le modèle est basé sur des données de présence-absence de charançons dans un ensemble d'habitats. Ces données instantanées sont collectées sur une seule génération (les adultes) et sont supposées représenter le quasi-équilibre de la dynamique des métapopulations. L'objectif de la modélisation est d'ajuster la fonction d'incidence aux données instantanées observées, afin d'obtenir des estimateurs des paramètres du processus spécifique aux *C. sordidus*. Une fois ces paramètres connus, le modèle peut être utilisé pour prédire les probabilités de prédation spécifiques à l'habitat pour une configuration particulière de l'habitat. Ainsi, les taux de prédation

peuvent-être prédits pour chaque type d'habitat. Cette prédation est supposée se produire au hasard pour chaque habitat.

TABLE 3.1 – Paramètres du modèle.

Description	Code	Valeur	Intervalle utilisé pour l'analyse	
			de la sensibilité	références
Adult				
Sex-ratio (male :female)	–	1 :1	–	GOLD, PENA et KARAMURA, 2001
Sexual maturity for females after emergence (days)	SM	34.5	33-36	CUILLÉ, 1950
Probability of egg-laying on maiden sucker compared to flowered plants	OMPS	0.11	0.08-0.13	ABERA-KALIBATA, 1997
Probability of egg-laying on preflowered plants compared to flowered plants	OPPF	0.41	0.39-0.46	ABERA-KALIBATA, 1997
Number of adults per week necessary for density-dependent effect on fecundity	DE	20	10-33	ABERA-KALIBATA, 1997
Number of eggs per week per female without density-dependent effect	FH	2.7	1.7-3.2	KOPPENHÖFER, 1993
Number of eggs per week per female with density-dependent effect	FL	0.8	0.6-1.1	ABERA-KALIBATA, 1997
Maximum lifespan of adult (days)	ML	748	542-748	FROGGATT, 1926
Proportion of individuals moving 2 m per time step (%)	DC1	1.4	1.5-6.6	DELATTRE, 1980
Proportion of individuals moving 4 m per time step (%)	DC2	0.3	0.0-3.0	DELATTRE, 1980

3.4.2 Caractéristiques générales du modèle COSMOSPARK

Le modèle COSMOSPARK est un IBM stochastique qui fonctionne sur un pas de temps quotidien. C'est une extension du modèle COSMOS (VINATIER et al., 2009) simulant le mouvement local et la ponte des femelles dans le champ, l'infestation des larves dans les bananiers, et les principales caractéristiques du développement de l'insecte et de la plante hôte. COSMOSPARK intègre à cet effet la prédation des charançons adultes en ajoutant une culture favorable à la prédation (le maïs). Selon le modèle, les individus *C. sordidus* se dispersent dans un champ représenté par une grille avec un bananier par cellule (la surface de la grille varie entre 144 et 441 m²). Les plantes de bananiers passent par trois étapes distinctes jusqu'à la récolte : le drageonnage, la préfloraison et la post-floraison. Juste avant la floraison, on sélectionne un nouveau drageon de la plante mère qui pousse simultanément dans la même cellule. Le délai entre deux récoltes consécutives, correspondant à un cycle de culture, est d'environ 200 jours (voir TIXIER et al., 2004 pour des détails sur les cycles de culture du bananier). Les femelles de *C. sordidus* pondent des œufs sur les bananiers, et les larves issues de ces œufs percent le cornet des plantes. La durée des stades des juvéniles et les stades phénologiques des bananiers dépendent de la température. Les plantes de maïs sont considérées comme statique dans le modèle faisant apparaître une mortalité par prédation. Les prédateurs ont été caractérisés par un "effet prédation" distribué sur les cellules de plantes en fonction de la proximité de maïs. La figure 3.9 présente le modèle et ses caractéristiques.

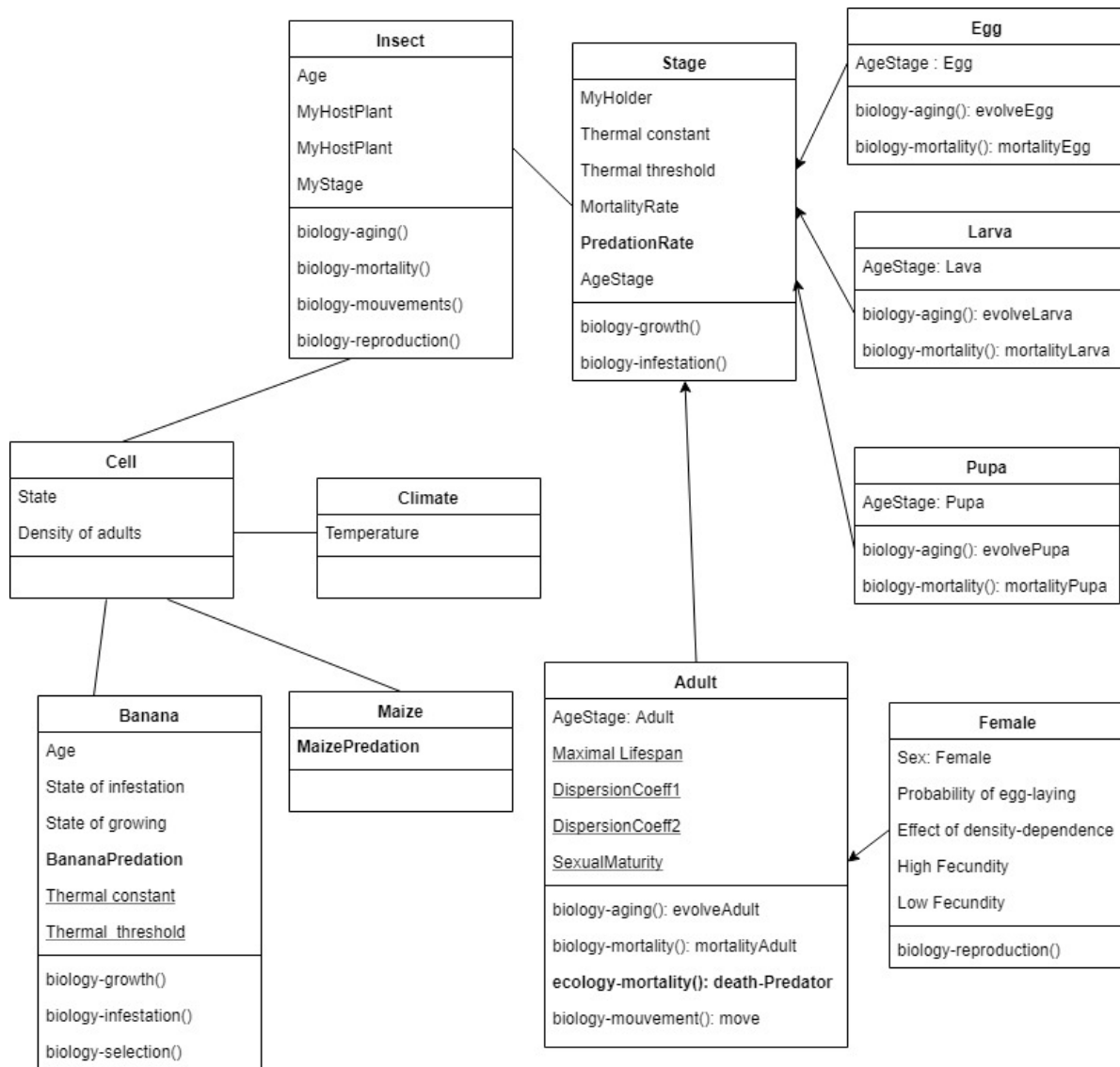


FIGURE 3.9 – Diagramme de classes du modèle COSMOSPARK. En gras, nous avons les modifications apportées à l’UML initial de COSMOS.

3.4.3 Protocole ODD

Le protocole ODD (GRIMM et al., 2006; POLHILL et al., 2008; MÜLLER et al., 2013) est une présentation standard pour la description de modèles de simulation multi-agent (SMA) basés sur des individus et des agents. Elle se compose de sept éléments qui peuvent être regroupés en trois blocs : Overview, Design concepts et Details (d’où le terme " ODD "). L’objectif d’ODD est de

faciliter l'écriture et la lecture des descriptions de modèles, de mieux permettre la reproduction des recherches basées sur des modèles et d'établir un ensemble de concepts de conception à prendre en compte lors du développement d'une SMA. Il le fait d'une manière relativement légère, en évitant les approches trop formelles tout en s'assurant que les éléments essentiels d'une simulation sont explicitement décrits d'une manière flexible mais appropriée.

3.4.3.1 Présentation générale

3.4.3.1.1 Objectif

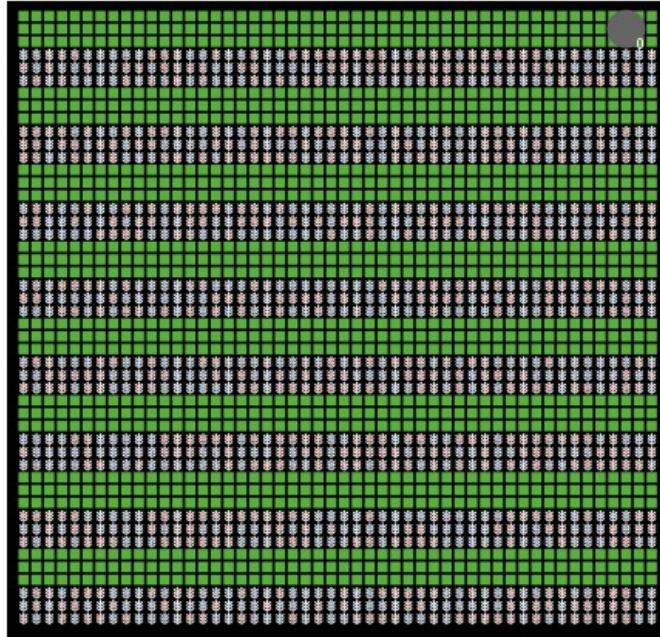
Le but de notre modèle est de simuler la prédation de *C. sordidus* par les arthropodes prédateurs en décrivant comment des configurations d'organisations de parcelles (bananiers & culture associées) modifient la dynamique des populations de charançon sur une parcelle donnée.

3.4.3.1.2 Entités, variables d'état et échelles

Le modèle COSMOSPARK comporte 3 entités, les charançons, les bananiers, les maïs. Les charançons sont décrits par 3 variables d'état : l'emplacement $-x, y$ – leur stade de vie et leur sexe. Les bananiers sont décrits par leur emplacement (cellule de grille) et une liste numérique contenant le taux de mortalité journalier sur chaque bananier en fonction de sa configuration. Les maïs aussi sont décrits par leur emplacement (cellule de grille) et une liste numérique contenant le taux de mortalité journalier fixe sur chaque maïs. Les unités spatiales sont caractérisées par leur emplacement (cellule de grille) et leur type d'habitat. Les deux types d'habitats sont les habitats de culture contenant bananiers et maïs (habitat favorable aux prédateurs). L'habitat proche de culture de maïs est considéré comme favorable à la régulation des charançons et donc a d'effet sur les charançons. Les parcelles de champ de bananiers- maïs dans le modèle sont de 25 m x 25 m et ont un grain de 2 x 2 m. La superficie de la parcelle a été choisie pour faciliter la prise

en compte de diverses configurations de parcelles de cultures et d'une densité raisonnables de plants de bananes (1736 plants de bananes /ha; Vinatier et al, 2009). Une parcelle est alors une grille carrée de 50 x 48 cellules traitée comme un tore. Tous les bananiers et les maïs sont placés sur des cellules côte-à-côte les uns des autres pour limiter l'effet du sol nu. Les charançons ont une durée de vie en moyenne de deux ans. Le modèle fonctionne sur un pas de temps journalier pendant deux ans donc, 748 jours.

Experiment B0



Experiment A1

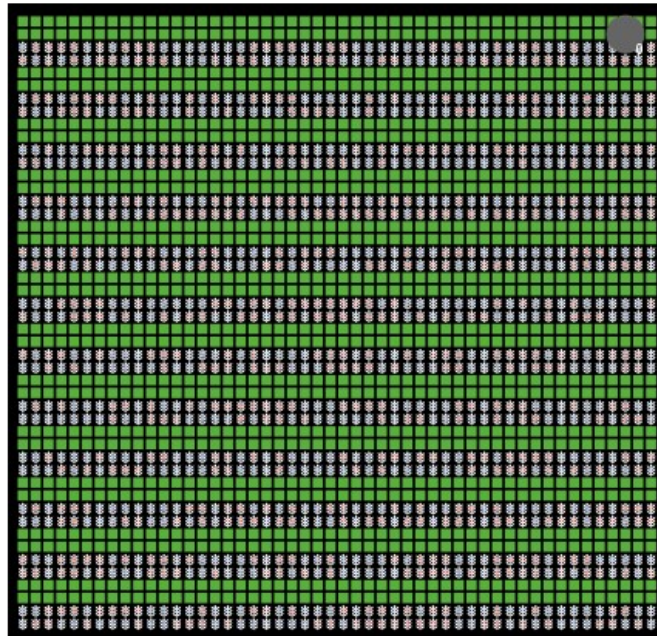
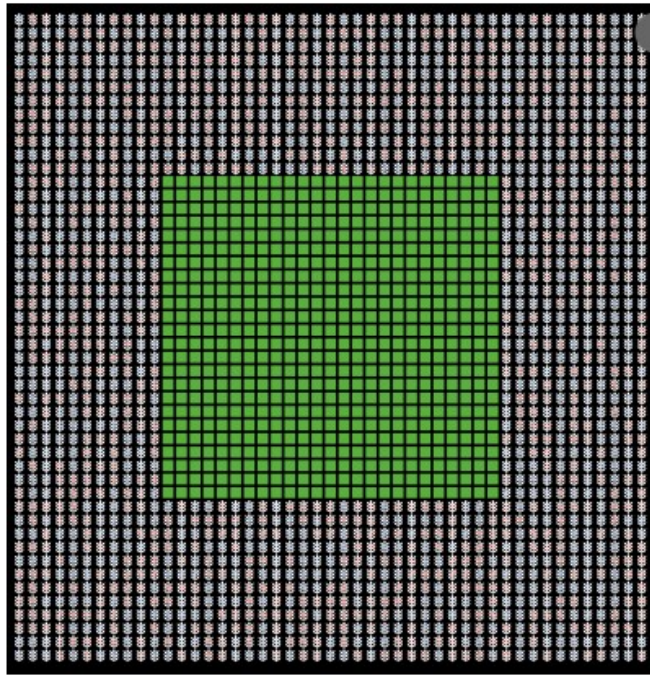


FIGURE 3.10 – Les configurations du modèle. Les bananiers sont en blanc et les maïs en vert. Les charançons ont été disposés aux pieds de bananiers.

Experiment A2



Experiment A3

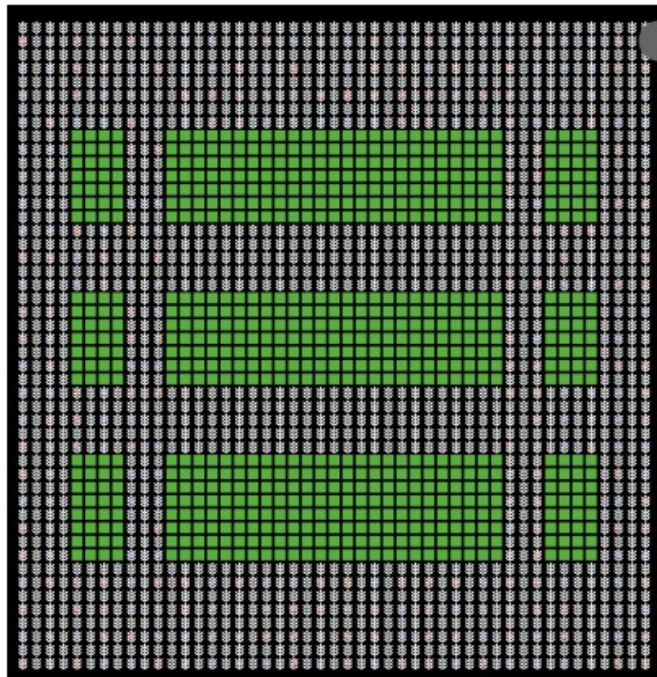


FIGURE 3.11

Experiment A4

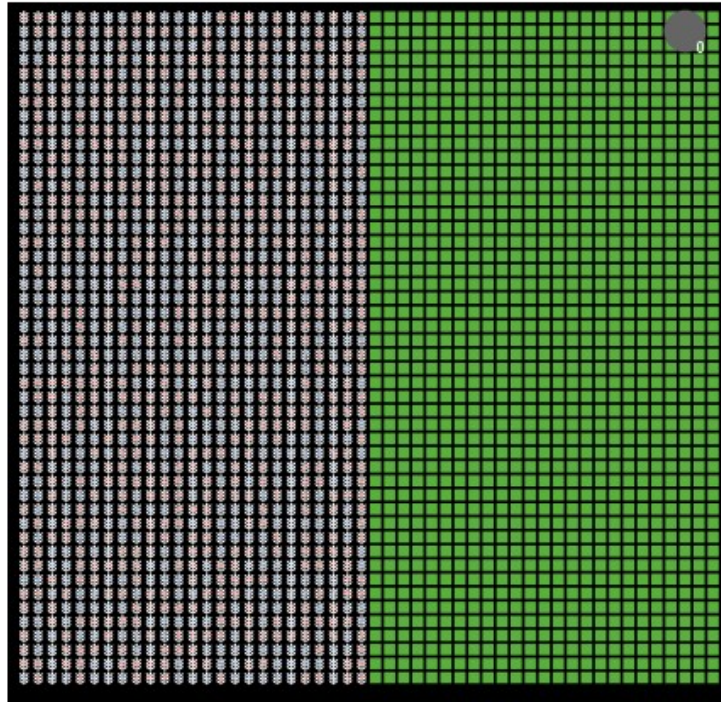


FIGURE 3.12 – Suite des configurations du modèle. Les bananiers sont en blanc et les maïs en vert. Les charançons ont été disposés aux pieds de bananiers.

Nous avons considéré dans ce mémoire, une hétérogénéité de composition réduite aux maïs (habitat favorable aux prédateurs) et bananiers. Nous excluons le sol nu (habitats défavorables aux prédateurs) et les résidus de culture. Les configurations des figures 3.10, 3.11 et 3.12 sont les sorties de la plateforme NetLogo. L'expérience B0 est celui du champ de bananier intercalé avec le maïs avec deux bananiers et deux maïs pour chaque rangé. L'expérience A1 est même chose avec 3 bananiers et 3 maïs par rangé. Les expériences A2, A3 et A4 sont d'autres types de configuration essayés pour pouvoir comparer l'effet de l'organisation parcellaire sur la prédation.

3.4.3.1.3 Vue d'ensemble du processus et ordonnancement

Les processus de simulation du modèle sont décrits dans l'organigramme (Fig. 3.13). A chaque pas de temps, deux sous-modèles sont exécutés dans l'ordre suivant : La prédation et l'observation des bananiers. La prédation est exécutée pour tous les ravageurs dans un ordre aléatoire et définit le fait qu'ils soient tués ou pas en fonction de la configuration du champ. Le sous-modèle Observation des bananiers est ensuite exécuté pour tous les bananiers dans un ordre aléatoire et enregistre le nombre de ravageurs présents dans la parcelle.

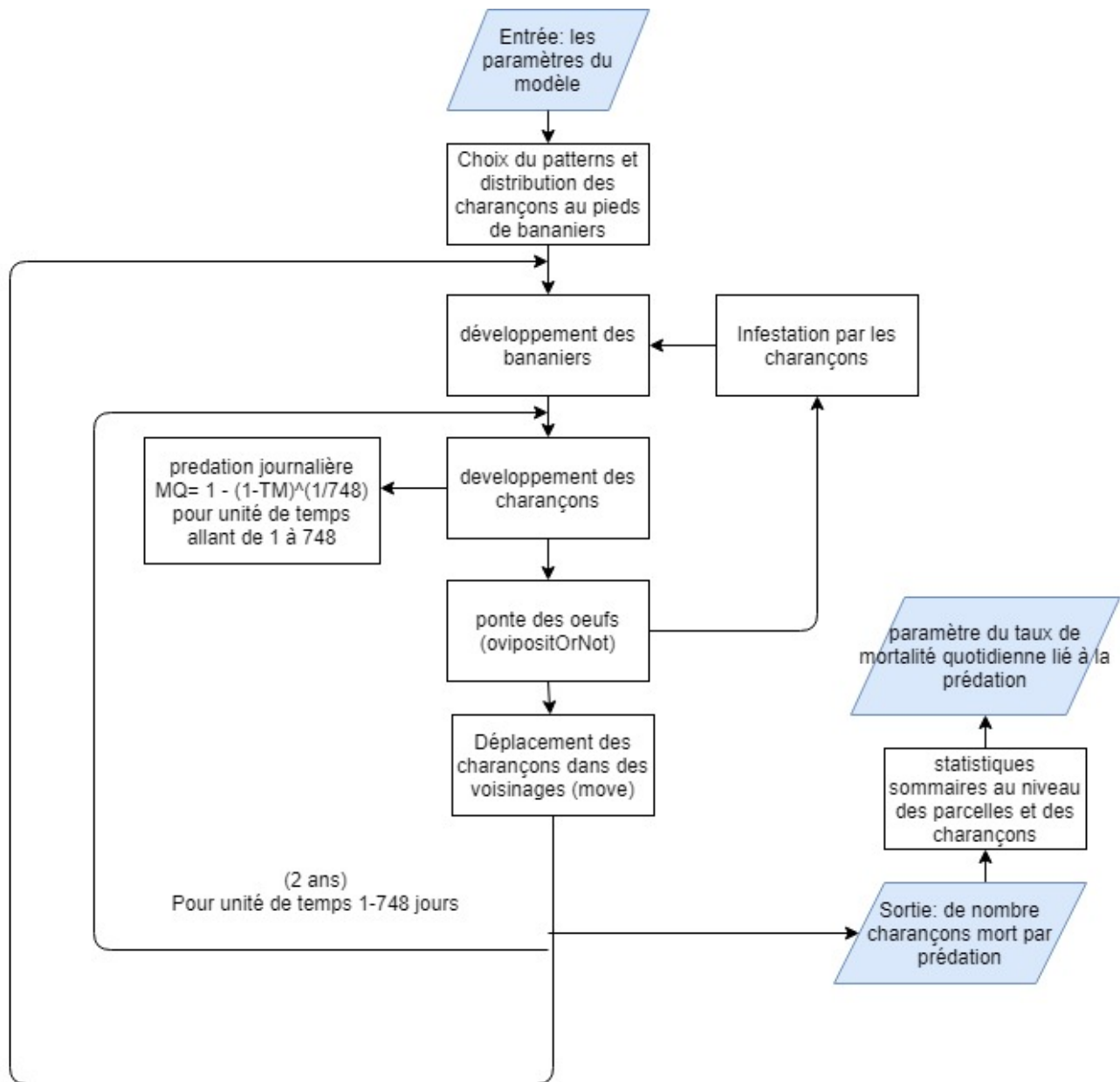


FIGURE 3.13 – Organigramme du modèle de simulation examinant la relation entre l’organisation des parcelles et le taux de prédation.

3.4.3.2 Concepts de conception

Principes de base : Le modèle est une extension du modèle COSMOS qui simule l’épidémiologie à l’échelle de parcelle de *C. sordidus* à long terme en décrivant la dynamique de sa population et

l'infestation des plantes hôtes qui en résulte. L'ajout des maïs au modèle constitue un habitat favorable aux prédateurs généralistes dont l'effet a été modélisé par la fixation des taux, sur des patches, qui varient en fonction du type d'habitat.

Émergence : La dynamique des mouvements des charançons et la pression de prédation qui en résulte sur l'ensemble des bananiers émergent du comportement de recherche de nourriture des individus. L'interaction entre les mouvements, l'effet dilution et l'organisation de la parcelle n'est pas simple.

Adaptation : agents purement réactifs

Objectivités : agents purement réactifs

Apprentissage : agents purement réactifs

Prédiction : agents purement réactifs

Sensibilité : Les bananiers sont sensible au climat. Les charançons ne peuvent percevoir que l'habitat où ils se trouvent au début de l'étape de temps et les habitats qu'ils traversent au cours de leurs déplacements aléatoires.

Stochasticité : Dans le modèle, la construction des parcelles (simulation des parcelles), les mouvements individuels et les décisions de prédation sont stochastiques. Les mouvements sont classiquement modélisés par une chaîne de Markov de premier ordre. Par conséquent, la stochasticité a également été choisie pour les décisions des ravageurs de bouger.

Observation : Pour une simulation (748 jours), les listes numériques des ravageurs sont importées de Netlogo vers R (R CORE TEAM, 2021) via le package RNetlogo (THIELE, 2014; THIELE, KURTH et GRIMM, 2012). Les statistiques sommaires du nombre de ravageurs mort par prédation tenant compte de l'organisation de la parcelle ont été calculées via R (voir la définition détaillée des paramètres dans le tableau 3.1). Nous observons donc, la moyenne des infestations et la proportion de plantes sévèrement infectées en fonction des patterns.

Collectifs : Il n'y a pas de collectif mais, il y a une densité des charançons qui influe sur leur capacité à se reproduire.

3.4.3.3 Détails

Initialisation : Le modèle est initialisé en assignant des types d'habitats aux cellules (c'est-à-dire des simulations de parcelles), en spécifiant les paramètres prédation et en distribuant les ravageurs aux pieds des bananiers dans une parcelle.

Données externes : Il n'y a pas de données externes dans notre modèle mis à part les paramètres du modèle.

3.4.3.3.1 Sous-modèles

Move : Le déplacement des charançons est influencé par l'habitat dans lequel il se trouve. Les animaux utilisent une grande variété d'indices chimiques, visuels et acoustiques pour évaluer l'aptitude de l'habitat à fournir de la nourriture (SEARLE, THOMPSON HOBBS et SHIPLEY, 2005), la ponte (RABASA, GUTIÉRREZ et ESCUDERO, 2005) ou la protection contre les prédateurs (HUFFAKER et GUTIERREZ, 1999). La perception d'habitat par un individu est définie par le noyau de dispersion qui prend compte des contraintes de déplacement d'un habitat à un autre en fonction de la distance par rapport à l'emplacement actuel. Bien qu'ils soient considérés comme statique dans le temps et dans l'espace (CHAPMAN, DYTHAM et OXFORD, 2007; COOMBS et RODRIGUEZ, 2007), les noyaux de dispersion peuvent différer en fonction du temps (PHILLIPS et al., 2008), de facteurs intrinsèques tels que le sexe, l'âge, le statut social ou les réserves énergétiques, et des conditions environnementales telles que le climat, la saison, la qualité de l'habitat, la compétition, la prédation et le parasitisme (BIANCHI, SCHELLHORN et VAN DER WERF, 2009; WALTERS et al., 2006). En se servant des récentes avancées en matière de radiopistage des individus (SCHICK et al., 2008), et en considérant le mouvement individuel des charançons comme une marche aléatoire

dans laquelle les lieux d'arrivée et de départ des individus dépendent des caractéristiques de l'habitat et de leur distance par rapport à l'emplacement actuel de l'individu, (VINATIER et al., 2010) ont défini la probabilité de déplacement d'une cellule a à une cellule b de la grille dans une unité temporelle par une chaîne de Markov de premier ordre définie par :

$$Pr(a \rightarrow b) = \frac{\alpha_{h(b)} f_{\beta h}(d_{ab})}{\sum_{k=1}^m \alpha_{h(k)} f_{\beta h}(d_{ak})}$$

Où $\alpha_{h(k)}$ est la préférence relative pour l'habitat h de la cellule k , d_{ak} la distance entre les cellules a et k et $f(d_{ak})$ le noyau de dispersion dépendant de la distance définie par $\exp^{(-\beta a \cdot d_{ab})}$. La décision individuelle de se déplacer a été basée sur une probabilité multinomiale entre toutes les probabilités calculées sur la grille. Pour l'efficacité du calcul, les cellules avec des probabilités proches de zéro n'ont pas été considérées dans la probabilité multinomiale.

Death-predator : La mortalité due à la prédation est journalière et suit une distribution binomiale avec une probabilité dépendant de la configuration de la parcelle et du type d'habitat sur lequel se retrouve le charançon. Dans un champ de bananier avec maïs intercalé, le taux de prédation est censé suivre une distribution de poisson (HILKER, HINSCH et POETHKE, 2006). Si le charançon se trouve sur un habitat bananier avec un l'habitat maïs situé à une distance de prédation (d) donnée, le charançon a une probabilité :

$$p = 1 - (1 - MQ)^{\frac{1}{ML}}$$

d'être bouffé BOUSQUET et al., 2001.

Avec MQ : la mortalité quotidienne et ML : la durée de vie d'un charançon.

CHAPITRE

RÉSULTATS ET DISCUSSION

4.1 Résultats

4.1.1 Procédure de simulation

4.1.1.1 Validation du modèle

La simulation a été réalisée dans une zone de 52*52 cellules (dimension de cellules 2,4 *2,4). Chaque bananier appartenait à une cellule ainsi que chaque maïs. Le modèle a été rendu simple en ne laissant aucune cellule vide donc toutes cellules contenaient chacune un bananier ou maïs. Les simulations ont été effectuées sur 748 jours, correspondant à la durée de vie d'un charançon. Pour l'estimation du taux quotidien de mortalité, nous avons, dans un premier temps établi une relation pour calculer le ratio de régulation de la population de charançons aux pieds des bananiers et des maïs en utilisant les données obtenues par proie sentinelle dans les champs de bananeraies de Toffo. Le ratio de régulation de *C. sordidus* était 52/71 dans un champ de bananiers avec maïs intercalé. Le taux de mortalité quotidien a été ensuite varié entre 0 et 1 sur

les différentes configurations (fig. 3.10, 3.11, 3.12).

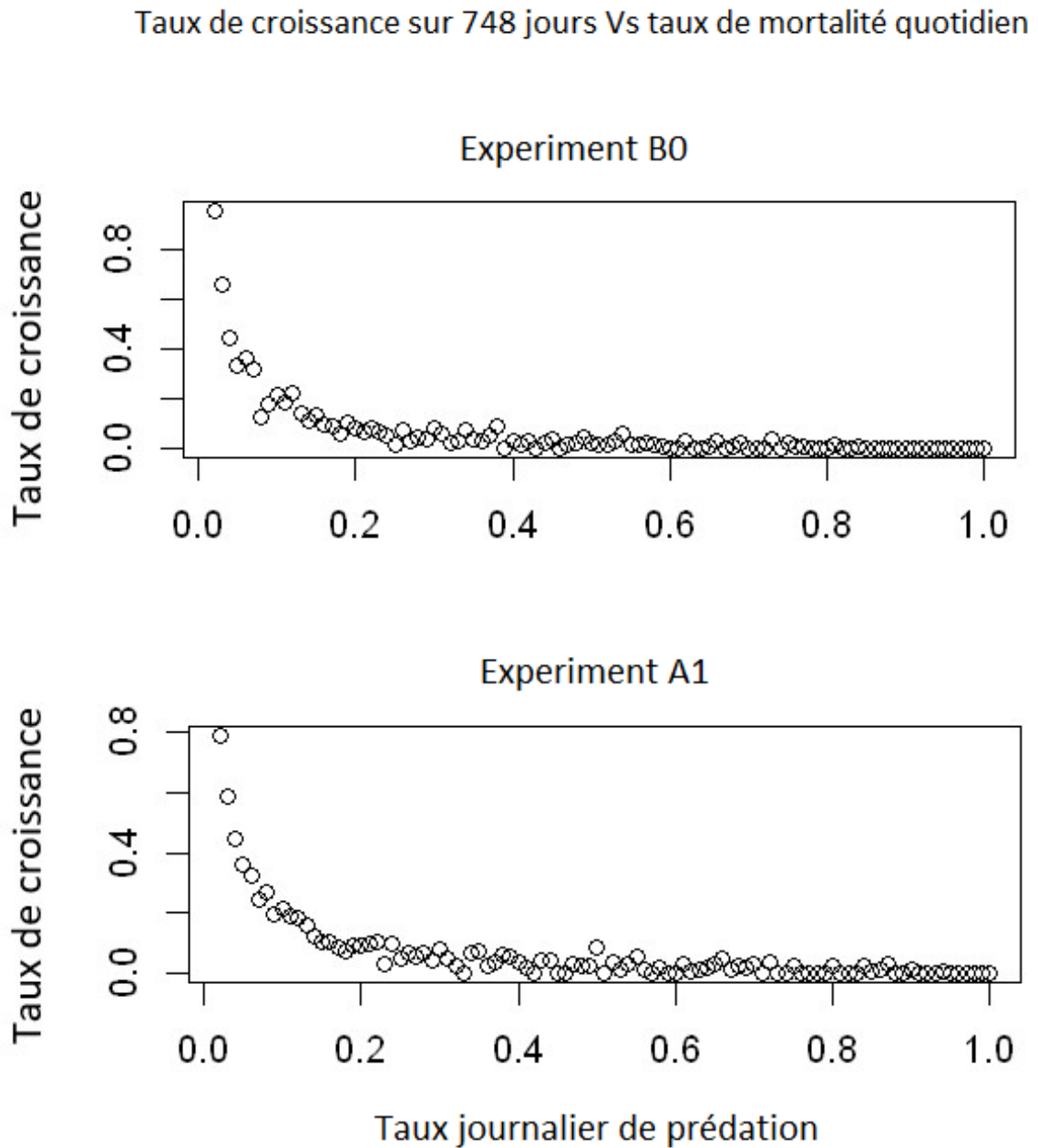


FIGURE 4.1 – Recherche d’une approximation du taux de mortalité quotidien avec les configurations d’expérience B0 et A1.

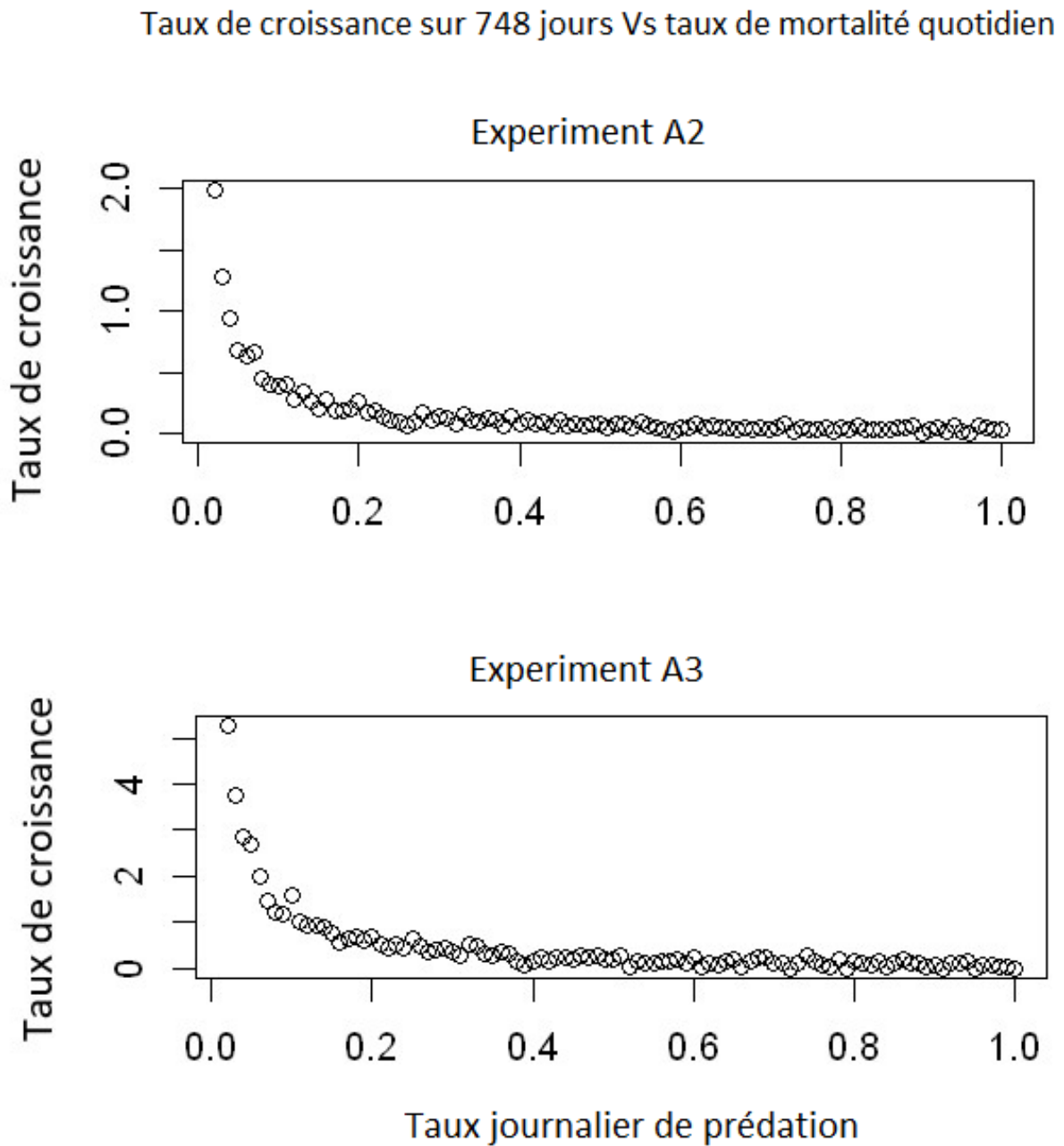


FIGURE 4.2 – Recherche d’une approximation du taux de mortalité quotidien avec les configurations d’expérience A2 et A3.

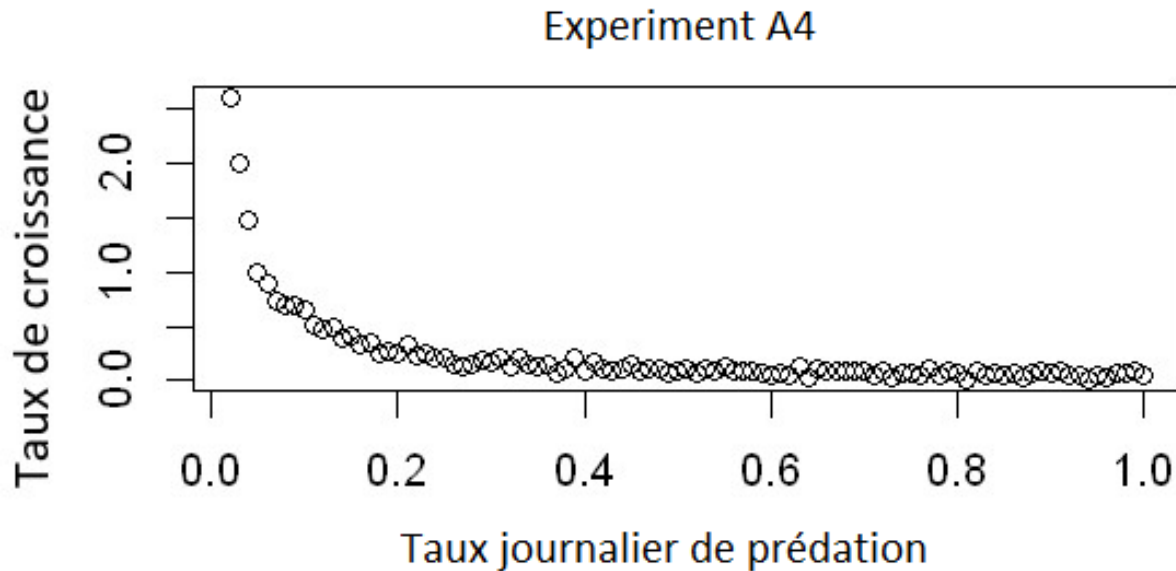


FIGURE 4.3 – Recherche d’une approximation du taux de mortalité quotidien avec la configuration d’expérience A4.

Les figures 4.1, 4.2, 4.3 montrent une croissance de la population des charançons quasi-nulle pour les différentes configurations à partir d’un taux de mortalité journalier égal à 0,2.

En raison de la stochasticité du modèle, nous avons donc effectué 20 répétitions pour chaque situation en restreignant l’intervalle du taux quotidien de mortalité à un intervalle compris entre 0 et 0,2 et avons calculé la moyenne des résultats (fig. 4.4)

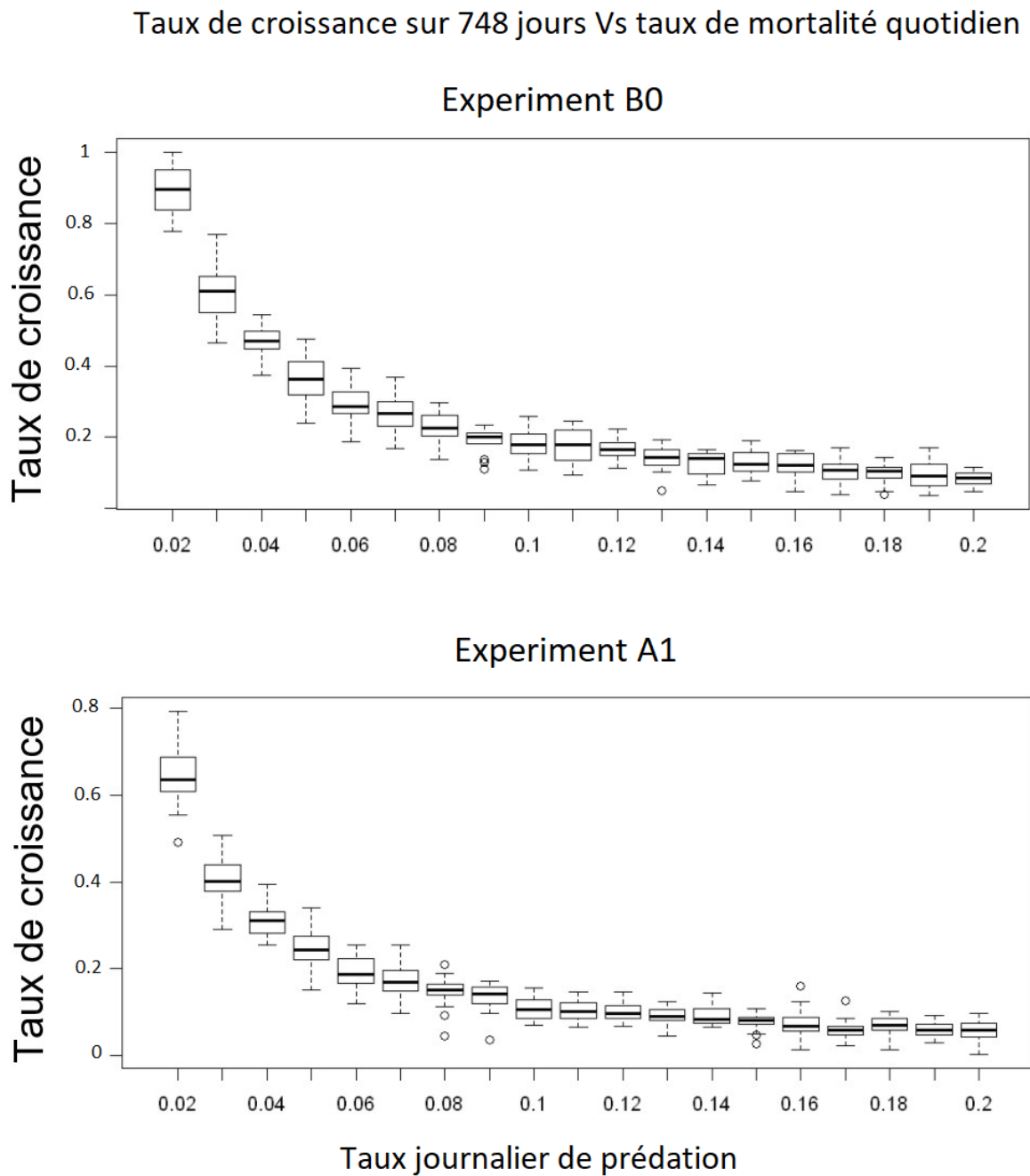


FIGURE 4.4 – Analyse de la sensibilité du modèle COSMOSPARK pour les configurations d'expérience B0 et A1.

Sous l'hypothèse des taux de prédation pouvant aller jusqu'à 70 % (PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998) au bout de deux ans dans des champs diversifiés, il a été choisi, en se basant sur les boxplot,

comme taux de prédation quotidien 0,03.

4.1.1.2 Population des charançons en fonction du temps

Pour simuler l'évolution de la population des ravageurs en fonction du temps, nous avons pris la moyenne de 100 répétitions dont les graphiques sont les suivants. Pour cette simulation, on a considéré le taux journalier retenu, 0,03.

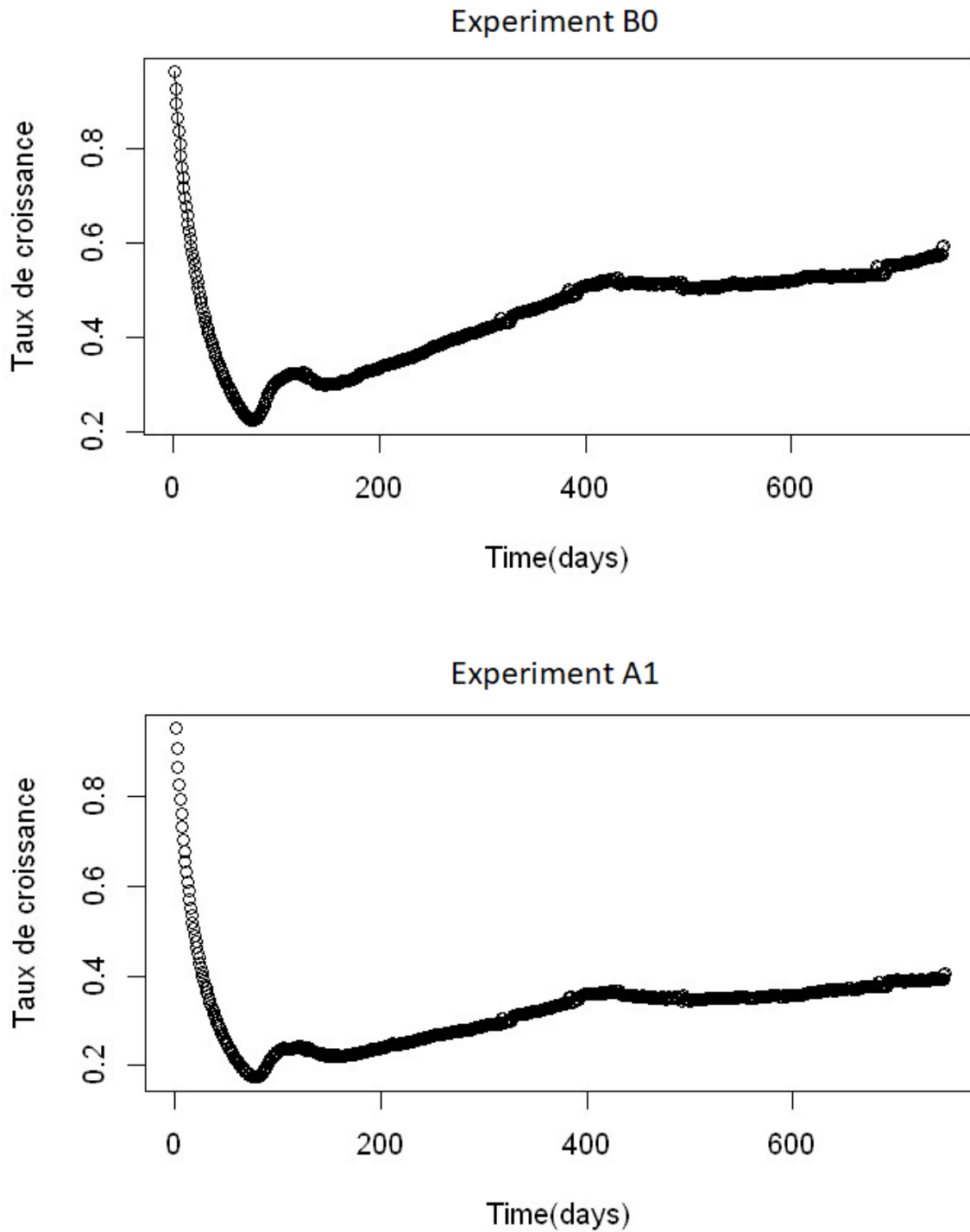


FIGURE 4.5 – Simulation de la distribution du taux de croissance des ravageurs en fonction du temps.

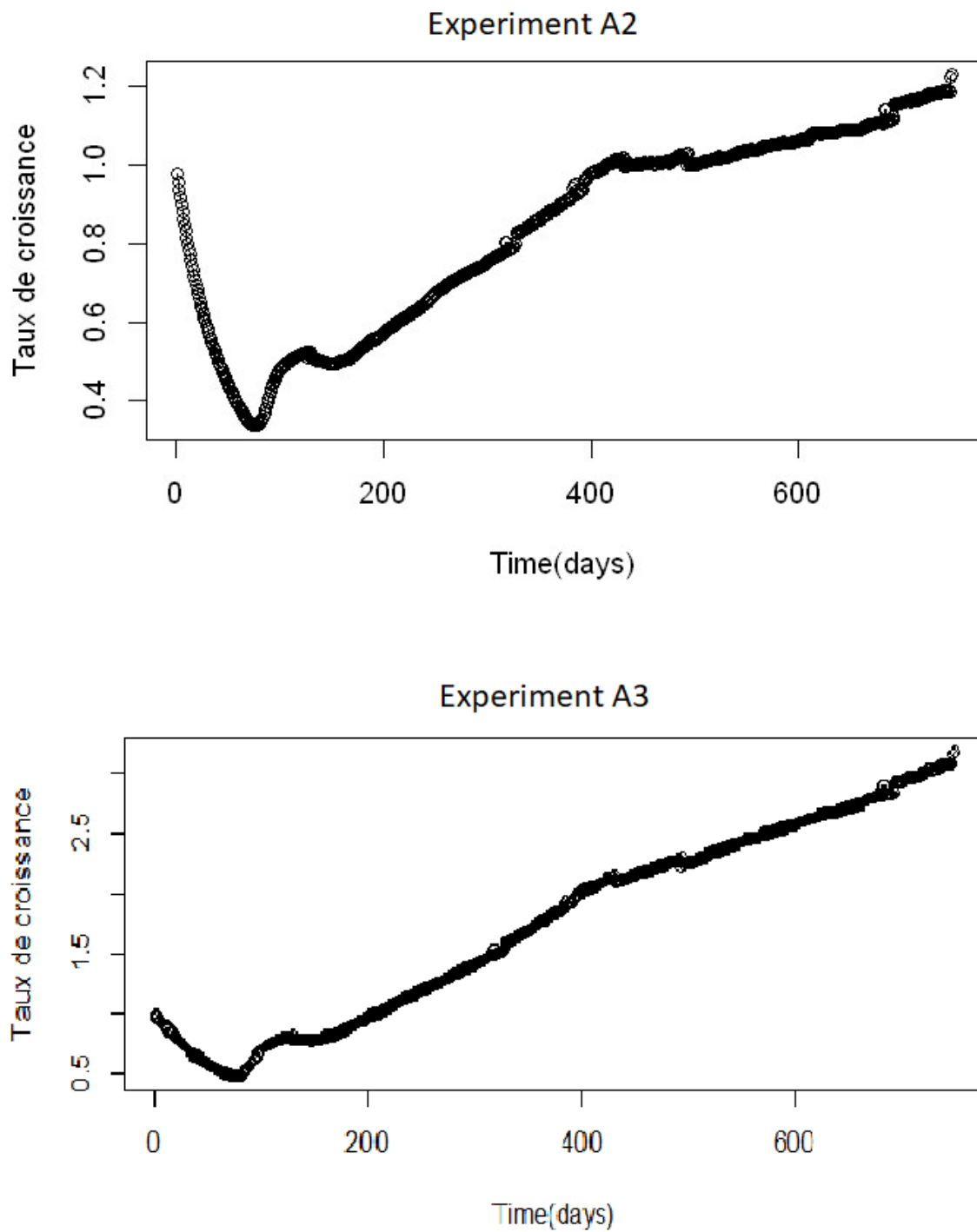


FIGURE 4.6 – Simulation de la distribution du taux de croissance des ravageurs en fonction du temps.

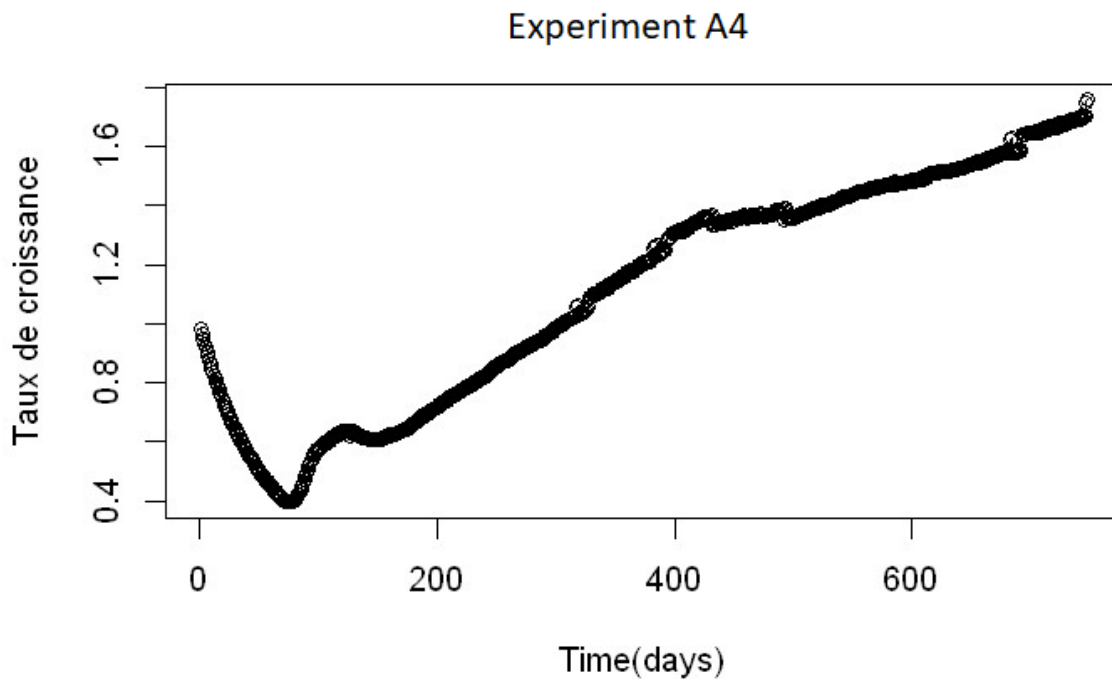


FIGURE 4.7 – Simulation de la distribution du taux de croissance des ravageurs en fonction du temps.

La croissance de la population des ravageurs a été affectée par l'organisation spatiale dans leur environnement proche (Fig. 3.10, 3.11, 3.12). Cependant, les effets de l'organisation spatiale diffèrent selon la durée de vie des charançons. On observe une réduction subite de la population des charançons ($0,2 \pm 0,1$) entre le 1er et le 100ième jour pour les configurations d'expérience (Experiment B0 et Experiment A1, fig. 3.10). La population croît après les 100 jours mais est régulée par l'activité favorable des cultures associées. Par contre pour les configurations d'expérience Experiment A2, Experiment A3 et Experiment A4 (Fig. 3.11, 3.12) la population connaît une même baisse entre les 100 premiers jours mais croît de manière presque linéaire après jusqu'aux 748ème jour. Comme résultat, la configuration spatiale (Experiment B0 et Experiment A1) où les plantes de bananiers sont intercalées avec les plantes de maïs favorise une meilleure gestion de ravageurs par des prédateurs généralistes. La régulation observée durant les 100 premiers

jours pour toutes les configurations est due à la densité des ravageurs au début du modèle, ce qui favorise l'efficacité de l'activité des ravageurs (DAVIES, KREBS et WEST, 2012).

4.2 Discussion

En partant d'un modèle spatialement explicite pour une prédation dans des champs de bananiers avec cultures associées, nous avons montré que le taux de croissance de la population des ravageurs peut-être affecté par la configuration spatiale de la parcelle. En ne prenant pas en compte l'intervalle de plantation des cultures, le cycle de maïs et la mobilité des prédateurs, ce modèle nous a permis de mieux comprendre la régulation des ravageurs causée par la présence des cultures associées (maïs).

Le modèle omet certains comportements ou interactions complexes, tels que le mouvement du prédateur dépendant de la densité ou la capacité du prédateur à évaluer la qualité de l'habitat à distance, qui pourraient influencer la recherche de nourriture, le cycle de maïs qui varie selon le temps et qui pourrait ralentir la régulation pendant la récolte. Ces omissions peuvent donc réduire le pouvoir prédictif du modèle. Néanmoins, le modèle est une première étape et peut être modifié à l'avenir par l'ajout de complexité en fonction de l'espèce et du système considérés.

Notre modèle ne représente pas les prédateurs ou le cycle des maïs. Notre approche diffère de celle de COLLARD et al., 2018 qui représente la dynamique des *E. carai-bea* en omettant les charançons. Cependant, l'inclusion des prédateurs généralistes nécessite généralement des hypothèses concernant la dynamique des prédateurs et les interactions avec les ravageurs, ce qui peut rendre les résultats moins généralisables ou conduire à une propagation des erreurs si les hypothèses sont inexactes. Ceci suggère donc une question qui est de savoir s'il est toujours pertinent d'utiliser la modélisation multi-agent à des questions agroécologiques, à cause de la complexité des systèmes de cultures. Dans l'étude actuelle, l'effet potentiel des prédateurs sur les ravageurs a été évalué par l'hypothèse de distribution des taux de prédation aux pieds

des plantes en fonction du voisinage d'habitat favorable. Ces mesures représentent bien l'effet de l'association de maïs sur la régulation du *C. sordidus* si la présence d'un plant de maïs est suffisant pour fixer un taux de prédation journalier au charançons se trouvant aux alentours. Cette hypothèse pourraient être plus améliorées en réalisant des mesures journalières sur une durée de 3 mois minimum avec des méthodes de technologie avancée (observation avec caméra ou par image) et intégrant le cycle de maïs selon la température.

En paramétrant le modèle sur des configurations des champs de bananiers et maïs, nous avons constaté que le taux de prédation allait de 0,4 à 0,6 durant la période de simulation pour des configurations bien hétérogènes. Ce taux est, par contre, au dessus de 1 pour des associations regroupées (faible hétérogénéité). Cependant, notre modèle nécessite une validation avant que les résultats puissent être reliés quantitativement aux caractéristiques de l'effet de la configuration spatiale sur le taux de prédation dans les cultures de bananier associées au maïs. Nous interprétons donc nos résultats de manière qualitative. Aussi, les effets secondaires doivent être pris en compte avant que les agriculteurs ne soient invités à mettre en œuvre une organisation spatiale donnée, comme la capacité d'une culture associée à habiter les prédateurs spécifiques pouvant éliminer les parasites ou le potentiel de concurrence entre les plantes cultivées et non cultivées, comme déjà étudié dans les bananeraies (POEYDEBAT et al., 2016, COLLARD et al., 2018).

4.2.1 Conclusion

Les résultats de la présente étude démontrent que la diversité des cultures affecte fortement le contrôle biologique des ravageurs. Nous avons constaté que l'effet des prédateurs par parcelle est fortement affecté par la configuration spatiale. Nous remarquons également que, plus le champ est bien hétérogène en bananiers et maïs, plus la prédation est efficace. Par contre, une association bananiers et maïs par groupe (bananiers à part et maïs) n'influence pas sur la population du charançon à long terme. Dans l'ensemble, nos résultats suggèrent que l'organisation spatiale des cultures associées est un outil qui peut être utilisé par les agriculteurs

pour améliorer la lutte biologique des ravageurs.

Compte tenu des processus, des échelles et des périodes pris en compte dans le modèle, et de l'utilisation d'hypothèses communément acceptées sur le taux de prédation, nous pensons que les résultats de l'étude peuvent être considérés comme assez robustes pour une diversité de cultures associées à moins que ces cultures ne se comportent très différemment dans leur réponse à l'ennemi naturel qu'elles fournissent.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

La première partie de stage a permis de prendre en compte les interactions de la population des ravageurs avec leur environnement à travers une analyse statistique des données relevées sur le terrain. Dans la seconde partie, des résultats obtenus à partir d'une analyse (GLMM) ont pu être intégrés dans un modèle simulateur.

Les analyses statistiques ont permis ainsi d'estimer le paramètre d'étude de notre modèle biologique et qui sera par la suite intégré dans les règles de décisions comportementales de l'agent biologique. Une fois le modèle validé à partir de données expérimentales, il pourra être utilisé pour expliquer les différents comportements de la population des ravageurs observés à l'échelle de la parcelle.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABERA-KALIBATA, Agnes M, Clifford S GOLD et Roy VAN DRIESCHE (2008). « Experimental evaluation of the impacts of two ant species on banana weevil in Uganda ». In : *Biological Control* 46.2, p. 147-157.
- ABERA-KALIBATA, Agnes M et al. (2007). « Composition, distribution, and relative abundance of ants in banana farming systems in Uganda ». In : *Biological Control* 40.2, p. 168-178.
- ABERA-KALIBATA, AM (1997). « Oviposition preferences and timing of Attack by the Banana Weevil (*Cosmopolites sordidus*, Germar) in East African Highland Banana (*Musa* spp.) » Thèse de doct. Masters thesis, Makerere University.
- ADJOVI, N. R. A. (2006). « Monographie de la commune de Toffo ». In : p. 43.
- AGRICULTURE AU CAMEROUN (2018). *Fiche technique : Culture du bananier plantain de manière intensive*. URL : <https://www.agricultureaucameroun.net/fiche-technique-culture-du-bananier-plantain-de-maniere-intensive/>.
- BATES, Douglas et al. (2015). « Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4 ». In : *Journal of Statistical Software* 67.1, p. 1-48. DOI : [10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01).
- BIANCHI, FJJ A, NA SCHELLHORN et W VAN DER WERF (2009). « Foraging behaviour of predators in heterogeneous landscapes : the role of perceptual ability and diet breadth ». In : *Oikos* 118.9, p. 1363-1372.
- BOUSQUET, François et al. (2001). « Multiagent simulations of hunting wild meat in a village in eastern Cameroon ». In : *Ecological modelling* 138.1-3, p. 331-346.

- BRIDGE J., R. Fogain et P. SPEIJER (1997). *Les nématodes parasites des bananiers : Pratylenchus coffeae. Parasites et ravageurs des Musa : fiche technique N° 2. INIBAP, Montpellier, France.*
- CHAMPION, J (1967). « Notes et documents sur les bananiers et leur culture. Tome 1, Botanique et génétique des bananiers ». In : *Institut Française de Recherches Fruitières Outre-Mer (IFAC). SETCO, Paris.*
- CHAPLIN-KRAMER, Rebecca et al. (2011). « A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity ». In : *Ecology letters* 14.9, p. 922-932.
- CHAPMAN, Daniel S, Calvin DYTHAM et Geoff S OXFORD (2007). « Modelling population redistribution in a leaf beetle : an evaluation of alternative dispersal functions ». In : *Journal of Animal Ecology* 76.1, p. 36-44.
- COLLARD, Blanche et al. (2018). « Spatial organisation of habitats in agricultural plots affects per-capita predator effect on conservation biological control : An individual based modelling study ». In : *Ecological Modelling* 388, p. 124-135.
- COOMBS, Matthew F et Marco A RODRIGUEZ (2007). « A field test of simple dispersal models as predictors of movement in a cohort of lake-dwelling brook charr ». In : *Journal of Animal Ecology* 76.1, p. 45-57.
- CUILLÉ, Jean (1950). *Recherches sur le charançon du bananier, "Cosmopolites sordidus"(Germ.) : monographie de l'insecte et recherches de ses chimiotropismes. Préface du Prof. P.-P.[Pierre-P.] Grassé... Société d'éditions techniques coloniales.*
- DANIELLS, Jeff (2001). *Musalogue : a catalogue of Musa germplasm : diversity in the genus Musa.* Bioversity International.
- DASSOU, Anicet Gbèblonoudo (2014). « Effet de la diversité des cultures sur les réseaux trophiques des arthropodes et la régulation du charançon du bananier par les prédateurs généralistes dans les systèmes pluri-spécifiques à base de plantain ». Thèse de doct. Montpellier SupAgro.
- DASSOU, Anicet Gbeblonoudo et Philippe TIXIER (2016). « Response of pest control by generalist predators to local-scale plant diversity : a meta-analysis ». In : *Ecology and evolution* 6.4, p. 1143-1153.

- DASSOU, Anicet Gbèblonoudo et al. (2015). « Ant abundance and *Cosmopolites sordidus* damage in plantain fields as affected by intercropping ». In : *Biological Control* 81, p. 51-57.
- DAVIES, Nicholas B, John R KREBS et Stuart A WEST (2012). *An introduction to behavioural ecology*. John Wiley & Sons.
- DEANGELIS, DL, KA ROSE et MA HUSTON (1994). « Individual-oriented approaches to modeling ecological populations and communities ». In : *Frontiers in mathematical biology*. Springer, p. 390-410.
- DELATTRE, P (1980). « Recherche d'une méthode d'estimation des populations du charanc, on du bananier, *Cosmopolites sordidus* Germar (Col., Curculionidae) ». In : *Acta Oecologica*, 83—92.
- DUYCK, Pierre-François et al. (2011). « Addition of a new resource in agroecosystems : Do cover crops alter the trophic positions of generalist predators? » In : *Basic and Applied Ecology* 12.1, p. 47-55.
- FACHADA, Nuno et al. (2015). « Towards a standard model for research in agent-based modeling and simulation ». In : *PeerJ Computer Science* 1, e36.
- FAO (1996). *Le programme spécial pour la sécurité alimentaire*. www.fao.org/.
- (2002). *La biodiversité pour la préservation des fonctions des agrosystèmes*. www.fao.org/biodiversity.
- FIEDLER, Miroslav (2008). *Special matrices and their applications in numerical mathematics*. Courier Corporation.
- FROGGATT, John Lewis (1926). *The Banana Weevil Borer (Cosmopolites Sordida Chevr.)* Department of Agriculture et Stock, Queensland. Division of Entomology and ...
- GANRY, Jacky (2004). « Diversité spécifique des peuplements végétaux à l'échelle du bassin versant et contrôle des parasites des cultures : l'exemple de la culture bananière aux Antilles françaises ». In : *Comptes Rendus Biologies* 327.7, p. 621-627.
- GASTON, Lay Dognon (2017). *Rôle des pratiques culturelles et de la composition du paysage dans l'amélioration de la régulation naturelle du charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* par les prédateurs généralistes dans la commune de Toffo au Sud du Bénin*.

- GOLD, Clifford S, Jorge E PENA et Eldad B KARAMURA (2001). « Biology and integrated pest management for the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar)(Coleoptera : Curculionidae) ». In : *Integrated Pest Management Reviews* 6.2, p. 79-155.
- GOLD, C.S. et Messiaen S (2000). *Charançon du bananier cosmopolites sordidus : Parasites et ravageurs de Musa. Fiche technique N° 4.*
- GOWEN, Simon, Patrick QUÉNÉHERVÉ et al. (1990). « Nematode parasites of bananas, plantains and Abaca. » In : *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. P. 431-460.
- GRIMM, Volker et Steven F RAILSBACK (2013). *Individual-based modeling and ecology*. Princeton university press.
- GRIMM, Volker et al. (2006). « A standard protocol for describing individual-based and agent-based models ». In : *Ecological modelling* 198.1-2, p. 115-126.
- GRIMM, Volker et al. (2010). « The ODD protocol : a review and first update ». In : *Ecological modelling* 221.23, p. 2760-2768.
- GURR, Geoff M, Stephen D WRATTEN et John Michael LUNA (2003). « Multi-function agricultural biodiversity : pest management and other benefits ». In : *Basic and Applied Ecology* 4.2, p. 107-116.
- HILKER, Frank M, Martin HINSCH et Hans Joachim POETHKE (2006). « Parameterizing, evaluating and comparing metapopulation models with data from individual-based simulations ». In : *ecological modelling* 199.4, p. 476-485.
- HOARAU (2011). *Le charançon noir du bananier*. URL : <http://www.agriculture-biodiversite-oi.org/Nature-agriculture>.
- HOLT, Robert D (1977). « Predation, apparent competition, and the structure of prey communities ». In : *Theoretical population biology* 12.2, p. 197-229.
- HUFFAKER, C. B. et A. P. GUTIERREZ (1999). « Ecological Entomology. » In :
- JEAN, Martin et Guy LÉTOURNEAU (2011). *Changements dans les milieux humides du fleuve Saint-Laurent de 1970 à 2002*. Environnement Canada, Direction générale des sciences et de la technologie ...

- KOPPENHÖFER, AM (1993). « Observations on egg-laying behaviour of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) ». In : *Entomologia Experimentalis et Applicata* 68.2, p. 187-192.
- LASSOUDIÈRE, André (2007). *Le bananier et sa culture*. Editions Quae.
- (2010). *L'histoire du bananier*. Editions Quae.
- LÜDECKE, Daniel (2021). *sjPlot : Data Visualization for Statistics in Social Science*. R package version 2.8.9. URL : <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>.
- LENTH, Russell V. (2021). *emmeans : Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means*. R package version 1.6.3. URL : <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- MCSORLEY, R et JL PARRADO (1986). « Nematological reviews : *Helicotylenchus multicinctus* on bananas : an international problem ». In : *Nematropica*, p. 73-91.
- MILLE, C et CAZÈRES (2006). *La lutte contre le Charançon du Bananier, Cosmopolites sordidus (Germar). Protection phytosanitaire des cultures fruitières en Nouvelle-Calédonie. Fiche 3.7*.
- MITCHELL, Charles E, David TILMAN et James V GROTH (2002). « Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease ». In : *Ecology* 83.6, p. 1713-1726.
- MOLLOT, Gregory et al. (2012). « New primary resource increases predation on a pest in a banana agroecosystem ». In : *Agricultural and forest entomology* 14.3, p. 317-323.
- MÜLLER, Birgit et al. (2013). « Describing human decisions in agent-based models—ODD+ D, an extension of the ODD protocol ». In : *Environmental Modelling & Software* 48, p. 37-48.
- ÖSTMAN, Örjan, Barbara EKBOM et Janne BENGTTSSON (2001). « Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control ». In : *Basic and Applied Ecology* 2.4, p. 365-371.
- PERFECTO, Ivette et Antonio CASTIÑEIRAS (1998). « Deployment of the predaceous ants and their conservation in agroecosystems ». In : *Conservation biological control*. Elsevier, p. 269-289.
- PHILLIPS, Benjamin L et al. (2008). « Reid's paradox revisited : the evolution of dispersal kernels during range expansion ». In : *the american naturalist* 172.S1, S34-S48.

- POEYDEBAT, Charlotte et al. (2016). « Balancing competition for resources with multiple pest regulation in diversified agroecosystems : a process-based approach to reconcile diversification and productivity ». In : *Ecology and evolution* 6.23, p. 8607-8616.
- POLHILL, J Gary et al. (2008). « Using the ODD protocol for describing three agent-based social simulation models of land-use change ». In : *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 11.2, p. 3.
- PYNOO, Bram et al. (2011). « Predicting secondary school teachers' acceptance and use of a digital learning environment : A cross-sectional study ». In : *Computers in Human behavior* 27.1, p. 568-575.
- R CORE TEAM (2021). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL : <https://www.R-project.org/>.
- RABASA, Sonia G, David GUTIÉRREZ et Adrián ESCUDERO (2005). « Egg laying by a butterfly on a fragmented host plant : a multi-level approach ». In : *Ecography* 28.5, p. 629-639.
- RAEMAEKERS, Romain H et al. (2001). « Agriculture en Afrique tropicale ». In :
- RHINO, Béatrice et al. (2010). « Effect of fallows on population dynamics of *Cosmopolites sordidus* : toward integrated management of banana fields with pheromone mass trapping ». In : *Agricultural and Forest Entomology* 12.2, p. 195-202.
- RICCI, Benoit et al. (2017). « Les cartes de prédation : retour d'expérience dans le projet SEBIOPAG ». In : *Séminaire" Ecologisation des systèmes de productions agricoles pour renforcer le contrôle biologique des bioagresseurs"*.
- SARAH J.L., J. Pinochet et J. STANTON (1996). *Nématode parasite des bananiers Radopholus similis Cobb. Parasites et ravageurs Musa : fiche technique N° 1. INIBAP, Montpellier, Francia.*
- SCHELLING, Thomas C (1969). « Models of segregation ». In : *The American Economic Review* 59.2, p. 488-493.
- SCHICK, Robert S et al. (2008). « Understanding movement data and movement processes : current and emerging directions ». In : *Ecology letters* 11.12, p. 1338-1350.

- SEARLE, Kate R, N THOMPSON HOBBS et Lisa A SHIPLEY (2005). « Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales ». In : *Oikos* 111.3, p. 417-424.
- TANG, Wenwu et David A BENNETT (2010). « Agent-based modeling of animal movement : a review ». In : *Geography Compass* 4.7, p. 682-700.
- THIELE, Jan C (2014). « R marries NetLogo : introduction to the RNetLogo package ». In : *Journal of Statistical Software* 58.2, p. 1-41.
- THIELE, Jan C, Winfried KURTH et Volker GRIMM (2012). « RNetLogo : An R package for running and exploring individual-based models implemented in NetLogo ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 3.3, p. 480-483.
- TISUE, Seth et Uri WILENSKY (2004). « Netlogo : A simple environment for modeling complexity ». In : *International conference on complex systems*. T. 21. Boston, MA, p. 16-21.
- TIXIER, Philippe et al. (2004). « SIMBA-POP : a cohort population model for long-term simulation of banana crop harvest ». In : *Ecological Modelling* 180.2-3, p. 407-417.
- TIXIER, Philippe et al. (2008). « SIMBA, a model for designing sustainable banana-based cropping systems ». In : *Agricultural Systems* 97.3, p. 139-150.
- TREVERROW, N (1985). « Banana weevil borer. Agfact H6. AE. 1 ». In : *New South Wales, Australia, Department of Agriculture*.
- VILARDEBO, Anselme et al. (1974). « Chlordécone et autres insecticides dans la lutte contre le charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* GERM ». In : *Fruits* 29.4, p. 267-278.
- VINATIER, Fabrice (2010). « Dynamique spatiale du charançon du bananier en interaction avec le système de culture et l'organisation paysagère ». Thèse de doct. AgroParisTech.
- VINATIER, Fabrice et al. (2009). « COSMOS, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of *Cosmopolites sordidus* in banana fields ». In : *Ecological Modelling* 220.18, p. 2244-2254.
- VINATIER, Fabrice et al. (2010). « Radiotelemetry unravels movements of a walking insect species in heterogeneous environments ». In : *Animal behaviour* 80.2, p. 221-229.
- WALTERS, Richard J et al. (2006). « Modelling dispersal of a temperate insect in a changing climate ». In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273.1597, p. 2017-2023.

- WATSON, James R, Charles A STOCK et Jorge L SARMIENTO (2015). « Exploring the role of movement in determining the global distribution of marine biomass using a coupled hydrodynamic-size-based ecosystem model ». In : *Progress in Oceanography* 138, p. 521-532.
- WILBY, Andrew et Matthew B THOMAS (2002). « Natural enemy diversity and pest control : patterns of pest emergence with agricultural intensification ». In : *Ecology Letters* 5.3, p. 353-360.
- WINKLER, Eckart et Thilo HEINKEN (2007). « Spread of an ant-dispersed annual herb : An individual-based simulation study on population development of *Melampyrum pratense* L. » In : *Ecological modelling* 203.3-4, p. 424-438.
- ZUUR, Alain F et al. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. T. 574. Springer.