

## Mémoire de stage

Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome, option Inter-Etablissement  
Protection des Plantes et Environnement, sur le thème :

# Communautés de fourmis et interactions fourmis - cochenilles en système de culture d'ananas à La Réunion



**Par Eva Faustin**

**Ecole de rattachement : Institut Agro Montpellier**

Stage réalisé à : **CIRAD de La Réunion, Station de Bassin-Plat**  
UPR GECO, Département PerSyst  
Voie cannière, BP 180, 97455 Saint-Pierre, La Réunion

Sous la direction de : **Dominique Carval et Marie Bourel**

Tutoré par : **Frédéric Marion-Poll (IA APT)**

**Soutenu le 26 septembre 2023 à Montpellier, devant le jury composé de :**

**Président : Frédéric Marion-Poll (IA APT)**

**Membres : Manuel Plantegenest (IA Rennes), Leïla Bagny-Beilhe (CIRAD)**



## Mémoire de stage

Présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome, option Inter-Etablissement  
Protection des Plantes et Environnement, sur le thème :

# Communautés de fourmis et interactions fourmis - cochenilles en système de culture d'ananas à La Réunion



**Par Eva Faustin**

**Ecole de rattachement : Institut Agro Montpellier**

Stage réalisé à : **CIRAD de La Réunion, Station de Bassin-Plat**  
UPR GECO, Département PerSyst  
Voie cannière, BP 180, 97455 Saint-Pierre, La Réunion

Sous la direction de : **Dominique Carval et Marie Bourel**

Tutoré par : **Frédéric Marion-Poll (IA APT)**

**Soutenu le 26 septembre 2023 à Montpellier, devant le jury composé de :**

**Président : Frédéric Marion-Poll (IA APT)**

**Membres : Manuel Plantegenest (IA Rennes), Leïla Bagny-Beilhe (CIRAD)**



# Engagement de non plagiat

## ● Principes

- Le plagiat se définit comme l'action d'un individu qui présente comme sien ce qu'il a pris à autrui.
- Le plagiat de tout ou parties de documents existants constitue une violation des droits d'auteur ainsi qu'une fraude caractérisée.
- Le plagiat concerne entre autres : des phrases, une partie d'un document, des données, des tableaux, des graphiques, des images et illustrations.
- Le plagiat se situe plus particulièrement à deux niveaux : ne pas citer la provenance du texte que l'on utilise, ce qui revient à le faire passer pour sien de manière passive ; recopier quasi intégralement un texte ou une partie de texte, sans véritable contribution personnelle, même si la source est citée.

## ● Consignes

- Il est rappelé que la rédaction fait partie du travail de création d'un rapport ou d'un mémoire, en conséquence lorsque l'auteur s'appuie sur un document existant, il ne doit pas recopier les parties l'intéressant mais il doit les synthétiser, les rédiger à sa façon dans son propre texte.
- Vous devez systématiquement et correctement citer les sources des textes, parties de textes, images et autres informations reprises sur d'autres documents, trouvés sur quelque support que ce soit, papier ou numérique en particulier sur internet.
- Vous êtes autorisés à reprendre d'un autre document de très courts passages *in extenso*, mais à la stricte condition de les faire figurer entièrement entre guillemets et bien sûr d'en citer la source.

## ● Sanction

En cas de manquement à ces consignes, la DEVE/le correcteur se réservent le droit d'exiger la réécriture du document sans préjuger d'éventuelles sanctions disciplinaires.

Je soussignée Eva Faustin,  
reconnais avoir lu et m'engage à respecter les consignes de non plagiat

A Saint-Pierre, le 14/03/2023

Signature :



# Fiche de confidentialité et d'autorisation de diffusion

## Confidentialité

X Non  Oui

Si oui :  1 an  5 ans  10 ans

Pendant toute la durée de confidentialité, aucune diffusion du mémoire n'est possible <sup>(1)</sup>.

Date et signature du maître de stage, cachet de l'organisme : 12/09/2023



A la fin de la période de confidentialité, sa diffusion est soumise aux règles ci-dessous (droits d'auteur et autorisation de diffusion par l'enseignant à renseigner).

## Droits d'auteur

L'auteure Eva Faustin autorise la diffusion de son travail (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité) :  Non X Oui

Si oui, il autorise :

La diffusion papier du mémoire uniquement <sup>(2)</sup>

X La diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

La diffusion papier et électronique du mémoire

X Accepte de placer son mémoire sous licence Creative commons CC-By-Nc-Nd (Facultatif)

Date et signature de l'auteur : 04/09/2023

## Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

Non  Oui

Si non, seul le titre du mémoire apparaîtra dans les bases de données.

Si oui, il autorise :

La diffusion papier du mémoire uniquement <sup>(2)</sup>

La diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

La diffusion papier et électronique du mémoire

Date et signature de l'enseignant :

(1) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation d'AGROCAMPUS OUEST s'engagent à respecter cette confidentialité.

(2) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation/option) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé.

## Remerciements

Je remercie avant tout mes maîtres de stage, Dominique Carval et Marie Bourel : ils m'ont accueillie et intégrée dans l'équipe GECO, m'accordant confiance et bienveillance. Merci à Dominique pour son suivi et sa pédagogie ; il a obtenu en juillet son Habilité à Diriger des Recherches, bien méritée ! Et merci à Marie pour son suivi et son humour, y compris la nuit au milieu d'un champ d'ananas. Toutes mes pensées pour le reste de sa thèse !

Pour les grands coups de main sur le terrain, merci à Bernard Abufera et Paulin Lenclu. Un remerciement va à Adrien Négrier pour m'avoir joyeusement aidée en malherbologie et pour avoir organisé une rencontre avec Pascal Marnotte et sa successeuse Marion Schwartz. Merci à Lysa N'Guessan et Tara Pappalardo pour leur art d'élever des cochenilles, à Tristan Schmitt de La Coccinelle pour ses petites proies, et à Anaïs Chailleux pour son expertise. Merci à Frédéric Chiroleu : sans sa formation en 2022, R serait encore une boîte noire pour moi.

Merci à Coralie Arnau, assistante gestionnaire que je n'ai croisé que virtuellement, mais qui a toujours été très réactive dans les dossiers, et à Delphine Carandante pour sa bonne humeur de tous les jours et ses petits tickets restaurants. Je salue Sylvie Hospital-Ortain avec qui j'adore parler : sans elle, tout Bassin-Plat est perdu !

Je salue également tous les autres techniciens, ouvriers, machinistes et chercheurs que j'ai croisés sur la station et avec qui j'ai pu échanger. Une pensée va aux autres stagiaires, doctorants et VSC, Marie, Théo, Léa, Flora, Morgane, Marion, Erin, Lysa, Juliette, Hugo, Krishna, pour les déjeuners partagés sous le kiosque de Bassin-Plat.

A l'Institut Agro Montpellier, je remercie beaucoup mon tuteur M. Frédéric Marion-Poll, qui m'a soutenue avec bienveillance pendant mon stage. Je remercie d'avance mon jury, Manuel Plantegenest et Leïla Bagny-Beilhe pour le temps et l'intérêt porté à mon sujet de stage.

Toujours à l'Institut, j'adresse mes pensées à toute ma promo PPE n°49, spécialement à Charline et Bastien ; et à l'équipe PPE, qui compte une poignée de professeurs adorés de ma promo. C'était clairement ma meilleure année à l'Institut Agro !

Enfin, je n'oublie pas que si j'arrive au bout de mes études, c'est grâce à ma mère, à mon père, à mon chat, à ma famille et à ma famille de la danse, qui sont avec moi tous les jours depuis le tout début, et même lorsque 9000 km nous séparent.



# Table des matières

<b>Engagement de non plagiat</b>	<b>1</b>
<b>Fiche de confidentialité et d'autorisation de diffusion</b>	<b>2</b>
<b>Remerciements</b>	<b>3</b>
<b>Table des matières</b>	<b>5</b>
<b>Sigles, abréviations et définitions</b>	<b>6</b>
<b>1. Introduction</b>	<b>1</b>
1.1. Contexte général	1
1.2. Objectifs et problématique du stage	2
<b>2. Terrain</b>	<b>3</b>
2.1. Objectifs	3
2.2. Hypothèses	3
2.3. Matériel et méthodes	3
2.4. Résultats	16
2.5. Discussion	28
2.6. Conclusion et perspectives	32
<b>3. Laboratoire</b>	<b>33</b>
3.1. Objectifs	33
3.2. Hypothèses	34
3.3. Matériel et méthodes	34
3.4. Résultats	37
3.5. Discussion	37
3.6. Conclusion et perspectives	40
<b>4. Conclusion et perspectives</b>	<b>41</b>
<b>5. Références bibliographiques</b>	<b>43</b>
<b>Annexes</b>	<b>49</b>
Annexe I. L'ananas et la maladie du Wilt	49
Annexe II. <i>Dysmicoccus brevipes</i> : description et lutte	50
Annexe III. Matériel terrain et laboratoire	53
Annexe IV. Calendrier des prises d'images et relevés terrain	54
Annexe V. Disposition des caméras sur les parcelles	55
Annexe VI. Notation de recouvrement : la méthode Marnotte	56
Annexe VII. Algorithme de vision par ordinateur	58
Annexe VIII. Modèle d'équations structurelles	60
Annexe IX. Inventaire des espèces végétales en culture d'ananas	62
Annexe X. Description des fourmis d'intérêt	63
Annexe XI. Méthode d'élevage des fourmis	65
Annexe XII. Méthode d'élevage de <i>D. brevipes</i>	68
Annexe XIII. Fréquentation du sucre par <i>P. megacephala</i>	70
Annexe XIV. Fréquentation de <i>D. brevipes</i> par <i>P. megacephala</i> : résumés des modèles	72
<b>Fiche d'identification</b>	<b>74</b>

## Sigles, abréviations et définitions

**AP** : *Average Precision*, précision moyenne. Aire sous la courbe précision-rappel pour chaque classe dans les modèles de détection d'objets par ordinateur

**CIRAD** : Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

**FN** : *False Negative*, faux négatifs. Individus non détectés dans les modèles de détection d'objets par ordinateur

**FP** : *False Positive*, faux positifs. Individus détectés mais appartenant à une autre classe dans les modèles de détection d'objets par ordinateur

**GLM** : *Generalised Linear Model*, modèle linéaire généralisé

**GLMM** : *Generalised Linear Mixed Model*, modèle linéaire généralisé mixte

**GT** : *Ground Truth*, vérité terrain. Nombre d'individus de chaque classe sur l'ensemble des photos testées dans les modèles de détection d'objets par ordinateur

**LRT** : *Likelihood Ratio Test*, test du rapport des vraisemblances

**mAP** : *Mean Average Precision*, moyenne des AP sur l'ensemble des classes dans les modèles de détection d'objets par ordinateur

**NEF** : Nectar ExtraFloral

**PMWaV** : *Pineapple Mealybug Wilt-associated Virus*, complexe de virus associé à la cochenille farineuse de l'ananas

**Polydôme** : Se dit d'une colonie constituée de plusieurs nids

**Polygyne** : Se dit d'une colonie avec plusieurs gynes (reines)

**SADur** : Système Alimentaire Durable en milieu insulaire

**SEM** : *Structural Equation Modeling*, modèle d'équations structurelles

**TP** : *True Positive*, vrais positifs. Individus détectés et assignés à la bonne classe dans les modèles de détection d'objets par ordinateur

**Trophobiose** : Association entre deux organismes dont l'un fournit la nourriture à l'autre

**WIKTROP** : *Weed Identification and Knowledge in the Tropical and Mediterranean areas*, Identification et connaissance des adventices tropicales et méditerranéennes. Site : <https://portal.wiktrop.org/fr>

**YOLO** : *You Only Look Once*, algorithme de reconnaissance d'objets développé par Redmon *et al.* (2015)

# 1. Introduction

## 1.1. Contexte général

À La Réunion, l'ananas *Ananas comosus* se place comme première production fruitière avec environ 16 000 tonnes sur 360 hectares (Nurbel *et al.*, 2021) (Annexe I). Cependant, cette production exigeante et sensible aux bioagresseurs est depuis quelques années largement impactée par la présence de cochenilles : ces hémiptères piqueurs-suceurs transmettent la maladie du Wilt, qui occasionne jusqu'à 80% de perte de rendement (*Culture de l'ananas : Fiche principaux bioagresseurs n°1*, 2015). Le Wilt est causé par le complexe PMWaV (*Pineapple Mealybug Wilt-associated Virus*) transmis par la cochenille farineuse rose de l'ananas *Dysmicoccus brevipes* (Muller & Nibouche, 2016 ; Sether *et al.*, 1998) et par la cochenille grise de l'ananas *Dysmicoccus neobrevipes* (Sether *et al.*, 1998). À La Réunion, seule *D. brevipes* a été observée sur ananas (Germain *et al.*, 2014) ; l'espèce est décrite en annexe II.

La lutte contre le Wilt se fait pour l'instant via la lutte contre les cochenilles. Cependant :

- La lutte chimique est inefficace car les cochenilles ont tendance à se cacher à la base des feuilles et des racines, zones où elles sont protégées des pulvérisations insecticides. De plus, leur protection cireuse et épaisse rend difficile la pénétration des produits. Enfin, une seule substance active (le spirotetramat) est largement utilisée et autorisée actuellement (ANSES, s. d.), posant des problèmes de durabilité.
- La lutte biologique utilisant les ennemis naturels des cochenilles est rendue inefficace par leur trophobie avec certaines espèces de fourmis : ces dernières protègent les cochenilles de leurs ennemis naturels (Campos *et al.*, 2006 ; Fanani *et al.*, 2020 ; Feng *et al.*, 2015 ; Tanga *et al.*, 2016), augmentant ainsi considérablement leur taux de survie et leur densité (González-Hernández, Johnson, *et al.*, 1999). Les cochenilles fournissent elles du miellat riche en carbohydrates (Gray, 1952) aux fourmis.

Les fourmis sont donc des acteurs importants dans le pathosystème Wilt-cochenilles-fourmis. À La Réunion, même si une cinquantaine d'espèces ont été recensées à l'échelle du territoire (*AntWeb*, 2023 ; Blard *et al.*, 2003), la littérature sur les fourmis présentes sur l'île est relativement pauvre. En outre, le mutualisme entre les fourmis et *D. brevipes* n'a pas été étudié dans les systèmes de culture d'ananas à la Réunion. Une liste des espèces associées à *D. brevipes* dans le monde a été proposée par Jahn *et al.* (2003) (Annexe II) ; parmi les

espèces très probablement impliquées et présentes à La Réunion : la fourmi de feu *Solenopsis geminata* (Jahn *et al.*, 2003 ; Carabalí-Banguero *et al.*, 2013 ; Mau & Martin Kessing, 2007) et la fourmi grosse tête *Pheidole megacephala* (Petty & Tustin, 1993 ; Jahn *et al.*, 2003 ; González-Hernández, Johnson, *et al.*, 1999 ; Mau & Martin Kessing, 2007).

Plusieurs études avancent que lorsque les fourmis s'occupent moins des cochenilles, les populations de cochenilles diminuent significativement (González-Hernández, Reimer, *et al.*, 1999 ; Petty & Tustin, 1993 ; Mau & Martin Kessing, 2007), et la transmission du Wilt diminue également (Sether *et al.*, 1998). Des solutions se profilent alors :

- Lutter directement contre les fourmis, mais cette lutte serait très inefficace, notamment contre les espèces invasives ;
- Rompre le mutualisme en proposant aux fourmis une ressource sucrée alternative (Carabalí-Banguero *et al.*, 2013 ; Correa *et al.*, 2023 ; Win *et al.*, 2018).

## 1.2. Objectifs et problématique du stage

L'idée de la thèse « Interactions cochenilles-fourmis en système de culture d'ananas à La Réunion » de Marie Bourel est, à défaut de pouvoir lutter directement contre le Wilt, les cochenilles ou les fourmis, de chercher à comprendre et à modifier le comportement des fourmis, dans le but de rompre leur mutualisme avec *D. brevipès* et diminuer les populations de cette dernière. Cette disruption pourrait constituer une méthode de lutte alternative aux pesticides en diminuant la fréquentation, la protection et la dispersion des cochenilles par les fourmis.

En préambule de cette thèse, ce stage s'attache à (i) caractériser la diversité spécifique des fourmis et leur dominance en culture d'ananas, (ii) évaluer l'impact de la communauté végétale sur cette diversité, (iii) identifier les espèces de fourmis fréquentant *D. brevipès*, (iv) étudier en conditions contrôlées l'impact de l'ajout de sucre sur le comportement d'une espèce de fourmis d'intérêt envers *D. brevipès*.

Pour répondre à ces objectifs, le stage se déroule en deux parties : une première partie sur le terrain, dans des parcelles d'ananas, s'intéresse aux points (i) à (iii) grâce à de la prise d'image et l'entraînement d'un algorithme de vision par ordinateur, ainsi que de la dissection de plants d'ananas. Les résultats de cette première partie servent à la deuxième partie, qui elle s'intéresse au point (iv) avec des tests d'interactions fourmis - cochenilles au laboratoire.

## 2. Terrain

### 2.1. Objectifs

En culture d'ananas, cet essai a pour objectifs de : (1) caractériser la diversité spécifique des fourmis ; (2) caractériser la dominance numérique des fourmis autour d'un appât ; (3) caractériser l'impact de la communauté végétale sur la diversité et la dominance numérique des fourmis ; (4) tenter d'expliquer l'abondance de *D. brevipes* par l'abondance des fourmis et par des variables environnementales.

### 2.2. Hypothèses

(1) En culture d'ananas, le nombre d'espèces serait relativement faible (< 10 espèces) et largement dominé par *S. geminata*. Dans une moindre mesure, des observations sur la station du CIRAD de Bassin-Plat ont également révélé la présence de *P. megacephala*, *Paratrechina longicornis*, *Technomyrmex albipes*, *Brachymyrmex cordemoyi*, *Tetramorium bicarinatum*. (2) *S. geminata* est connue pour sa dominance comportementale (forte agressivité) et écologique (fortes populations), pour sa polydômie et polygynie qui lui confèrent un fort potentiel d'invasion. On s'attend à ce qu'elle soit la fourmi numériquement dominante sur appât. *P. megacephala* est une espèce agressive (Bertelsmeier *et al.*, 2015) avec les mêmes caractéristiques, même si elle s'est montrée moins agressive que *S. geminata* lors d'observations préliminaires sur la station. (3) La présence des fourmis invasives ne devrait pas être fortement impactée par la richesse et composition floristiques. D'autres espèces comme *B. cordemoyi* peuvent être favorisées par la présence de plantes à nectar floral ou extrafloral (NEF) (Jayanthi *et al.*, 2019). (4) Sur la base de la littérature citée en introduction, une corrélation positive entre l'abondance de *D. brevipes* et celles de *S. geminata* et *P. megacephala* est probable.

### 2.3. Matériel et méthodes

#### 2.3.1. Conditions expérimentales et matériel

Les relevés sont faits sur 10 parcelles d'ananas conventionnelles dans le sud de l'île (principal bassin de production) (Figure 1), entre avril et juin (début de la saison sèche). Les conditions environnementales et pratiques culturales y sont relativement similaires (Tableau 1). Le matériel est décrit en annexe III.



Figure 1. Localisation des parcelles (cartes Google Earth)

Tableau 1. Caractéristiques des parcelles

N° parcelle	Lieu	Altitude (m)	Température moyenne annuelle (°C)*	Pluviométrie moyenne annuelle (mm)*	Orientation des rangs**	Couverture du billon	Date plantation	Type d'irrigation	Gestion des adventices	Insecticide cochenille ou fourmi
1	Bassin-Martin	420	20,7	4,0	NS	Plastique	mai 2021	Aucune	Mécanique	Aucun
2	Bassin-Martin	270	21,8	3,6	NE-SO	Plastique	octobre 2021	Aspersion	Chimique	Movento préventif
3	Le Tampon	790	19,2	5,1	NS	Plastique	août 2022	Aucune	Mécanique	Aucun
4	Petite-Ile	570	20,2	6,8	EO-NS	Plastique	novembre 2022	Aucune	Mécanique	Aucun
5	Bassin-Plat	160	23,2	3	NO-SE	Plastique biodégradable	novembre 2021	Goutte à goutte	Mécanique	Aucun
6	Le Tampon	765	19,0	5,2	NS	Plastique	juin 2022	Aspersion	Mécanique	Aucun
7	Le Tampon	700	19,9	4,5	NE-SO	Plastique	novembre 2022	Aucune	Chimique	Movento préventif
8	Bassin-Martin	470	21,4	4,4	NO-SE	Plastique	avril 2022	Aucune	Chimique	Aucun
9	Bassin-Martin	270	21,6	3,7	NE-SO	Plastique	mai 2022	Aspersion	Chimique	Movento préventif
10	Le Tampon	765	19,3	5,3	NO-SE	Plastique	décembre 2021	Aspersion	Chimique	Aucun

\* Calcul à partir des données 2013-2023 de [smartis.re](http://smartis.re)

\*\*Abréviations ; N Nord, S Sud, E Est, O Ouest

### **2.3.2. Dispositifs et relevés**

Le calendrier des relevés est disponible en annexe IV.

#### **2.3.2.1. Pluviométrie**

Sur chaque parcelle, un relevé de pluviométrie est réalisé pendant chaque prise de vue.

#### **2.3.2.2. Reconnaissance artificielle des espèces de fourmis**

La dalle a été choisie comme surface plane posée dans la continuité de la litière. Elle ne chauffe pas beaucoup au soleil, permettant le passage des fourmis, et permet d'avoir un fond uni pour l'algorithme de reconnaissance utilisé par la suite. La caméra est fixée sur un trépied, 10 cm au-dessus de la dalle (distance limitant les photos floues), et est surmontée d'un parapluie la protégeant du soleil et des intempéries (Figure 2). Le parapluie est fixé au sol par 2 poids de 3 kg. Selon la taille de la parcelle, ce dispositif est répété 6 fois (parcelles 1, 3, 5, 10) ou 8 fois (parcelles 2, 4, 6, 7, 8, 9), en répartissant les caméras à minimum 15m de distance (disposition précisée en annexe V) et de préférence dans les zones non visibles depuis la route, pour éviter les vols. Une fois le dispositif installé, la caméra prend 1 photo/min avec flash pendant 24h. Au total, 72 caméras ont été installées, et ont pris 103 680 images (60min\*24h\*72 caméras).

#### **2.3.2.3. Dominance numérique des fourmis autour d'un appât**

Au dispositif décrit précédemment, on ajoute un dépôt linéaire de miel (1\*8cm) sur la dalle (Figure 3) ; le trait est assez fin pour éviter son écoulement et pour éviter un recrutement trop important de fourmis rendant une détection de leur nombre trop complexe pour l'algorithme de reconnaissance. La prise d'images se fait toutes les 30s pendant 3h, car l'appât finit par être entièrement consommé ; le temps passé après dépôt de l'appât est noté Time. La prise d'image se fait à 2 moments (facteur noté Day\_Night) :

- le jour (11h à 14h), heures où le soleil ne passe pas sous le parapluie et ne chauffe donc pas la dalle. Des tests préliminaires sur la station ont montré que les fourmis fourragent la journée en présence d'un appât, malgré la chaleur ;
- la nuit (18h à 21h), heures nocturnes d'activité des fourmis selon des tests préliminaires sur la station, et raisonnables d'un point de vue logistique.

Au total, 51 840 images sont prises par les caméras (2 fois\*60 min\*3h\*2 modalités jour/nuit\*72 caméras).

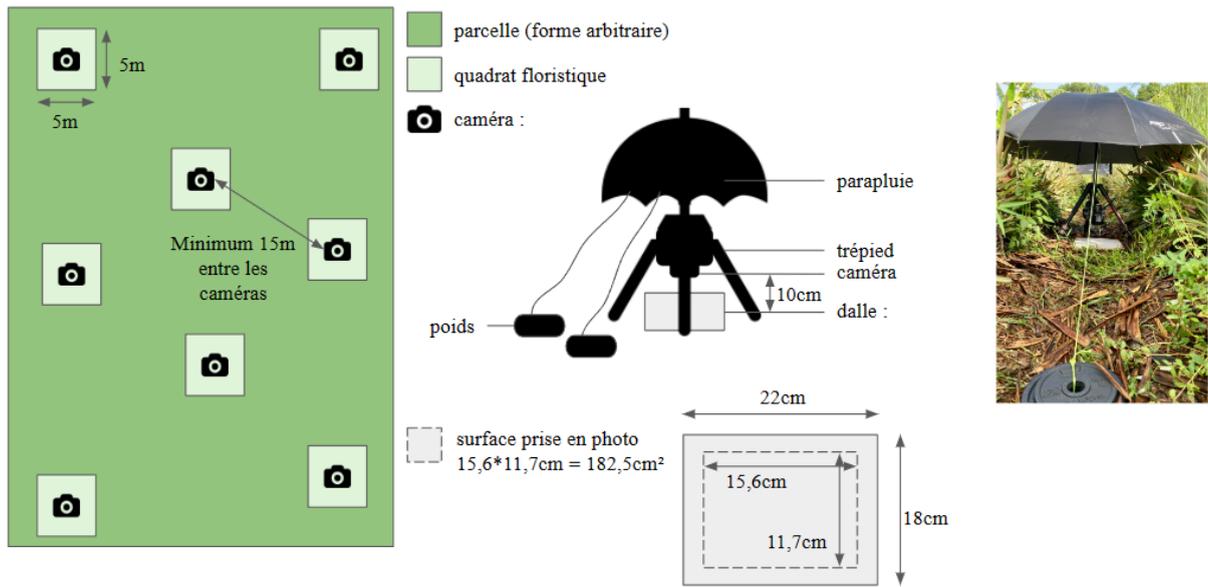


Figure 2. Schéma et photographie du dispositif  
(icônes de Flaticon.com)

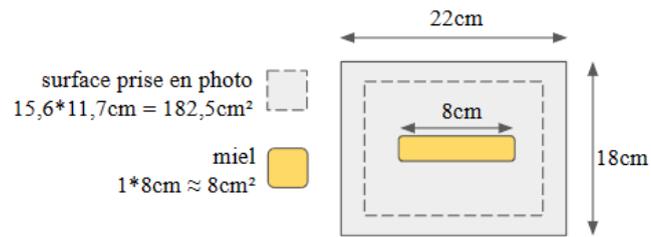


Figure 3. Schéma de la dalle avec appât

#### **2.3.2.4. Effet de la communauté végétale**

Autour de chaque caméra, un relevé floristique est effectué sur un quadrat  $5*5\text{m} = 25\text{m}^2$  (72 quadrats au total) (Figure 2). Cette aire a été choisie pour 2 raisons : premièrement, il est possible d'effectuer le relevé à 2 ou 3 observateurs, en restant hors du quadrat ; deuxièmement, un relevé de diversité sur une aire comprise entre 20 et  $30\text{m}^2$  est considéré comme assez représentatif de la diversité spécifique végétale en champ cultivé (voir courbe aire-espèces en annexe VI) (communication personnelle de Pascal Marnotte).

Le quadrat comprend donc des passepieds et des billons d'ananas (Figure 4) ; leur largeur est mesurée. Le relevé se fait ensuite selon la notation de Marnotte (Marnotte, 1984 ; Mathieu & Marnotte, 2000 ; méthode décrite en annexe VI) : sur chaque passepied et chaque billon du quadrat, une note est donnée au recouvrement de chaque espèce végétale et du mulch.

Ces relevés permettent d'avoir la richesse floristique par quadrat (notée Richesse\_flo), le recouvrement moyen des quadrats par les espèces végétales (noté R\_Vegetal, calculé en faisant la moyenne des recouvrements des billons et des passepieds pondérés par leur largeur) et par le mulch (noté R\_Mulch, également pondéré), ainsi que le recouvrement moyen de chaque espèce végétale sur chaque quadrat.

Une recherche bibliographique nous permet de recenser la présence de NEF sur les espèces végétales identifiées.

#### **2.3.2.5. Échantillonnage de plants d'ananas**

Dans chaque quadrat, 2 plants d'ananas entiers sont prélevés (144 plants au total) à 1m de part et d'autre de la caméra (Figure 5) et placés dans des sacs hermétiques. Les fourmis et cochenilles présentes sur chaque plant sont récupérées à l'aspirateur à bouche, comptées puis conservées dans de l'alcool à  $90^\circ$ . Les fourmis sont identifiées à l'espèce. Le nombre d'interactions cochenilles-fourmis est également noté.

### **2.3.3. Analyse des données**

Tous les calculs et analyses statistiques ont été faits avec R 4.3.0. (R Core Team, 2023) avec un seuil de significativité de 0,05.

#### **2.3.3.1. Pluviométrie**

Les données de pluviométrie servent uniquement à expliquer une potentielle absence des fourmis sur les plaques mouillées.



Figure 4. Schéma et photographie d'un quadrat  
(icônes de BioRender.com et Flaticon.com)

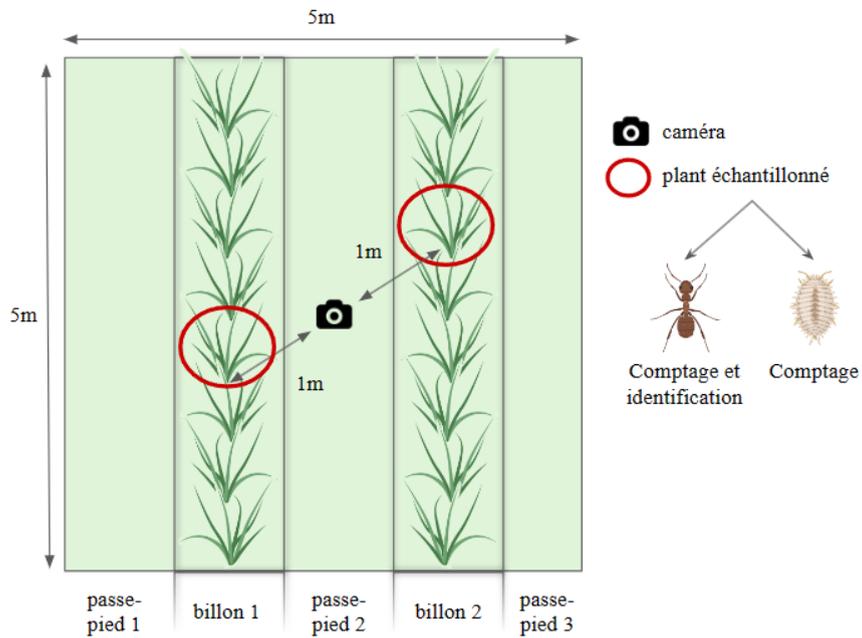


Figure 5. Échantillonnage des plants d'ananas  
(icônes de BioRender.com et Flaticon.com)

### 2.3.3.2. Reconnaissance artificielle des espèces de fourmis

Les images obtenues sont traitées avec une version modifiée du pipeline Corigan (Tresson *et al.* 2019, 2021) qui utilise Yolov4 (Bochkovskiy *et al.*, 2020) comme noyau. Son fonctionnement est détaillé en annexe VII. Les espèces monomorphes sont représentées chacune par une classe, tandis que les espèces dimorphiques sont séparées en 2 castes (minor, major). Les fourmis *Technomyrmex* sont regroupées au niveau du genre car il est impossible de différencier les 4 espèces présentes à la Réunion sur les images, un des critères discriminants étant le nombre et la disposition de soies sur la tête, le mésosome et le gastre. Certaines espèces étant peu présentes dans les 441 images de terrains labellisées manuellement et sélectionnées pour l'entraînement, 537 images prises au laboratoire ont également été labellisées manuellement et ajoutées au jeu de données d'entraînement du modèle (Tableau 2). Néanmoins, le jeu de données demeure déséquilibré, certaines classes étant surreprésentées et d'autres rares (Tableau 2). Le modèle a été entraîné sur 20 000 itérations. Une fois entraîné, le modèle a été testé sur 16 images de terrains et les métriques suivantes ont été calculées :

- *Ground Truth* (GT) : vérité terrain, nombre d'individus de chaque classe sur l'ensemble des photos testées ;
- *True Positive* (TP) : individus détectés et assignés à la bonne classe ;
- *False Positive* (FP) : individus détectés mais appartenant à une autre classe ;
- *False Negative* (FN) : individus non détectés ;
- Précision =  $\frac{TP}{TP + FP}$  ;
- Rappel =  $\frac{TP}{TP + FN}$  ;
- $F1 = \frac{2 \times \text{Précision} \times \text{Rappel}}{\text{Précision} + \text{Rappel}} = \frac{2TP}{2TP + FN + FP}$  ;
- *Average Precision* (AP) : Aire sous la courbe précision-rappel pour chaque classe ;
- *Mean Average Precision* (mAP) : moyenne des AP sur l'ensemble des classes.

Ces métriques ont des valeurs comprises entre 0 et 1 : plus elles tendent vers 1, plus le modèle est bon. La précision étant reliée aux FP, une matrice de confusion est construite afin d'observer entre quelles classes le modèle se trompe.

L'objectif est ici d'entraîner l'algorithme et de détecter sa précision. Il ne permet pas d'avoir une vraie vision de la diversité spécifique des fourmis car l'algorithme ne peut reconnaître que les espèces qu'il est entraîné à détecter.

**Tableau 2. Nombre d'exemples par classe fournis au modèle pour l'entraînement du modèle**

Classe (espèce ou caste)	Nombre d'exemples pour entraînement		
	Photos terrain	Photos laboratoire	Total
<i>Solenopsis geminata</i> minor	8397	0	8397
<i>Pheidole megacephala</i> minor	7397	347	7744
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	4474	11	4485
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	230	630	860
<i>Paratrechina longicornis</i>	520	219	739
<i>Technomyrmex</i> spp.	237	368	605
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	133	185	318
<i>Solenopsis geminata</i> major	180	0	180
<i>Pheidole megacephala</i> major	10	137	147
<i>Nylanderia bourbonica</i>	101	0	101

### 2.3.3.3. Dominance numérique des fourmis autour d'un appât

Pour chaque prise de vue, 7 images prises à 30 min d'intervalle sont labellisées à la main à l'aide du logiciel labelImg (Tzutalin, 2015). Au total,  $7 \times 72 \text{ caméras} \times 2 \text{ (jour/nuit)} = 1008$  images sur les 51 840 disponibles ont été labellisées. Le reste des images pourra être traité par l'algorithme de vision lorsqu'il sera convenablement entraîné. L'unité d'échantillonnage est ici l'image.

#### *Analyse de contrôle et de dominance*

Les fréquences d'apparition sur parcelle et sur appât sont calculées. Lorsque l'espèce est présente, son abondance moyenne ainsi que sa fréquence de contrôle de l'appât sont calculées : un appât est considéré comme contrôlé par une espèce si le nombre d'individus est  $> 20$  et qu'aucune autre espèce est présente ; ou que le nombre d'individus est au moins 2 fois supérieur au nombre d'individus de la deuxième espèce la plus abondante, et que le nombre total de fourmis  $> 20$  (Bestelmeyer, 2000 ; Baccaro *et al.*, 2010). Ces données permettent de classer les espèces en espèces dominantes, subdominantes ou subordonnées selon la méthode décrite dans le tableau 3 : si les autres seuils choisis proviennent de la littérature, la fréquence sur parcelle a ici été ajoutée comme critère car elle permet de classer directement en subordonnées les espèces vues sur une seule parcelle. Ce classement est fait avec les données jour et nuit confondues.

Un modèle multinomial non ordonné est construit avec le package VGAM (Yee, 2023) pour expliquer par les variables environnementales (Day\_Night, Time, Richesse\_flo, R\_Vegetal, R\_Mulch, considérées indépendantes) la probabilité qu'une espèce ou groupe d'espèces contrôle l'appât. La corrélation entre variables explicatives est vérifiée avec le coefficient de Pearson qui mesure l'association linéaire entre elles et permet d'éviter la multicolinéarité dans le modèle : si 2 variables sont corrélées (coefficient de Pearson  $> |0,7|$  selon Dormann *et al.* (2013)), l'une d'elle est retirée du modèle. Les interactions entre variables explicatives ne sont pas prises en compte par manque de sens biologique. L'effet des variables est testé via ANOVA avec un test du rapport des vraisemblances (*Likelihood Ratio Test* ou *LRT*) : si une variable explicative a un effet significatif, elle influence le rapport entre au moins 2 classes de la variable expliquée. La normalité des résidus est vérifiée ; l'homogénéité de la variance n'est pas vérifiée car il n'y a pas de consensus sur son interprétation en modèle multinomial. L'intérêt du modèle est aussi de prédire la valeur que prendrait la variable à expliquer pour des valeurs connues de variables explicatives (Hervé, 2016), avec la fonction `predictvglm()`. Des courbes prédictives sont ainsi tracées pour chacune des variables significatives.

**Tableau 3. Méthode de détermination de la dominance d'une espèce de fourmis  
(adapté de Carval *et al.*, 2022 ; Baccaro *et al.*, 2010)**

	Fréquence sur parcelle (/10)		Fréquence sur appât (%)		Abondance moyenne quand l'espèce est présente		Fréquence de contrôle (%) quand l'espèce est présente	
<b>Espèce dominante</b>	> 1	ET	> 5	ET	> 11	ET	> 25	
Sinon :								
<b>Espèce subdominante</b>	> 1	ET	> 5	ET	> 3,5	ET	> 20	
Sinon :								
<b>Espèce subordonnée</b>								

### *Analyse de cooccurrences*

Une matrice de cooccurrence est construite avec le package R *cooccur* (Griffith *et al.*, 2016) qui classe les paires d'espèces (données présence-absence) comme ayant des associations positives, négatives ou aléatoires sur la base du modèle probabiliste de cooccurrence d'espèces de Veech (2013). L'algorithme calcule la fréquence attendue de cooccurrence entre chaque paire d'espèces, basée sur l'hypothèse que la distribution de chaque espèce est aléatoire et indépendante des autres espèces. Il compare cette fréquence attendue à la fréquence observée, et renvoie les probabilités qu'une valeur de cooccurrence plus extrême (faible ou élevée) ait pu être obtenue par hasard.

#### **2.3.3.4. Effet de la communauté végétale**

L'analyse floristique qualitative permet de décrire la composition de la flore et d'avoir pour chaque quadrat un nombre d'espèces végétales (noté *Richesse\_flo*).

L'analyse floristique quantitative permet de décrire l'importance agronomique des espèces en fonction de leur fréquence relative  $F_{rel}$  et de leur recouvrement local  $R_{loc}$  (qui met en évidence les espèces rares mais à fort recouvrement) :

$$F_{rel} = \frac{F_{abs}}{\text{Nombre de relevés}} , \quad R_{loc} = \frac{\Sigma \text{Recouvrement}}{F_{abs}} , \quad \text{avec } F_{abs} = \text{nombre de relevés où l'espèce est présente.}$$

Avec ces calculs, chaque espèce est positionnée dans un diagramme d'infestation nous renseignant sur les espèces agronomiquement importantes (Tableau 4) : les seuils choisis pour  $F_{rel}$  sont tirés de la bibliographie (Ka *et al.*, 2020 ; Karkour & Mohammed, 2015) et le seuil pour  $R_{loc}$  est adapté d'observations terrain (pour  $R_{loc} > 30\%$ , on considère que l'espèce devient importante agronomiquement). Juste pour ce diagramme, la strate « Billon » n'est pas prise en compte car les billons étaient tous largement dominés par l'ananas et que l'on souhaite dans cette partie expliquer l'abondance des fourmis par les adventices.

Les espèces végétales d'intérêt (agronomiquement importantes et possédant des NEF) sont mises en corrélation avec l'abondance des espèces de fourmis d'intérêt (dominantes et subdominantes). Ces abondances viennent des relevés sur plants d'ananas (partie 2.3.3.5) plutôt que des relevés sur appâts, car dans ces derniers les fourmis sont attirées par l'appât, induisant un biais si l'on souhaite expliquer l'abondance des fourmis sur ananas par les recouvrement d'espèces végétales.

Sur la base des résultats du diagramme d'infestation et de la corrélation, des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM), considérant la parcelle comme effet aléatoire, sont construits avec le package *lme4* (Bates *et al.*, 2023) pour expliquer l'abondance de chaque

fourmi d'intérêt par le recouvrement des espèces végétales avec qui elles sont corrélées. Pour prendre en compte la surdispersion des données, nous utilisons un modèle de régression suivant une loi Binomiale Négative. Pour chaque modèle, la corrélation entre variables explicatives est vérifiée avec le coefficient de Pearson. On considère que les variables sont indépendantes, et sans interactions par manque de sens biologique. On obtient alors les modèles complets. Une *backward selection* est appliquée aux modèles complets jusqu'à trouver les sous-modèles finaux contenant toutes les relations significatives (Zuur *et al.*, 2009). Ces sous-modèles finaux sont validés par la normalité de leurs résidus et l'absence de surdispersion (coefficient de dispersion  $< 1,6$ , communication personnelle de Yannick Outreman) ; le  $R^2$  marginal et le  $R^2$  conditionnel indiquent l'un le pourcentage de variabilité expliquée par les effets fixes, et l'autre la part de variabilité totale avec l'effet aléatoire.

### 2.3.3.5. Échantillonnage de plants d'ananas

L'unité d'échantillonnage est ici le plant d'ananas (144 plants au total).

#### *Analyse de fréquence et d'abondance*

Les relevés permettent d'avoir la fréquence de présence et une gamme d'abondance des cochenilles et des espèces de fourmis par plant.

#### *Analyse de cooccurrences*

La cooccurrence entre espèces de fourmis et *D. brevipès* est vérifiée selon la méthode décrite dans la partie 2.3.3.3.

#### *Modèle linéaire mixte généralisé*

Sur la base de la littérature et d'observations, des hypothèses *a priori* ont été émises, expliquant l'abondance de *D. brevipès* par l'abondance des fourmis (sub)dominantes et par les variables environnementales (Richesse\_flo, R\_Vegetal et R\_Mulch) (Tableau 5). Sur ces hypothèses, un GLMM, considérant la parcelle comme effet aléatoire, est construit. Pour prendre en compte la surdispersion des données, nous utilisons une loi Binomiale Négative. Les conditions et la validation du GLMM sont les mêmes que dans la partie 2.3.3.4.

A partir du sous-modèle final trouvé par *backward selection* et avec la fonction `predict()`, une courbe prédictive est tracée.

Un SEM (Modèle d'Équations Structurelles) a été construit pour complexifier l'étude mais ses conditions de validation ne sont pas vérifiées ; il est présenté dans l'annexe VIII.

**Tableau 4. Classes et seuils du diagramme d'infestation**  
(adapté de Karkour & Mohammed, 2015 ; Ka *et al.*, 2020)

		Fréquence relative ( $F_{rel}$ )		
		- ( $F_{rel} \leq 0,25$ )	+ ( $0,2 < F_{rel} \leq 0,5$ )	++ ( $0,25 < F_{rel}$ )
<b>Recouvrement local (<math>R_{loc}</math>)</b>	++ ( $0,3 < R_{loc}$ )	Espèces rares mais recouvrantes	Espèces recouvrantes et moyennement fréquentes	Espèces majeures agressives, les plus infestantes, fréquentes et recouvrantes
	( $R_{loc} \leq 0,3$ )	Espèces mineures	Espèces peu recouvrantes et moyennement fréquentes	Espèces ubiquistes à recouvrement faible ou très localisé
Légende couleur :		Espèces peu agressives	Espèces moyennement agressives	Espèces agressives

**Tableau 5. Hypothèses *a priori* sur les relations entre variables expliquée et explicatives**

Variable à expliquer	Variable explicative	Hypothèse	Références
<i>D. brevipes</i>	<i>B_cordemoyi</i>	Trophobie probable : Santschi (1923) mentionne une association d'autres espèces du genre avec des cochenilles	Santschi, 1923
	<i>P_megacephala</i>	Trophobie probable	Petty & Tustin, 1993 ; González-Hernández, Johnson, <i>et al.</i> , 1999 ; Mau & Kessing, 2007 ; observations terrain
	<i>S_geminata</i>	Trophobie très probable	Carabali-Banguero <i>et al.</i> , 2013 ; Mau & Kessing, 2007 ; observations terrain
Richesse_flo		Polyphagie : les adventices pourraient constituer des ressources nutritives alternatives	Ben-Dov, s. d.
R_Vegetal		Le recouvrement pourrait favoriser les cochenilles en fournissant plus de ressources et en diminuant l'exposition au soleil et aux prédatations	Observations terrain
R_Mulch		Le mulch pourrait favoriser les cochenilles en diminuant l'exposition au soleil ou en augmentant la fréquentation des fourmis (Sulaiman, 2000)	Sulaiman, 2000

## 2.4. Résultats

### 2.4.1. Pluviométrie

Des épisodes pluvieux relativement anecdotiques ont été enregistrés sur 5 parcelles (Figure 6). Cependant, comme aucune anomalie n'a été détectée sur les prises d'image, ces données ne sont pas prises en compte par la suite.

### 2.4.2. Reconnaissance artificielle des espèces de fourmis

Les résultats du test sont présentés dans le tableau 6, et des exemples de détection sont illustrés en annexe VII. Le modèle n'arrive pas du tout à détecter 4 des 10 classes, lesquelles correspondent aux 4 classes ayant le plus faible nombre d'exemples dans le jeu de données. Les métriques concernant *B. cordemoyi* sont relativement bonnes avec un rappel élevé (près de 90% des individus détectés) et une bonne précision. Concernant *P. megacephala* (minor), *Technomyrmex* spp. et *S. geminata* (minor), les rappels sont relativement élevés avec une précision modérée. Pour *T. bicarinatum*, le rappel est élevé mais la précision faible. Au contraire, le modèle détecte avec précision *P. longicornis* mais avec un rappel de seulement 0,7 ; à noter par ailleurs, dans un test effectué sur des photos 24h, elle est souvent confondue avec des grillons, cela en raison de ses grandes pattes et antennes.

La matrice présentée à la figure 7 montre notamment des confusions entre *T. bicarinatum*, *S. geminata* (minor) et *P. megacephala* (minor). Les fourmis du genre *Technomyrmex* sont confondues avec *P. longicornis*.

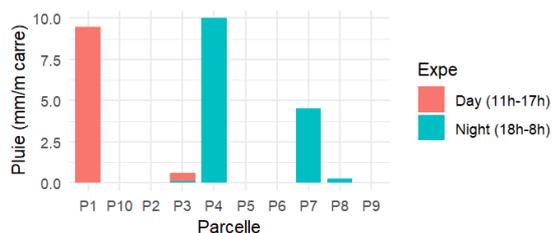


Figure 6. Pluviométrie pendant les prises d’image

Tableau 6. Métriques du modèle entraîné pour un test sur 16 images

Classe (espèce ou caste)	Précision	Rappel	F1	mAP	GT	TP	FP	FN
<i>Solenopsis geminata minor</i>	0,62	0,81	0,70	0,72	247	200	121	47
<i>Pheidole megacephala minor</i>	0,70	0,89	0,78	0,79	452	401	172	51
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	0,83	0,89	0,86	0,80	103	92	19	11
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	0,36	0,91	0,52	0,51	22	20	35	2
<i>Paratrechina longicornis</i>	0,88	0,70	0,78	0,65	246	172	24	74
<i>Technomyrmex spp.</i>	0,69	0,96	0,80	0,85	77	74	33	3
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	91	0	0	91
<i>Solenopsis geminata major</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	5	0	0	5
<i>Pheidole megacephala major</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	3	0	0	3
<i>Nylanderia bourbonica</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	3	0	0	3

	<i>T. bicarinatum</i>	<i>Technomyrmex spp.</i>	<i>T. melanocephalum</i>	<i>S. geminata minor</i>	<i>S. geminata major</i>	<i>P. megacephala minor</i>	<i>P. megacephala major</i>	<i>P. longicornis</i>	<i>N. bourbonica</i>	<i>B. cordemoyi</i>
<i>T. bicarinatum</i>	0	0	0	0	1	0	0	24	0	0
<i>Technomyrmex spp.</i>	3	0	0	0	2	0	0	1	0	75
<i>T. melanocephalum</i>	2	0	0	0	45	0	0	0	0	0
<i>S. geminata minor</i>	0	0	3	0	54	0	202	13	0	0
<i>S. geminata major</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>P. megacephala minor</i>	0	0	0	0	454	0	79	9	0	0
<i>P. megacephala major</i>	0	0	1	0	0	0	0	3	0	0
<i>P. longicornis</i>	0	0	173	0	0	0	0	0	0	24
<i>N. bourbonica</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1
<i>B. cordemoyi</i>	99	0	0	0	3	0	0	0	0	1

Figure 7. Matrice de confusion

### 2.4.3. Dominance numérique des fourmis autour d'un appât

#### *Analyse de contrôle et de dominance*

*S. geminata* et *P. megacephala* sont classées dominantes, *B. cordemoyi* subdominante, et toutes les autres espèces identifiées sont classées comme subordonnées (Tableau 7).

Le modèle multinomial tente d'expliquer la probabilité de contrôle de ces 3 espèces et des subordonnées combinées (= 4 niveaux de facteur) par Day\_Night, Time, Richesse\_flo, R\_Vegetal et R\_Mulch. Ces variables ne sont pas corrélées (Figure 8). L'ANOVA indique que toutes les variables explicatives ont un effet significatif sur la probabilité de contrôle des espèces (Tableau 8). Les résidus s'approchent d'une loi normale (Figure 9).

Les prédictions de contrôle sont illustrées sur la figure 10. On y regarde les tendances des courbes plutôt que les valeurs. La figure 10.a montre une différence jour/nuit pour *B.cordemoyi* et *P. megacephala*, avec une probabilité de dominance plus forte le jour pour la première et la nuit pour la seconde. Leur probabilité de contrôle augmente toutes deux avec le temps. *S. geminata* a quant à elle une probabilité de contrôle d'environ 30%, assez stable dans le temps, le jour comme la nuit. En revanche, les espèces subordonnées ont tendance à avoir une probabilité de contrôle forte au moment du dépôt de l'appât ; puis cette probabilité diminue drastiquement.

La figure 10.b montre qu'avec une richesse floristique croissante, la probabilité de contrôle de *B. cordemoyi* augmente fortement, avec une différence jour/nuit à la faveur du jour. *P. megacephala* a une tendance contraire : sa probabilité de contrôle diminue avec la richesse floristique, et est plus forte la nuit que le jour. La probabilité de contrôle de *S. geminata* augmente jusqu'à une diversité d'environ 15 à 20 espèces végétales, puis diminue légèrement. La probabilité de contrôle des subordonnées diminue avec la richesse floristique.

La figure 10.c montre que la probabilité de contrôle des 3 espèces augmente avec le recouvrement du quadrat, avec une différence jour/nuit pour *B. cordemoyi* et *P. megacephala* quand le recouvrement est fort (> 50%). Pour *P. megacephala*, on note une diminution de cette probabilité lorsque le recouvrement > 50%. Les subordonnées ont une probabilité de contrôle diminuant drastiquement avec le recouvrement moyen.

La figure 10.d montre que la probabilité de contrôle de *S. geminata* augmente fortement avec le recouvrement du mulch. La probabilité de contrôle de *B. cordemoyi* augmente jusqu'à ~40% de recouvrement du mulch puis diminue. Les probabilités de *P. megacephala* et des subordonnées diminuent avec le recouvrement du mulch.

Tableau 7. Dominance des espèces identifiées selon leur fréquence, abondance, contrôle

	Fréquence sur parcelle (/10)	Fréquence sur appât (%)			Abondance moyenne quand l'espèce est présente			Fréquence de contrôle (%) quand l'espèce est présente		
		All	Day	Night	All	Day	Night	All	Day	Night
<b>Dominant</b>	<b>&gt; 1</b>	<b>&gt; 5</b>			<b>&gt; 20</b>			<b>&gt; 25</b>		
<i>Solenopsis geminata</i>	7	16,2	11,7	20,9	91,5	62,5	108,3	60,8	53,4	65,0
<i>Pheidole megacephala</i>	5	15,8	11,9	19,9	72,8	23,9	103,1	62,3	35,6	78,9
<b>Subdominant</b>	<b>&gt; 1</b>	<b>&gt; 5</b>			<b>&gt; 10</b>			<b>&gt; 20</b>		
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i>	9	43,8	51,9	35,4	17,0	14,1	21,5	29,0	25,6	34,3
<b>Subordinate</b>										
<i>Paratrechina longicornis</i>	1	5,3	6,8	3,8	21,7	23,4	18,5	38,5	41,2	33,3
<i>Nylanderia bourbonica</i>	3	2,8	3,0	2,5	5,4	4,9	5,9	3,7	6,7	0,0
<i>Technomyrmex spp</i>	5	1,8	0,6	3,1	21,1	1,3	25,1	50,0	0,0	60,0
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	1	1,9	3,2	0,6	11,9	13,9	1,3	21,1	25,0	0,0
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	2	1,6	1,6	1,7	21,4	14,4	28,5	43,8	25,0	62,5



Figure 8. Matrice de corrélation des variables explicatives

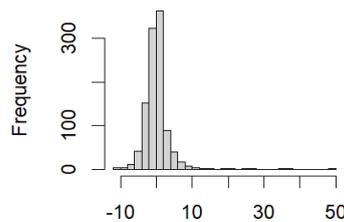


Figure 9. Distribution des résidus du modèle

Tableau 8. Likelihood Ratio Tests pour le modèle multinomial de dominance

Covariate	Delta df	Delta AIC	Chi2	P-value	Significance
Day_Night	3	18,82497	24,82497	< 0,0001	***
R_Mulch	3	38,42092	44,42092	< 0,0001	***
R_Vegetal	3	18,05459	24,05459	< 0,0001	***
Richesse_flo	3	37,94139	43,94139	< 0,0001	***
Time	3	14,35984	20,35984	0,0001	***

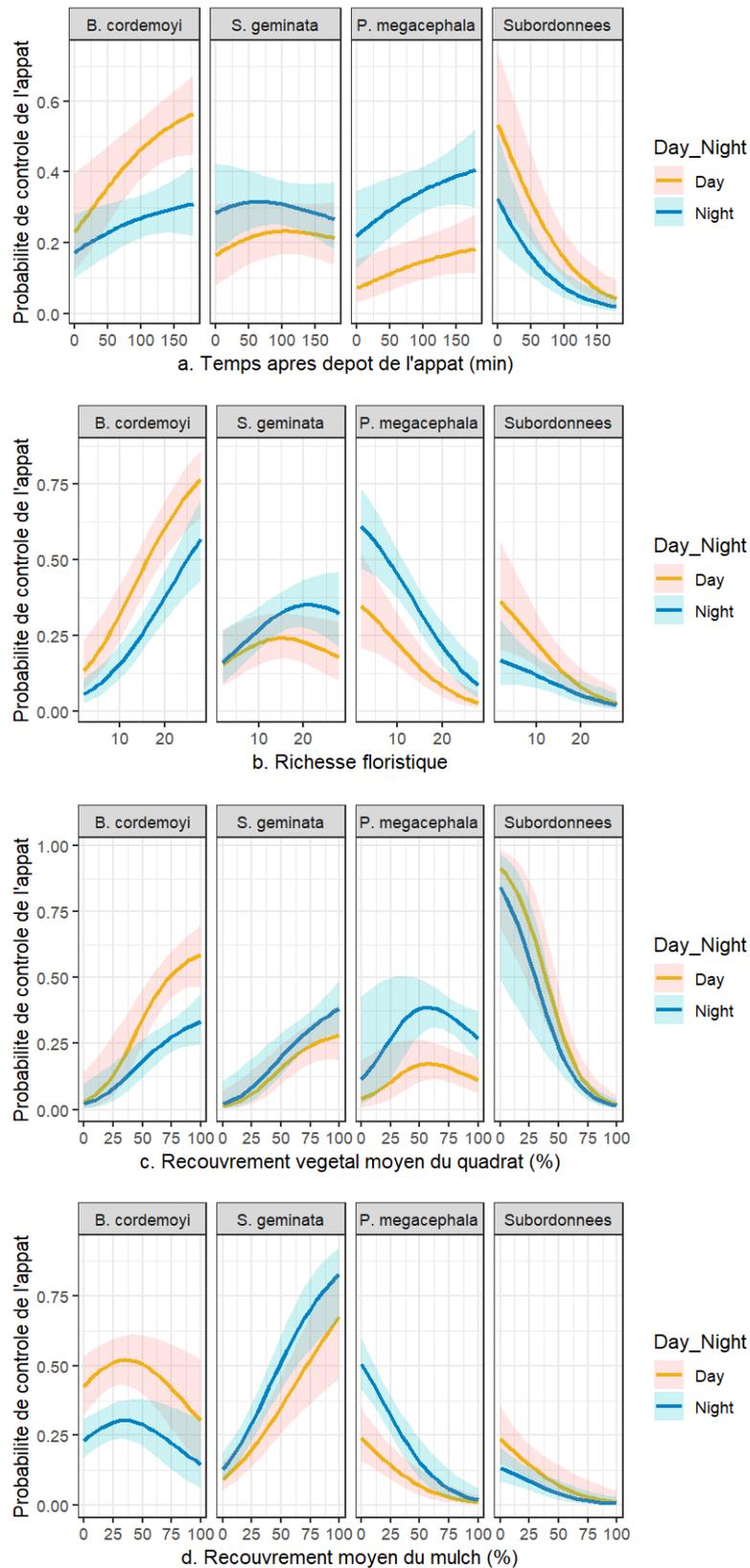


Figure 10. Prédications de probabilité de contrôle des espèces selon : a. le temps après dépôt de l'appât, b. la richesse floristique, c. le recouvrement moyen du quadrat et d. le recouvrement moyen du mulch

### *Analyse de cooccurrences*

La matrice indique une association négative entre *P. megacephala* et toutes les autres espèces sauf *T. bicarinatum* ; *S. geminata* et *B. cordemoyi* sont négativement associées à *P. longicornis* ; *B. cordemoyi* est négativement associée à *Technomyrmex* spp (Figure 11).

#### **2.4.4. Effet de la communauté végétale**

100 espèces ont été identifiées (inventaire complet de la flore disponible en annexe IX).

Le diagramme d'infestation sur les passepieds met en évidence 4 groupes d'adventices, dont 3 d'intérêt agronomique, moyennement agressives (13 espèces au total) (Figure 12) :

- Espèces mineures, qui regroupent la plupart des adventices présentes ;
- Espèces rares mais recouvrantes : *Cynodon dactylon* (CYNDA) et *Urochloa eminii* (BRARU) ;
- Espèces peu recouvrantes et moyennement fréquentes : *Conyza sumatrensis* (ERISU), *Ipomoea obscura* (IPOOB), *Portulaca oleracea* (POROL) *Amaranthus viridis* (AMAVI), *Eleusine indica* (ELEIN), *Drymaria cordata* (DRYCO), *Solanum nigrum* (SOLNI), *Ageratum conyzoides* (AGECO), *Oxalis corniculata* (OXACO) et *Bidens pilosa* (BIPDI) ;
- Espèces ubiquistes à faible recouvrement : *Cyperus rotundus* (CYPRO).

Par la suite, on s'intéresse aux espèces les plus fréquentes ( $F_{rel} > 0,2$ ) : l'abondance des fourmis n'est pas corrélée à l'abondance de ces espèces végétales (Figure 13).

Un modèle est tout de même construit pour tenter d'expliquer l'abondance de la floricole *B. cordemoyi* par le recouvrement des espèces à NEF BIDPI, IPOOB et SOLNI (Keeler *et al.*, s. d.) : elles n'ont pas d'effet significatif (Tableau 9). Ce modèle est validé car les variables explicatives ne sont pas corrélées (Figure 13), les résidus s'approchent d'une loi normale (Figure 14), l'index de dispersion est de 0,98. Le  $R^2$  marginal est de 0,01 et le  $R^2$  conditionnel de 0,07.

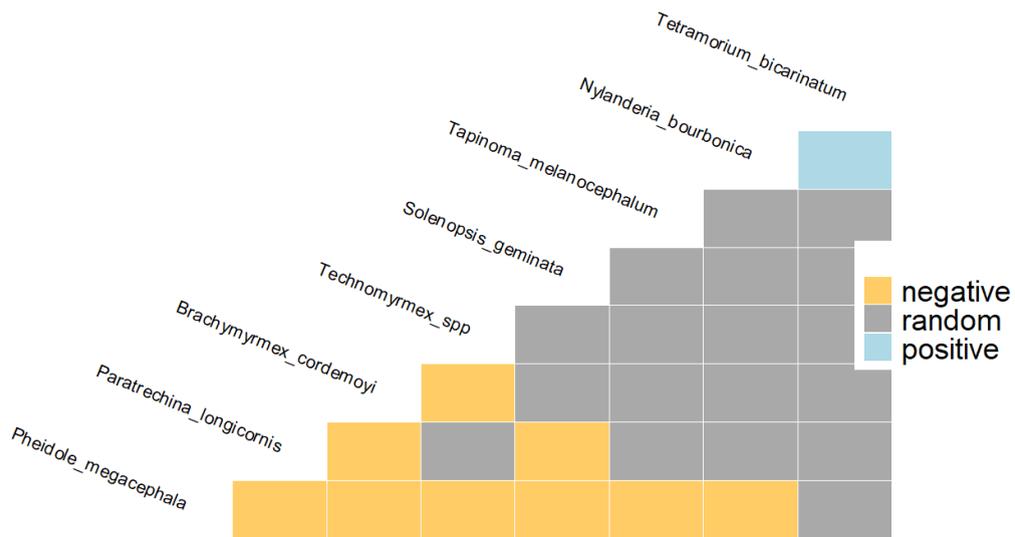


Figure 11. Matrice de cooccurrence des espèces sur appât

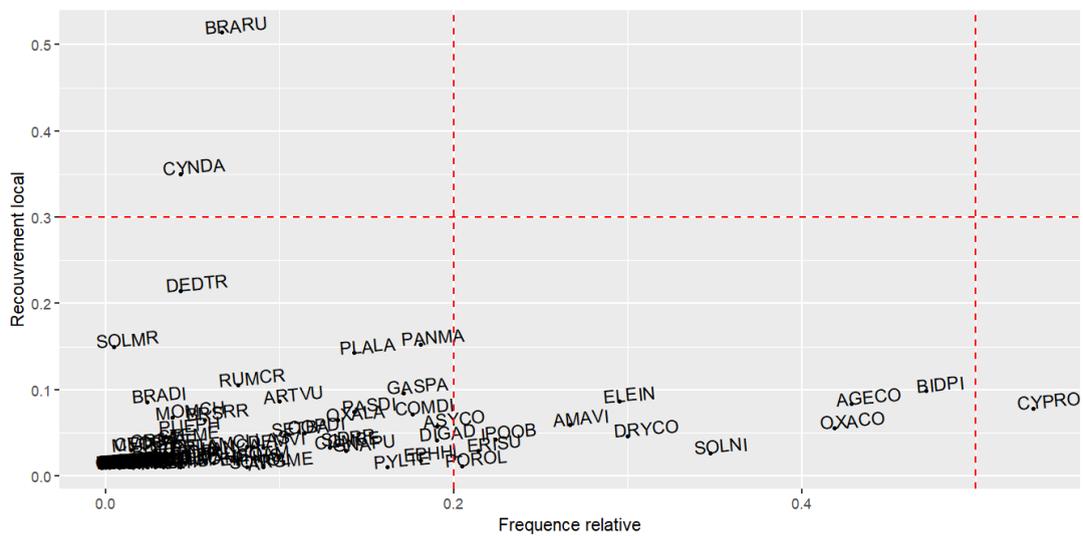


Figure 12. Diagramme d'infestation des passepieds

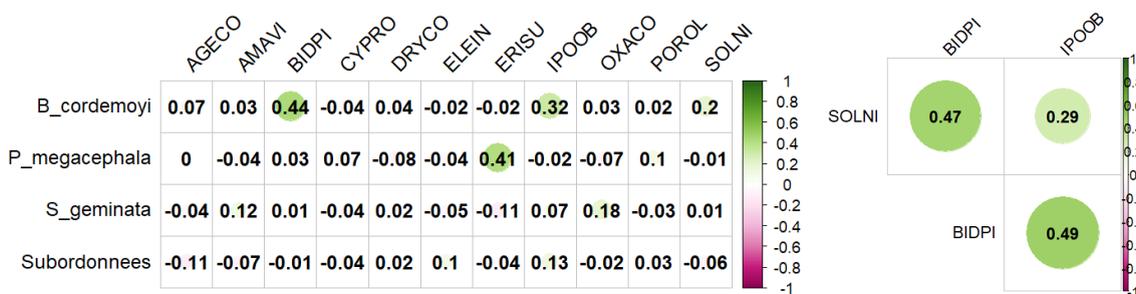


Figure 13. Matrices de corrélation entre recouvrement des espèces végétales fréquentes et abondance des espèces de fourmis ; et entre recouvrements des plantes à NEF

Tableau 9. Résultats de la *backward selection* sur le modèle expliquant *B. cordemoyi*

Variable	Delta AIC	LRT	Pr(Chi <sup>2</sup> )
SOLNI	1,995623	0,0044	0,9470
IPOOB	0,810873	1,2106	0,2712
BIPDI	0,549324	2,5449	0,1106

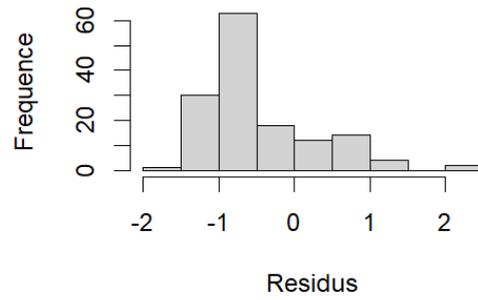


Figure 14. Histogramme des résidus du modèle expliquant *B. cordemoyi*

## 2.4.5. Échantillonnage de plants d'ananas

### *Analyse de fréquence et d'abondance*

Treize espèces ont été identifiées sur les plants relevés (Tableau 10 ; Figure 15), on compte 5 nouvelles espèces (*Hypoponera eduardi*, *Hypoponera punctatissima*, *Strumigenys rogeri*, *Technomyrmex difficilis*, *Technomyrmex albipes*) par rapport aux relevés sur appât. Trois espèces se démarquent : *S. geminata* est la plus abondante, suivie de *P. megacephala* ; *B. cordemoyi* est la plus fréquente. Ces 3 espèces ont été vues déplaçant *D. brevipes* : 14 fois pour *S. geminata*, 1 fois pour *P. megacephala* et 3 fois pour *B. cordemoyi*. Les données sont très dispersées.

### *Analyse de cooccurrences*

La matrice de cooccurrence indique une association négative entre *S. geminata* et *P. megacephala* (Figure 16) et positive entre *S. geminata* et *B. cordemoyi*. *T. bicarinatum* est associée positivement à *T. melanocephalum*, et *T. albipes* à *Technomyrmex* sp. La cochenille *D. brevipes* est associée positivement à *P. megacephala*, *S. geminata*, *B. cordemoyi* et *T. melanocephalum*.

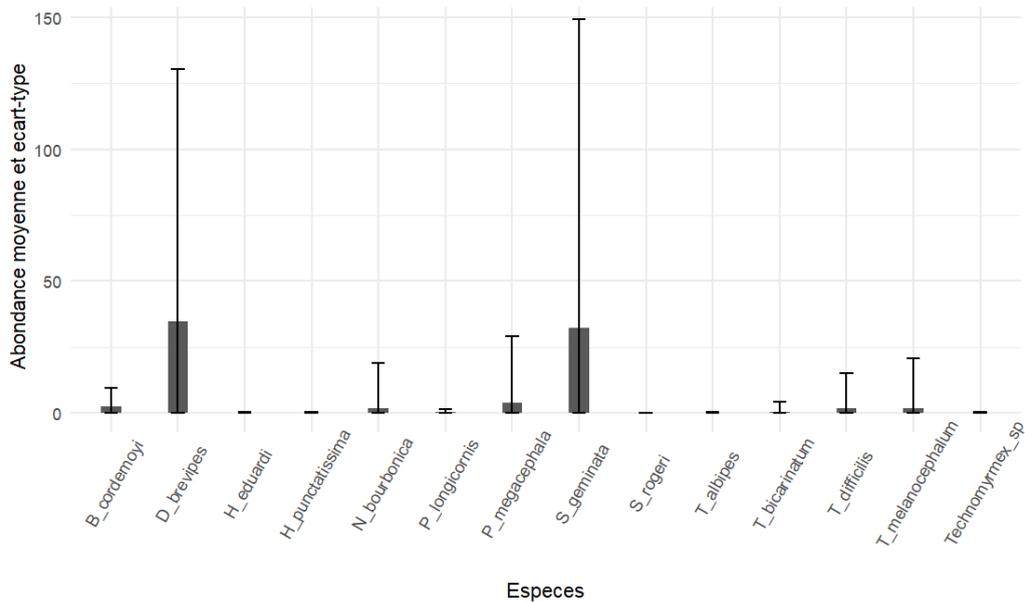
### *Modèle linéaire mixte généralisé*

La matrice de corrélation (Figure 17) indique que les variables explicatives ne sont pas corrélées, ainsi elles sont toutes gardées dans le modèle. Après la *backward selection* (Tableau 10), le sous-modèle final ne compte que l'abondance de *S. geminata* en effet fixe et la parcelle en effet aléatoire (Figure 18). Il est validé par la normalité des résidus (Figure 19) et par l'absence de surdispersion (index de surdispersion = 1,02). Le  $R^2$  marginal est de 0,21 et le  $R^2$  conditionnel de 0,36. La courbe prédictive est exponentielle (Figure 20).

**Tableau 10. Fréquence et abondances des espèces sur plants d'ananas**

Espèce	Fréquence (/144 plants)	Abondance totale	Abondance moyenne ± sd	Abondance maximum
<i>Dysmicoccus brevipes</i>	84	4976	35 ± 96	569
<i>Brachymyrmex cordemoyi</i> *	53	352	2 ± 7	67
<i>Pheidole megacephala</i> *	17	601	4 ± 25	284
<i>Solenopsis geminata</i> *	50	4643	32 ± 117	946
<i>Nylanderia bourbonica</i>	4	237	2 ± 17	206
<i>Paratrechina longicornis</i>	3	22	< 1	15
<i>Tapinoma melanocephalum</i>	6	239	2 ± 19	226
<i>Tetramorium bicarinatum</i>	9	71	< 1	41
<i>Hypoponera eduardi</i>	3	7	< 1	5
<i>Hypoponera punctatissima</i>	4	5	< 1	2
<i>Strumigenys rogeri</i>	2	2	< 1	1
<i>Technomyrmex difficilis</i>	4	236	2 ± 13	134
<i>Technomyrmex albipes</i>	2	3	< 1	2
<i>Technomyrmex</i> sp.	5	5	< 1	1

\* Espèces de fourmis observées en interaction (déplacements) avec *D. brevipes*



**Figure 15. Abondances moyennes et écarts-types des espèces sur plants d'ananas**

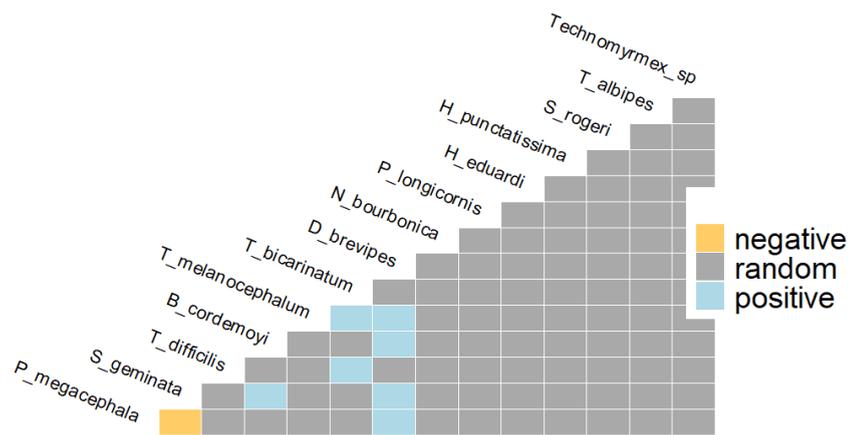


Figure 16. Matrice de cooccurrence des espèces sur plants d'ananas

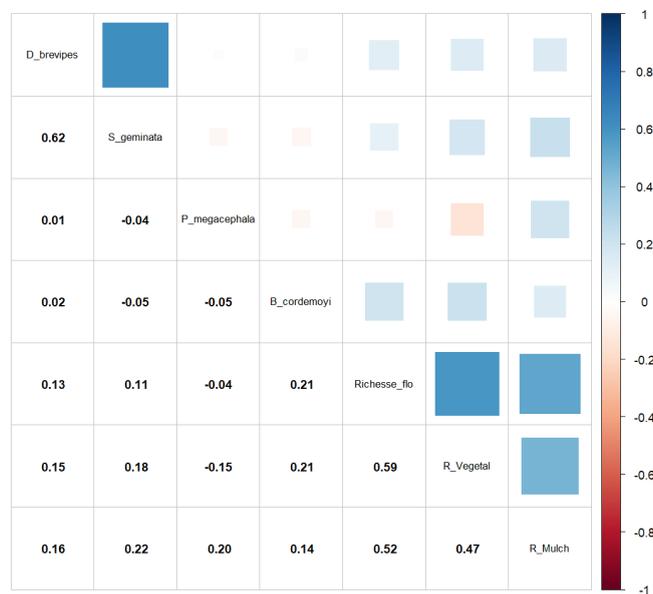


Figure 17. Matrice de corrélation des variables du modèle expliquant *D. brevipès*

Tableau 10. Résultats de la *backward selection* sur le modèle expliquant *D. brevipès*

Variable	Delta AIC	LRT	Pr(Chi²)
RICHESSE_flo	3,38	0,008	0,9282
R_Vegetal	1,82	0,177	0,6741
B_cordemoyi	3,00	0,317	0,5733
P_megacephala	1,52	0,477	0,4900
R_Mulch	0,04	1,981	0,1593
S_geminata		56,206	< 0,0001 ***

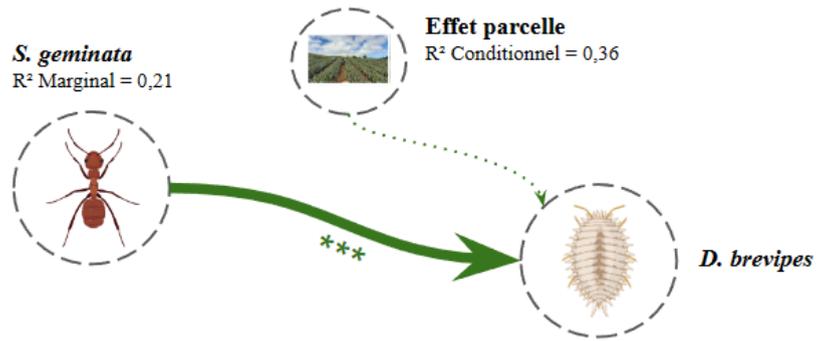


Figure 18. Schéma du modèle final expliquant *D. brevipès*  
(icône de BioRender.com)

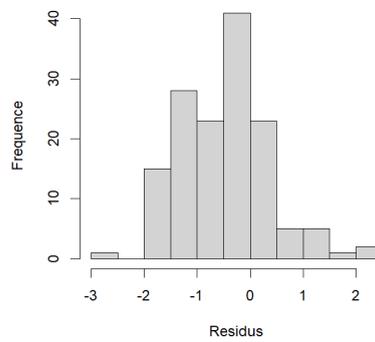


Figure 19. Histogramme des résidus du modèle final expliquant *D. brevipès*

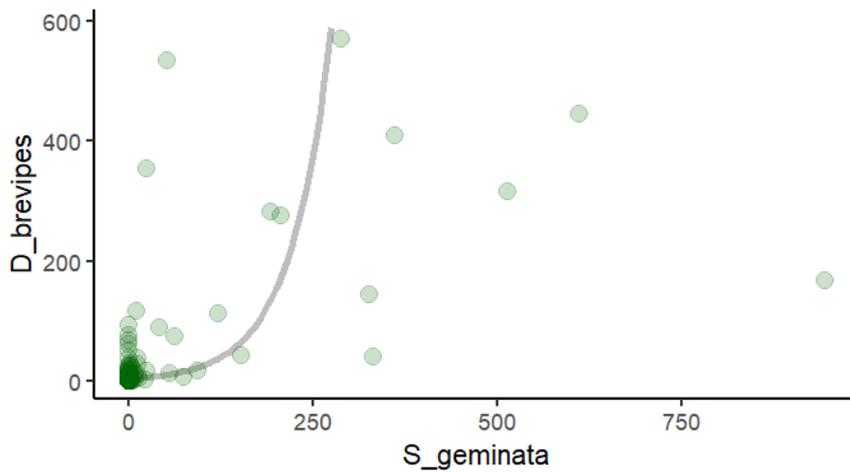


Figure 20. La courbe grise représente la prédiction du modèle final expliquant *D. brevipès*.  
Les points verts représentent les données.

## 2.5. Discussion

### 2.5.1. Reconnaissance artificielle des espèces de fourmis

L'algorithme de détection présente des résultats mitigés et ne permet pas de l'utiliser pour analyser l'ensemble des données appâts et 24h. Certaines espèces sont bien reconnues, comme *B. cordemoyi*, mais d'autres ne sont pas reconnues, notamment les espèces avec des faibles nombres d'exemples dans le jeu de données d'entraînement.

Plusieurs pistes sont envisagées pour améliorer la détection. Premièrement, l'augmentation des données labellisées pour les classes rares permettrait d'améliorer la détection. A partir des premiers tests, il faudrait envisager d'atteindre 1000 exemples par classe. Deuxièmement, on peut remarquer qu'un grand nombre de confusions a lieu entre espèces similaires. Par exemple, *T. bicarinatum*, *P. megacephala* et *S. geminata* font partie de la sous-famille des Myrmicinae, qui se caractérise notamment par la présence d'un pétiole et d'un post-pétiole, donnant une allure de « taille fine ». Il peut être envisagé d'utiliser la classification hiérarchique pour améliorer les détections (Tresson *et al.*, 2021) : l'algorithme apprendrait d'abord à détecter les sous-familles, puis un autre modèle serait entraîné par sous-famille pour reconnaître jusqu'à l'espèce. Enfin, l'utilisation des versions plus récentes de Yolo (Yolov7 de Wang *et al.* (2022), Yolov8 d'Ultralytics (2023)), pourrait également améliorer les détections. L'objectif serait d'atteindre une précision et un rappel moyens  $> 0.9$  pour analyser l'ensemble des données de terrain mais également utiliser cette méthode en routine pour de prochaines études.

### 2.5.2. Dominance numérique des fourmis autour d'un appât

#### *Analyse de contrôle et de dominance*

La dominance des espèces correspond aux comportements généralement observés sur le terrain : *S. geminata* et *P. megacephala*, classées dominantes, sont des espèces invasives agressives à fortes populations, fréquentes sur les parcelles et qui accaparent les ressources. *B. cordemoyi*, classée subdominante, est une espèce à effectifs beaucoup plus faibles (leurs nids n'excèdent pas une centaine d'individus selon des observations sur la station) mais elle est très fréquemment vue sur les parcelles. Les autres espèces, classées subordonnées, sont plus anecdotiques.

Ces 3 fourmis sont celles qui ont le plus tendance à contrôler les ressources, notamment *S. geminata* qui a un recrutement très rapide et qui protège la ressource avec de forts effectifs d'individus et une agressivité envers les autres espèces. La probabilité de contrôle dépend :

- du moment de la journée : l'effet jour/nuit est expliqué par les différents patterns comportementaux des fourmis, certaines comme *S. geminata* fourragent plutôt la nuit (Norasmah *et al.*, 2006), d'autres le jour (*B. cordemoyi*) ;
- de la richesse floristique : certaines espèces floricoles seraient favorisées par la présence de plantes à nectar ;
- du recouvrement des espèces végétales : les espèces seraient sensibles à la quantité de ressources disponible et à la présence d'ombre ;
- du mulch : les espèces seraient plus ou moins sensibles au mulch, qui représente ici une perturbation de l'habitat (adventices souvent coupées, tombant au sol).

Les probabilités de contrôle en fonction du temps (Figure 10.a) donnent des informations sur les dynamiques de recrutement des fourmis après dépôt de l'appât : le recrutement de *B. cordemoyi* et *P. megacephala* se ferait au fur et à mesure, il serait plus fort le jour pour *B. cordemoyi* et la nuit pour *P. megacephala*. *S. geminata* a recrutement plus rapide (en 30 min elle est déjà sur l'appât) et reste sur l'appât, ce qui correspond à l'agressivité généralement observé sur le terrain. La probabilité de contrôle des subordonnées est quant à elle forte au moment du dépôt de l'appât, certainement parce que les 3 autres espèces ne sont pas encore là ; puis, la diminution drastique de cette probabilité est très certainement liée à l'arrivée des 3 espèces imposant une forte concurrence.

Les probabilités de contrôle en fonction de la richesse floristique (Figure 10.b) sont plus difficiles à interpréter. *P. megacephala* serait défavorisée par cette richesse et/ou *B. cordemoyi* serait favorisée par cette richesse. Cette dernière supposition est la plus probable, car *B. cordemoyi* est une espèce floricole ; même si elle n'a pas été corrélée avec les espèces végétales fréquentes à NEF dans la partie 2.4.4, sa présence doit être favorisée par la diversité globale de nectars, floraux et extra-floraux. La probabilité de contrôle de *S. geminata* ne semble pas être fortement impactée par la richesse floristique : elle doit prospecter et protéger les appâts peu importe cette richesse. Ici aussi, la probabilité de contrôle décroissante des subordonnées doit s'expliquer par le contrôle des 3 autres espèces.

Les probabilités de contrôle en fonction de recouvrement de la rangée (Figure 10.c) est également difficile à interpréter. L'augmentation du contrôle de *P. megacephala* lorsque le recouvrement augmente peut être expliquée par une préférence pour les endroits fermés. Cependant, cette probabilité diminue ensuite ( $R_{\text{Vegetal}} > 50\%$ ), cela peut être dû à l'influence des autres espèces. *S. geminata* est quant à elle tolérante aux espaces ouverts et fermés, alors l'augmentation de sa probabilité de contrôle pourrait être expliqué comme une protection physique du recouvrement végétal. Il en est de même pour *B. cordemoyi*. Ici aussi,

la probabilité de contrôle décroissante des subordonnées doit s'expliquer par le contrôle des 3 autres espèces.

La perturbation que représente le mulch serait défavorable au contrôle de *P. megacephala* et *B. cordemoyi* (Figure 10.d), qui pourraient éviter de nidifier dans les espaces perturbés, même si elles semblent apprécier les espaces plutôt fermés. En regard, *S. geminata* serait moins sensible à ces perturbations : elle est connue pour déplacer très rapidement ses nids, et pourrait donc être plus active dans ces milieux perturbés, augmentant sa probabilité de contrôle. Ici aussi, la probabilité de contrôle décroissante des subordonnées doit s'expliquer par le contrôle des 3 autres espèces.

Il est important de noter que l'interprétation de ces prédictions reste descriptive et que les probabilités de dominance de chaque espèce sont liées à celles des autres espèces et probablement influencées par d'autres facteurs (micro-climat, relations trophiques complexes avec la pédofaune, etc.).

#### *Analyse de cooccurrences*

Sur appât, la plupart des associations sont négatives, ce qui correspond à une situation de compétition. La plupart des espèces ne sont pas retrouvées en présence de la dominante *P. megacephala* : cela peut s'expliquer par son agressivité envers les autres espèces. On aurait pu s'attendre à une association également négative entre l'autre dominante *S. geminata* et quasiment toutes les espèces, *S. geminata* étant très agressive et connue pour accaparer les ressources ; mais ce n'est pas le cas ici. Son association négative avec *P. megacephala* apparaît néanmoins, ce qui correspond à l'exclusion presque toujours observée sur le terrain. *B. cordemoyi* est une espèce floricole, peu agressive, mais elle est néanmoins négativement associée à *P. megacephala*, peut-être par compétition. Même si *B. cordemoyi* a été vue sur appât avec *S. geminata*, aucune cooccurrence n'a été trouvée entre ces 2 espèces ; *S. geminata* tolérerait simplement la présence de *B. cordemoyi*. Les résultats obtenus sur les fourmis subordonnées sont à prendre avec précaution, car ce sont des espèces peu fréquentes sur images, ainsi il y a peu de données. Par exemple, l'association positive entre *T. bicarinatum* et *N. bourbonica* est surprenante : il s'agit soit d'un artefact lié à un échantillonnage trop faible, soit d'un habitat particulier partagé par ces 2 espèces. Il en est de même pour *B. cordemoyi* et *Technomyrmex* spp : leur association est négative alors que Dejean *et al.* (2010) ont montré que ces 2 espèces peuvent partager une aire de nid dans la canopée. De même, l'association négative entre *P. longicornis* et *B. cordemoyi* n'est pas expliqué.

### 2.5.3. Effet de la communauté végétale

L'effet du recouvrement et l'infestation des espèces végétales correspondent à ce qui est généralement trouvé sur les parcelles. Il est à noter que ces données correspondent à un relevé à un temps  $t$ , les espèces et leurs fréquences et recouvrements sont susceptibles de changer, notamment selon la saison et la gestion de la parcelle. On aurait pu s'attendre à une corrélation entre les espèces végétales fréquentes à NEF et la fourmi floricole *B. cordemoyi*, mais ce n'est pas le cas ; *B. cordemoyi* pourrait visiter les espèces à NEF sans préférence. Cependant, cette étude reste superficielle : toutes les autres espèces végétales ainsi que les 2 autres espèces de fourmis d'intérêt n'ont pas été étudiées de manière plus précise. L'étude pourrait être développée en étudiant l'effet du recouvrement de toutes les plantes à NEF ou des familles botaniques sur *B. cordemoyi*, *P. megacephala* et *S. geminata*.

### 2.5.4. Échantillonnage de plants d'ananas

#### *Analyse de fréquence et d'abondance*

Les espèces identifiées sont des espèces recensées à La Réunion (*AntWeb*, 2023), leurs abondances sur plants correspondent à celles sur appâts. La dispersion dans les données de comptages peut être liée à la proximité de nids.

Les déplacements de *D. brevipipes* par les espèces d'intérêt lors de la dissection des plants peuvent être interprétés comme une protection (transport vers un autre endroit d'élevage) ou une prédation (transport vers le nid). La dispersion des comptages de *D. brevipipes* correspond à sa très forte hétérogénéité constatée dans les champs d'ananas de Bassin-Plat, où des plants complètement infestés avoisinent parfois des plants quasiment sains. Ainsi, les relevés ne sont peut-être pas suffisants pour être représentatifs des parcelles. Cependant, il aurait été très difficile ici d'accroître les prélèvements pour des raisons logistiques. Une autre étude, ciblant uniquement les liens entre abondances de cochenilles et de fourmis sur les plants, avec un échantillonnage plus conséquent de plants, pourrait permettre de définir ces relations.

#### *Analyse de cooccurrences*

*P. megacephala* est très rarement trouvée en présence de *S. geminata*, ces 2 espèces invasives s'excluant très certainement. En revanche, il n'est pas rare de trouver *B. cordemoyi* en présence de *S. geminata* ; mais on la trouve également en présence de *P. megacephala*, on aurait pu s'attendre à une association positive entre elles, ce qui n'est pas le cas : soit elles ne

sont pas associées, soit l'échantillonnage était trop faible pour voir cette association. Les résultats obtenus sur les fourmis subordonnées sont à prendre avec précaution, car ce sont des espèces peu fréquentes sur les plants, ainsi il y a peu de données : l'association positive entre *T. bicarinatum* et *T. melanocephalum* est probablement un artefact lié à un échantillonnage trop faible. Il en est de même pour *T. albipes* et *Technomyrmex sp.*, à moins qu'il ne s'agisse de la même espèce aux mêmes endroits. Si nous avons retrouvées 7 des espèces de fourmis associées à *D. brevipès* citées dans Jahn *et al.* (2003) (Annexe II), nos analyses n'ont révélé d'association positive avec *D. brevipès* que pour 4 d'entre elles. *D. brevipès* est associée positivement aux 3 espèces (sub)dominantes, ce qui va dans le sens d'une relation mutualiste entre ces espèces et la cochenille, mais elle est également associée positivement à *T. melanocephalum*. Cependant, cette dernière association positive pourrait être un artefact lié à un échantillonnage trop faible, cette espèce n'ayant été rencontrée que sur 2 plants d'ananas.

#### *Modèle linéaire mixte généralisé*

L'abondance de *D. brevipès* est expliquée par l'abondance de *S. geminata*, avec un bon pouvoir explicatif du GLMM pour un modèle biologique. Cette espèce de fourmi est très probablement fortement impliquée dans le mutualisme, ce qui conforte les observations sur le terrain et la littérature (Jahn *et al.*, 2003 ; Carabalí-Banguero *et al.*, 2013 ; Mau & Martin Kessing, 2007). La courbe prédictive semble assez bien s'ajuster aux faibles valeurs de comptage, mais s'ajuste moins bien aux grandes valeurs ; des points influencent beaucoup la courbe. L'absence de relation entre *P. megacephala* ou *B. cordemoyi* avec la cochenille ne signifie pas que le mutualisme n'existe pas, mais il n'est pas mis en évidence ici.

Le modèle aurait pu être construit avec une transformation logarithmique pour réduire la dispersion, mais O'Hara & Kotze (2010) recommandent de ne pas transformer les données.

## **2.6. Conclusion et perspectives**

Au regard des objectifs fixés pour cette première partie dans les parcelles d'ananas : (1) 13 espèces de fourmis, déjà recensées à La Réunion (*AntWeb*, 2023), ont été identifiées, cette diversité étant supérieure à celle suspectée (< 10 espèces) ; (2) parmi elles, 3 espèces sont intéressantes de par leur dominance sur appât et leurs interactions vues avec *D. brevipès* : *S. geminata* (dominante), *P. megacephala* (dominante) et *B. cordemoyi* (subdominante). Ces espèces sont décrites en annexe X. (3) La richesse floristique, le moment de la journée, le recouvrement des espèces végétales et du mulch ont un effet sur les probabilités de contrôle

de l'appât des espèces de fourmis : même si leur impact n'a pas été quantifié, ces variables pourraient potentiellement constituer un levier de gestion des communautés de fourmis, pour favoriser ou défavoriser certaines espèces en fonction des objectifs, même si cela reste difficile à imaginer pour les espèces invasives comme *S. geminata*. Aucun effet significatif des plantes fréquentes à NEF (BIDPI, IPOOB et SOLNI) sur l'abondance de la floricole *B. cordemoyi* n'a été trouvé. Cependant, l'étude s'est restreinte au recouvrement de ces 3 adventices par manque de temps ; la thèse de Marie Bourel pourra s'attacher à compléter cette étude, notamment en vérifiant l'effet de la communauté de plantes à fleurs ou à NEF sur l'abondance des fourmis (sub)dominantes. (4) L'abondance de *D. brevipipes* est corrélée à celle de *S. geminata*, avec qui elle entretient très probablement une relation mutualiste, ce qui est confirmé par la littérature dans le monde (Jahn *et al.*, 2003 ; Carabalí-Banguero *et al.*, 2013 ; Mau & Martin Kessing, 2007) et par les interactions (déplacements) vues sur plants d'ananas. Les mêmes interactions, ainsi qu'une cooccurrence positive ont été trouvées entre *D. brevipipes* et les 2 autres fourmis d'intérêt, mais aucune corrélation n'est finalement ressortie du modèle explicatif construit. Les variables environnementales citées précédemment n'ont pas non plus d'effet sur l'abondance de *D. brevipipes*. En conclusion, la lutte contre *D. brevipipes* se ferait donc principalement via une gestion ou une lutte contre *S. geminata*.

## 3. Laboratoire

### 3.1. Objectifs

Des études montrent que la fourniture de sucre à certaines espèces de fourmis réduit leur fréquentation sur *D. brevipipes* (Carabalí-Banguero *et al.*, 2013) et peut induire une diminution de l'infestation des cochenilles (Correa *et al.*, 2023). Nous aimerions tester cette proposition dans notre contexte. En regard des données terrain et de la bibliographie, 3 espèces sont particulièrement intéressantes car (sub)dominantes et vues en interaction avec les cochenilles : *S. geminata*, *P. megacephala* et *B. cordemoyi*. Même si les 3 espèces seront par la suite étudiées dans la thèse de Marie Bourel, le stage se concentrera sur une seule espèce.

- Le mutualisme entre *S. geminata* et *D. brevipipes* est connu (Jahn *et al.*, 2003 ; Carabalí-Banguero *et al.*, 2013 ; Mau & Martin Kessing, 2007) et la partie au terrain corréle son abondance avec celle de *D. brevipipes* ; cependant, sa manipulation est rendue complexe par sa très forte agressivité et ses piqûres douloureuses ;

- *B. cordemoyi* est très fréquente, très peu connue, mais son nid est très difficile à trouver (les 2 seuls nids trouvés étaient constitués de 6 à 50 individus et de la reine) ;
- L'intérêt se porte donc sur *P. megacephala*, espèce qui n'a pas été étudiée à La Réunion et dont les nids sont facilement identifiables sur la station de Bassin-Plat.

Cette partie au laboratoire s'attache à : (1) vérifier l'existence d'interactions entre *P. megacephala* et *D. brevipipes* ; (2) étudier l'effet de l'ajout de sucre sur ces interactions.

Elle permet également de tester le matériel et les techniques d'élevage de fourmis dans la nouvelle chambre climatique du CIRAD de Bassin-Plat.

## 3.2. Hypothèses

(1) Il existerait une relation mutualiste entre *P. megacephala* et *D. brevipipes* (Petty & Tustin, 1993 ; Jahn *et al.*, 2003 ; González-Hernández, Johnson, *et al.*, 1999 ; Mau & Martin Kessing, 2007), on s'attend ainsi à voir une fréquentation de la fourmi sur la cochenille. Il est à noter que Jahn & Beardsley (2000) n'ont pas trouvé de mutualisme entre ces 2 espèces. Cependant, le mutualisme entre fourmis et hémiptères produisant du miellat est contexte-dépendant : l'intensité et le signe de la relation peut-être modifiée par l'environnement biotique et abiotique (Nelson & Mooney, 2022). Pendant la dissection des plants, des ouvrières ont été aperçues déplaçant des cochenilles adultes, il pourrait s'agir de protection ou de prédation. (2) *P. megacephala* devrait moins fréquenter les cochenilles en présence de sucre (Carabalí-Banguero *et al.*, 2013 ; Win *et al.*, 2018 ; Correa *et al.*, 2023).

## 3.3. Matériel et méthodes

### 3.3.1. Conditions expérimentales et matériel

Les élevages sont installés dans la chambre climatique de Bassin-Plat : T = 21,4±1,3°C, HR = 62,5±5,3%, éclairage artificiel constant. Le matériel est décrit à l'annexe III.

### 3.3.2. Dispositif et relevés

Chaque colonie est installée au préalable dans un nid relié à une aire de fourragement (Annexe XI). La semaine d'avant, elles sont nourries 1 fois avec une dizaine de pupes d'aleurodes pour l'apport protéique (limitant, sinon elles stockent dans le nid, induisant l'apparition de moisissures) et 2 gouttes de miel pour l'apport glucidique ; puis elles sont

laissées à jeun pendant le week-end (64h), avec seulement de l'eau dans leurs mangeoires. Les observations sont menées pendant 1 semaine (du lundi au vendredi). Chaque jour, un traitement randomisé (pour éviter l'effet colonie), installé à 6h50, est imposé à une colonie. 3 traitements (T) peuvent être disposés dans l'aire de fourragement (Figures 21, 22) :

- T1 : une mangeoire avec 2 gouttes de sucre et une mangeoire avec 2 gouttes d'eau ;
- T2 : une mangeoire avec 2 gouttes de sucre et une mangeoire avec 10 cochenilles ;
- T3 : une mangeoire avec 10 cochenilles et une mangeoire avec 2 gouttes d'eau.

Les cochenilles sélectionnées sont celles qui sont bien visibles (jeunes adultes femelles,  $\geq 1\text{mm}$ , pas trop grosses pour éviter la mortalité des âgées). Tout juste prélevées de leur élevage (Annexe XII), on considère qu'elles ne sont pas à jeun. De 7h à 12h30, toutes les 30 min, 5 min d'observation/traitement filmées sont effectuées (60 observations/traitement au total). Sont relevés : le nombre de fourmis visitant le sucre, touchant (contacts courts) ou fréquentant (contacts longs) les cochenilles, et le nombre de déplacements de cochenilles par des fourmis. Le traitement est retiré à 13h (= 18h de jeun entre les jours, sauf le lundi). A la fin de la semaine, l'ouverture du nid permet de compter le nombre de cochenilles dans le nid.

### 3.3.3. Analyse

Tous les calculs et analyses statistiques ont été faits avec R 4.3.0. (R Core Team, 2023) avec un seuil de significativité de 0,05. L'effet du traitement, du jour et de l'heure d'observation sur le nombre de contacts (courts et longs) entre fourmis et cochenilles est testé via des Modèles Linéaires Généralisés (GLM), en loi Négative Binomiale pour prendre en compte la dispersion des données. Les variables sont considérées indépendantes et non corrélées. Une interaction entre jour d'observation et traitement est prise en compte car les traitements sont attribués à différentes colonies selon le jour. Les conditions et validations sont les mêmes que dans la partie 2.3.3.4. En cas d'effet significatif du traitement, des comparaisons multiples sont réalisées avec le test *post-hoc* de Tukey pour discriminer les traitements significativement différents. L'effet du temps est vérifié graphiquement. L'effet du jour d'observation n'est pas étudié plus en détail par manque de répétitions.

La même analyse est faite pour la fréquentation du sucre, elle est disponible en annexe XIII. Le nombre total de cochenilles introduites pendant la semaine est comparé au nombre de cochenilles retirées et trouvées dans le nid à la fin de la semaine.

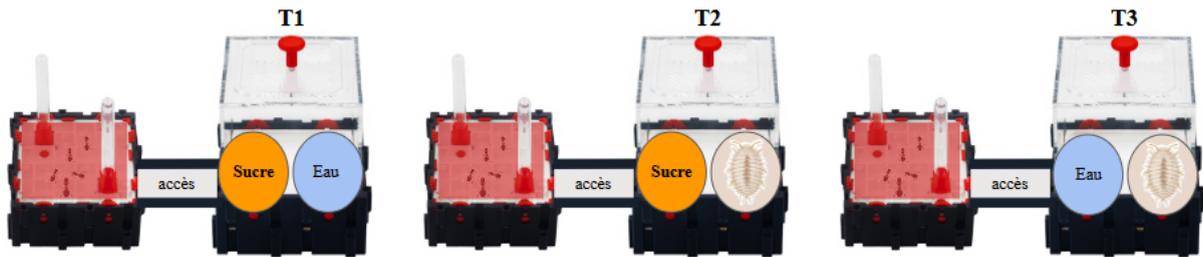


Figure 21. Schéma du dispositif laboratoire (icônes de BioRender.com et anthouse.es)

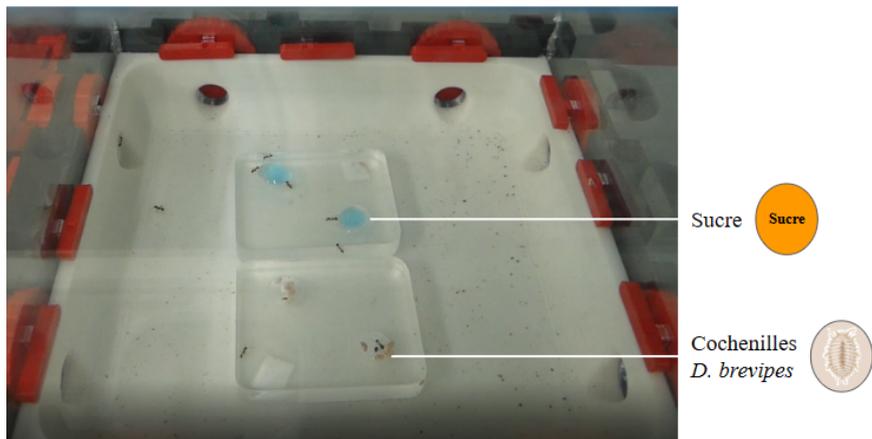


Figure 22. Photographies du dispositif laboratoire et de l'intérieur d'une aire de fourragement (T2) (icônes de BioRender.com)

### 3.4. Résultats

Les modèles indiquent que toutes les variables et l'interaction ont un effet significatif sur le nombre de contacts courts et longs (Tableau 11 ; Annexe XIV). Les 2 GLM ne sont pas dispersés (coefficient de dispersion de 0,77 pour les contacts courts et 0,52 pour les contacts longs) ; les résidus s'approchent d'une loi normale (Figure 23). Le pseudo- $R^2$  est de 0,97 pour les contacts courts et de 0,75 les contacts longs. Le test *post-hoc* montre des différences significatives entre les traitements : lorsque les cochenilles sont présentes leur fréquentation est  $> 0$  (T3 et T2 comparés à T1 où il n'y a pas de cochenilles), et cette il y a moins de contacts courts et longs en présence de sucre (T3 comparé à T2) (Figure 24).

Le nombre de contacts courts diminue avec l'heure ; le nombre de contacts longs augmente légèrement 1h après dépôt du traitement puis diminue de nouveau (Figure 25).

Dans les nids, 100 cochenilles ont été introduites, 55 ont été ensuite enlevées et 3 ont été retrouvées dans les nids : il manque donc 42 cochenilles à la fin de la semaine.

### 3.5. Discussion

Le pouvoir explicatif des modèles est très fort, ce qui pourrait être dû à un overfitting des données, c'est-à-dire que les modèles s'ajustent très bien à ces données mais ne seraient pas généralisables à un autre jeu de données similaire (pas le même effet de la date selon les traitements et les colonies par exemple) ; on pourrait cependant espérer avoir un effet similaire du traitement et de l'heure. L'interprétation se fait donc ici seulement sur cet essai, la prise en compte des biais dans de futurs essais pourront permettre d'extrapoler les résultats.

Les contacts simples sont interprétés comme du fourragement, tandis que les contacts longs sont interprétés comme de la fréquentation. La comparaison entre T1 d'une part et T2 et T3 de l'autre montre que les fourmis prospectent bien l'aire de fourragement, il y a bien des contacts entre fourmis et cochenilles. En présence de sucre, la fréquentation des cochenilles par les fourmis diminue (T2 par rapport à T3) : ce résultat correspond à ce qu'indiquent Carabalí-Banguero *et al.* (2013) et Correa *et al.* (2023). Il est à noter qu'il subsiste une faible fréquentation des fourmis sur cochenilles en présence de sucre (T2), même si le miellat est certainement moins abondant et moins accessible que la solution sucrée : le miellat pourrait fournir aux fourmis des nutriments absents de la solution sucrée.

Tableau 11. Résultats de la réduction des GLM expliquant le nombre de contacts

Variable à expliquer	Variable explicative	Df	Deviance	AIC	LRT	Pr(>Chi)
Contacts courts	Traitement:Date *	8	228,68	752,22	92,588	< 0,0001 ***
	Heure	1	212,34	749,89	76,256	< 0,0001 ***
Contacts longs	Traitement:Date *	8	143,59	283,11	48,280	< 0,0001 ***
	Heure	1	106,54	260,06	11,232	0,0008 ***

\* L'effet de Traitement et de Date est vérifié via résumé des modèles, disponibles en annexe XIV

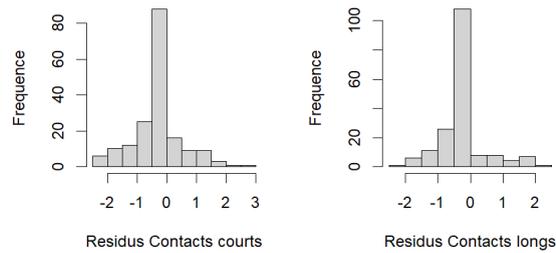


Figure 23. Histogrammes des résidus des GLM expliquant le nombre de contacts

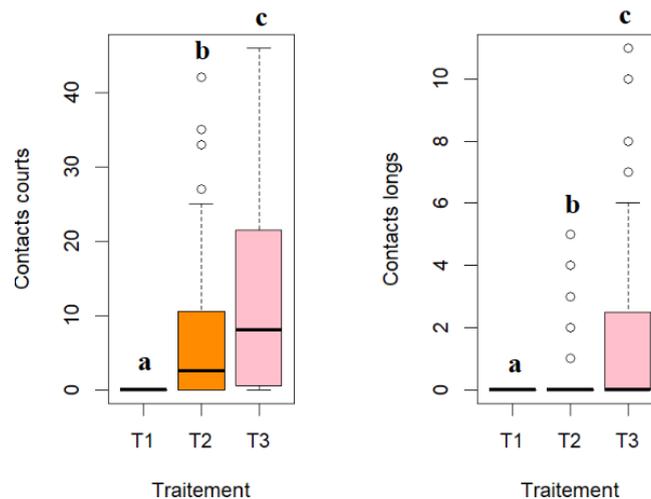


Figure 24. Différences inter-traitements selon le test *post-hoc* de Tukey

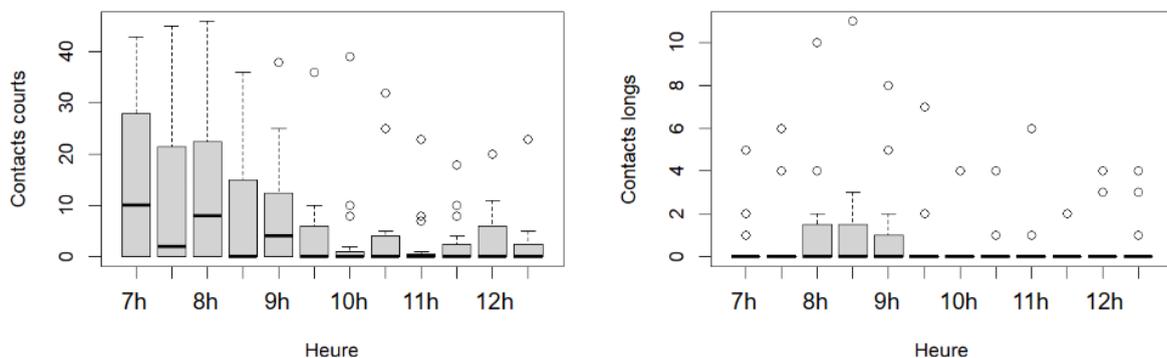


Figure 25. Evolution du nombre de contacts en fonction de l'heure

La diminution du nombre de contacts courts dans la journée est certainement expliquée par la diminution du fourragement des fourmis à mesure qu'elles se nourrissent. Les fourmis semblent prendre environ 1h avant de fréquenter les cochenilles, ceci étant peut-être expliqué par la recherche de la nourriture la plus optimale. Il semble ensuite y avoir un désintérêt pour les cochenilles, soit par satiété soit à cause de la sous-optimalité de se nourrir sur elles.

Toutes les interactions vues consistent en une fourmi déplaçant une cochenille dans le nid. Il est possible que des prédatons aient eu lieu, près de la moitié des cochenilles ayant disparu des nids ; Win *et al.* (2018) n'a pas noté de prédation de *P. megacephala* sur *D. brevipipes*, mais selon Way (1954) et Cushman (1991), dans des conditions nutritionnelles contraignantes (carence protéique, comme c'est le cas ici), les fourmis consomment parfois les hémiptères. Selon Anaïs Chailleux, chercheuse du CIRAD et co-auteure de Correa *et al.* (2023), une prédation pourrait être également favorisée par l'effet « nouveauté » des cochenilles posées soudainement dans l'aire de fourragement ; de plus, même si des précautions ont été prises, nous avons manipulé les cochenilles et des odeurs ont pu être laissées, favorisant l'agressivité des fourmis. S'il s'agit bien d'une prédation, elle est très certainement sur-estimée dans ces conditions par rapport à ce qu'il se passe sur le terrain, où les ressources sont plus diverses.

Toujours selon Anaïs Chailleux, on aurait pu s'attendre à des dynamiques de recrutement autour du sucre et des cochenilles, mais ce recrutement était ici très faible voire absent : cela peut être dû à la proximité des ressources avec le nid et à la faible quantité d'individus dans la colonie, ce qui réduit le besoin d'activité.

L'élevage de fourmis et cet essai sont les premiers menés à Bassin-Plat, plusieurs biais et améliorations sont à prendre en compte pour l'analyse et la suite de la thèse de Marie Bourel :

- Il y a certainement un effet des conditions de températures au laboratoire ;
- De l'eau aurait dû être fournie dans tous les traitements (même si les fourmis sont suspectées de s'abreuver dans les systèmes d'humidité à l'intérieur des nids) ;
- Il serait mieux d'avoir des aires de fourragement différentes pour chaque aliment proposé aux fourmis (nous n'en avons pas assez pour le faire) ;
- Le type de sucre à donner est à approfondir : ici, la solution sucrée contient une petite quantité de protéines, or, selon Anaïs Chailleux, il sera idéal de ne fournir que du sucre pour éviter d'interférer avec la prédation et de nourrir le couvain et la reine, car l'objectif final n'est pas d'entretenir la colonie mais de détourner les fourmis des cochenilles via la fourniture de sucre abondante et facile d'accès ;

- Les fourmis avaient forcément faim le lundi matin après un week-end de jeûne. Le jeûne lui-même serait à supprimer pour s'approcher des conditions du terrain ;
- Des effets d'attraction pour la « nouveauté » des ressources ou au contraire de « fidélité » aux ressources déjà connues, sont à étudier. Par exemple, avant observations, les colonies avaient déjà été nourries avec de la solution sucrée, mais n'avaient jamais été en contact avec les cochenilles (absentes de la bananeraie) ;
- L'effet du stade de *D. brevipēs* n'a pas été étudié : en effet, la qualité et la composition du miellat dépend de l'âge des cochenilles (Auclair, 1963 ; Costa *et al.*, 1999) ce qui influencerait sur l'attraction des fourmis ; les cires auraient aussi un rôle à jouer ;
- L'effet de la plante hôte de *D. brevipēs* impacterait également la qualité et la composition du miellat (Schumacher & Platner, 2009) , il conviendrait par exemple dans notre cas de placer les cochenilles sur des vitroplants d'ananas.

### 3.6. Conclusion et perspectives

Au regard des objectifs fixés pour cette deuxième partie au laboratoire : (1) des interactions (déplacements vers le nid) ont été vues entre *P. megacephala* et *D. brevipēs*. Elles peuvent être interprétées comme une protection ou une prédation : pour préciser leur nature, il faudrait filmer l'aire de fourragement et l'intérieur du nid de manière à voir ce que font les fourmis des cochenilles. Néanmoins, la disparition importante de cochenilles au cours de l'expérience va dans le sens d'une prédation par *P. megacephala*. L'existence d'une prédation serait intéressante dans une perspective de lutte contre les cochenilles. En effet, la modulation du taux de prédation pourrait diminuer les bénéfices apportés aux cochenilles. (2) L'ajout de sucre diminue la fréquentation de *P. megacephala* sur *D. brevipēs*, ce qui correspond à ce qu'indiquent Win *et al.* (2018), Carabalí-Banguero *et al.* (2013) et Correa *et al.* (2023). Cette diminution de fréquentation pourrait réduire les populations de *D. brevipēs* au champ en favorisant l'action de ses ennemis naturels ou en induisant une plus forte prédation par les fourmis elles-mêmes. La fourniture de sucre pourrait se faire avec des distributeurs fixes (Correa *et al.*, 2023) ou avec des espèces à nectar. La thèse de Marie Bourel s'oriente vers du sucre de canne local dilué, accessible à terme aux agriculteurs. Cette solution sera testée au laboratoire puis au champ en 2024. Des études seraient alors nécessaires pour vérifier l'effet de ce sucre et l'évolution des populations de *D. brevipēs* sur le terrain. D'autres effets sont également à étudier (dynamiques de population à long terme, attraction d'espèces nuisibles, effet du sucre sur l'agressivité des fourmis, effet des saisons, etc.).

## 4. Conclusion et perspectives

En regard des objectifs de ce stage : (i) les relevés terrain ont permis d'identifier 13 espèces de fourmis en parcelles d'ananas. Parmi elles, 3 espèces de fourmis se démarquent de par leur dominance numérique sur appât : *S. geminata* (dominante), *P. megacephala* (dominante) et *B. cordemoyi* (subdominante). Les deux premières sont des espèces invasives communes à La Réunion et dont le mutualisme avec *D. brevipipes* est probable car déjà référencé dans le monde ; la dernière est une espèce floricole discrète et peu connue. (ii) Des interactions ont été vues entre ces 3 espèces et *D. brevipipes*, mais seule *S. geminata* a été corrélée positivement avec *D. brevipipes*. *S. geminata* est donc la plus susceptible d'entretenir une relation mutualiste stable avec *D. brevipipes*. L'absence de corrélation positive entre les 2 autres espèces d'intérêt et *D. brevipipes* ne signifie pas que le mutualisme n'existe pas ; l'étude devrait être approfondie de ce côté avec plus de relevés sur le terrain. (iii) La richesse floristique, le recouvrement des espèces végétales et le recouvrement du mulch pourraient potentiellement constituer des leviers de lutte ou de gestion des communautés de fourmis, pour favoriser ou défavoriser certaines espèces en fonction des objectifs, même si cela reste difficile à imaginer pour les espèces invasives comme *S. geminata*. L'effet de chaque espèce végétale sur les espèces de fourmis nécessiterait une étude plus approfondie. (iv) Au laboratoire, le test d'interaction a montré la diminution de la fréquentation de *D. brevipipes* par *P. megacephala* lors d'ajout de sucre et que des prédatons ont probablement eu lieu. Cet essai au laboratoire était le premier mené à Bassin-Plat sur les fourmis et peut être amélioré, notamment en augmentant le nombre et la taille des colonies, en utilisant des vitroplants d'ananas comme supports des cochenilles et en filmant les nids pour observer de potentielles prédatons. Enfin, l'identité de *D. brevipipes* mériterait d'être vérifiée, car une autre espèce, *D. neobrevipes*, a été récemment trouvée sur manguier à La Réunion (Nibouche & Dinnoo, 2017).

Les résultats sont à discuter en termes de gestion potentielle des cochenilles et communautés de fourmis, notamment dans un contexte de réchauffement climatique qui renforcerait leur mutualisme (Zhou *et al.*, 2017). Pour réduire les populations de *D. brevipipes*, l'idée serait de rompre la très probable trophobie qu'elle entretient avec *S. geminata*, et peut-être aussi avec *P. megacephala*, afin de favoriser l'action des ennemis naturels de *D. brevipipes*. Cela pourrait être fait avec des distributeurs à sucre (Correa *et al.*, 2023). De plus, une prédation de *D. brevipipes* par *P. megacephala* représenterait une nouvelle perspective de lutte, cette fourmi étant largement présente à La Réunion, la seule espèce capable d'être compétitive vis à vis de *Solenopsis geminata* et plus acceptée par les agriculteurs parce qu'elle ne pique pas.



## 5. Références bibliographiques

- ANSES. (s. d.). *E-phy*. Consulté 9 août 2023, à l'adresse [https://ephy.anses.fr/resultats\\_recherche/produits?f%5B%5D=usg%3A12586&uop=or&f%5B%5D=list\\_type\\_usag e%3A2010040100000000001&origin=Y3VsdHVyZTE9QW5hbmFzJm51aXNpYmxlMT1Db2NoZW5pbGxlcYzmJTVCMCU1RD1saXN0X3R5cGVfdXNhZ2UIM0EyMDEwMDQwMTAwMDAwMDAwMDAwMQ%3D%3D](https://ephy.anses.fr/resultats_recherche/produits?f%5B%5D=usg%3A12586&uop=or&f%5B%5D=list_type_usag e%3A2010040100000000001&origin=Y3VsdHVyZTE9QW5hbmFzJm51aXNpYmxlMT1Db2NoZW5pbGxlcYzmJTVCMCU1RD1saXN0X3R5cGVfdXNhZ2UIM0EyMDEwMDQwMTAwMDAwMDAwMDAwMQ%3D%3D)
- AntWeb*. (2023). [Version 8.95]. California Academy of Science. <https://www.antweb.org>.
- Auclair, J. L. (1963). Aphid Feeding and Nutrition. *Annual Review of Entomology*, 8(1), 439-490. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.08.010163.002255>
- Baccaro, F. B., Ketelhut, S. M., & De Morais, J. W. (2010). Resource distribution and soil moisture content can regulate bait control in an ant assemblage in Central Amazonian forest. *Austral Ecology*, 35(3), 274-281. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02033.x>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2023). *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4* (1.1-34) [Logiciel]. <https://github.com/lme4/lme4/>
- Beardsley, J. W. (1959). On the taxonomy of Pineapple mealybugs in Hawaii, with a description of a previously unnamed species (Homoptera : Pseudococcidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 17:29, 37.
- Ben-Dov, Y. (s. d.). *ScaleNet*, *Dysmicoccus brevipes*. Consulté 6 juillet 2023, à l'adresse <http://scalenet.info/catalogue/Dysmicoccus%20brevipes/>
- Bertelsmeier, C., Avril, A., Blight, O., Confais, A., Diez, L., Jourdan, H., Orivel, J., Saint Germès, N., & Courchamp, F. (2015). Different behavioural strategies among seven highly invasive ant species. *Biological Invasions*, 17(8), 2491-2503. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0892-5>
- Bestelmeyer, B. T. (2000). The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community : Trade-offs in South American ants. *Journal of Animal Ecology*, 69(6), 998-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2000.00455.x>
- Blard, F., Dorow, W.-H.-O., & Delabie, J. (2003). Les Fourmis de l'île de la Réunion (*Hymenoptera, Formicidae*). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 108(2), 127-137. <https://doi.org/10.3406/bsef.2003.16939>
- Bochkovskiy, A., Wang, C.-Y., & Liao, H.-Y. M. (2020). *Yolov4 : Optimal speed and accuracy of object detection* (arXiv preprint arXiv:2004.10934). <https://doi.org/10.48550/arXiv.2004.10934>
- BSV Guyane. (2016, septembre 20). *La cochenille farineuse de l'ananas : Dysmicoccus brevipes*. <https://bsvguyane.wordpress.com/la-cochenille-farinueuse-de-lananas-dysmicoccus-brevipes/>
- CABI. (2021). *Dysmicoccus brevipes* (pineapple mealybug). *CABI Compendium*, CABI Compendium, 20248. <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.20248>
- Campos, J., Martínez Ferrer, M. T., & Forés, V. (2006). Parasitism disruption by ants of *Anagyrus pseudococci* (Girault) and *Leptomastix dactylopii* Howard (Hymenoptera : Encyrtidae), two parasitoids of the citrus mealybug *Planococcus citri* (Risso)(Homoptera : Pseudococcidae). *IOBC wprs Bulletin*, 29, 3-33.
- Carabali-Banguero, D. J., Wyckhuys, K. A. G., Montoya-Lerma, J., Kondo, T., & Lundgren, J. G. (2013). Do additional sugar sources affect the degree of attendance of *Dysmicoccus brevipes* by the fire ant *Solenopsis geminata*? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 148(1), 65-73. <https://doi.org/10.1111/eea.12076>
- Carval, D., Resmond, R., Dassou, A. G., Cotté, V., Achard, R., & Tixier, P. (2022). Influence of a cover crop on ants and dermapterans in banana plantations : Consequences for the regulation of the banana weevil. *International Journal of Pest Management*, 0(0), 1-10. <https://doi.org/10.1080/09670874.2022.2029972>
- Correa, P., Wäckers, F., Brévault, T., Bouvery, F., Detrain, C., & Chailleux, A. (2023). Sugar feeders reduce weaver ants' drawbacks when used as biological control agents in mango orchards. *Biological Control*, 177, 105103. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.105103>
- Costa, H. S., Toscano, N. C., Hendrix, D. L., & Henneberry, T. J. (1999). Patterns of Honeydew Droplet Production by

- Nymphal Stages of *Bemisia argentifolii* (Homoptera : Aleyrodidae) and Relative Composition of Honeydew Sugars. *Journal of Entomological Science*, 34(3), 305-313. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-34.3.305>
- Culture de l'ananas : Fiche principaux bioagresseurs n°1*. (2015). CIRAD, FDGDON 974, Armefflor, Ministère de l'AGriculture et de la Pêche, Chambre d'Agriculture de La Réunion, ANSES, Arop-FL. [http://www.fgdgon974.fr/IMG/pdf/Fiche\\_technique\\_bioag\\_DV.pdf](http://www.fgdgon974.fr/IMG/pdf/Fiche_technique_bioag_DV.pdf)
- Cushman, J. H. (1991). Host-Plant Mediation of Insect Mutualisms : Variable Outcomes in Herbivore-Ant Interactions. *Oikos*, 61(1), 138-144. <https://doi.org/10.2307/3545416>
- Dejean, A., Fisher, B. L., Corbara, B., Rarevohitra, R., Randrianaivo, R., Rajemison, B., & Leponce, M. (2010). Spatial distribution of dominant arboreal ants in a malagasy coastal rainforest : Gaps and presence of an invasive species. *PLoS One*, 5(2), e9319. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009319>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity : A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27-46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Fanani, M. Z., Rauf, A., Maryana, N., Nurmansyah, A., & Hindayana, D. (2020). Parasitism disruption by ants of *Anagyrus lopezi* (Hymenoptera : Encyrtidae), parasitoid of cassava mealybug. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 21(6). <https://doi.org/10.13057/biodiv/d210601>
- Feng, D.-D., Michaud, J. P., Li, P., Zhou, Z.-S., & Xu, Z.-F. (2015). The native ant, *Tapinoma melanocephalum*, improves the survival of an invasive mealybug, *Phenacoccus solenopsis*, by defending it from parasitoids. *Scientific Reports*, 5(1), 15691. <https://doi.org/10.1038/srep15691>
- Germain, J., Minatchy, J., Pastou, D., Bagny, P., Méron, S., Pallas, R., Quilici, S., & Ferrero, D. (2014). An updated checklist of the scale insects from Reunion Island (Indian Ocean). *Acta Zoologica Bulgarica*. <https://agritrop.cirad.fr/587431/1/supplement-6-21-27.pdf>
- González-Hernández, H., Johnson, M. W., & Reimer, N. J. (1999). Impact of *Pheidole megacephala* (F.) (Hymenoptera : Formicidae) on the Biological Control of *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell) (Homoptera : Pseudococcidae). *Biological Control*, 15(2), 145-152. <https://doi.org/10.1006/bcon.1999.0714>
- González-Hernández, H., Reimer, N. J., & Johnson, M. W. (1999). Survey of the natural enemies of *Dysmicoccus* mealybugs on pineapple in Hawaii. *BioControl*, 44(1), 47-58. <https://doi.org/10.1023/A:1009954625169>
- Gray, R. A. (1952). Composition of honeydew excreted by pineapple mealybugs. *Science*, 115(2980), 129-133. <https://doi.org/10.1126/science.115.2980.129>
- Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. (2016). cooccur : Probabilistic Species Co-Occurrence Analysis in R. *Journal of Statistical Software, Code Snippets*, 69(2), 1-17. <https://doi.org/10.18637/jss.v069.c02>
- Hervé, M. (2016). *Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie (mis à jour le 13.12.2021)*. <https://www.maximeherve.com/r-et-statistiques>
- Hirche, A., Salamani, M., Boughani, M., Ratiba, H., Zina, K., Slimani, H., Oukil, Y., & Nedjraoui, D. (2015). Guide technique écologie pour la collecte, l'analyse des données et le calcul des indicateurs écologiques suivant l'approche harmonisée ROSELT/DNSE/OSS. *ROSELT/DNSE/OSS; Observatoire du Sahara et du Sahel, 2015*. [https://www.academia.edu/43217041/GUIDE\\_TECHNIQUE\\_%C3%89COLOGIE\\_POUR\\_LA\\_COLLECTE\\_L\\_ANALYSE\\_DES\\_DONN%C3%89ES\\_ET\\_LE\\_CALCUL\\_DES\\_INDICATEURS\\_%C3%89COLOGIQUES\\_SUIVANT\\_L\\_APPROCHE\\_HARMONIS%C3%89E\\_ROSELT\\_DNSE\\_OSS](https://www.academia.edu/43217041/GUIDE_TECHNIQUE_%C3%89COLOGIE_POUR_LA_COLLECTE_L_ANALYSE_DES_DONN%C3%89ES_ET_LE_CALCUL_DES_INDICATEURS_%C3%89COLOGIQUES_SUIVANT_L_APPROCHE_HARMONIS%C3%89E_ROSELT_DNSE_OSS)
- Hoffmann, B. D., Andersen, A. N., & Hill, G. J. E. (1999). Impact of an introduced ant on native rain forest invertebrates : *Pheidole megacephala* in monsoonal Australia. *Oecologia*, 120(4), 595-604. <https://doi.org/10.1007/PL00008824>
- Hoffmann, B. D., & Parr, C. L. (2008). An invasion revisited : The African big-headed ant (*Pheidole megacephala*) in northern Australia. *Biological Invasions*, 10(7), 1171-1181. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9194-x>
- Jahn, G. C., & Beardsley, J. W. (2000). Interactions of Ants (*Hymenoptera : Formicidae*) and Mealybugs (*Homoptera :*

- Pseudococcidae*) on Pineapple. *Proc Hawaiian Entomology Society*, 34, 161-165.
- Jahn, G. C., Beardsley, J. W., & Gonzalez-Hernandez, H. (2003). *A Review of the Association of Ants with Mealybug Wilt Disease of Pineapple*. <http://hdl.handle.net/10125/95>
- Ka, S. L., Sarr, M., Gueye, M., Mbaye, M., & Noba, K. (2020). Degré d'infestation et nuisibilité potentielle des mauvaises herbes du sorgho (*Sorghum bicolor*) en Haute Casamance, Sénégal. *Revue Marocaine des Sciences Agronomiques et Vétérinaires*, 8(3), 301-306.
- Karkour, L., & Mohammed, F. (2015). *Effet des pratiques culturales sur la dynamique des flores adventices des terres cultivées dans la zone semi-aride (Algérie)*. *Revue Agriculture. Numéro spécial 1*, 52-61.
- Keeler, K. H., Porturas, L. D., & Weber, M. G. (s. d.). *World List of Plants with Extrafloral Nectaries* [Database]. Consulté 23 août 2023, à l'adresse <http://www.extrafloralnectaries.org/>
- Le Bourgeois, T., Jeuffrault, E., & Fabrigoule, S. (1999). *AdvenRun—Principales mauvaises herbes de La Réunion. Description-Herbicides* (Canne Progrès). CIRAD/SPV, Saint-André, Réunion.
- Lefcheck, J. (2023). *piecewiseSEM: Piecewise Structural Equation Modeling in R (2.3.0)* [En; R]. <https://cran.r-project.org/web/packages/piecewiseSEM/readme/README.html>
- Lim, W. H. (1973). Studies on the bisexual race of *Dysmicoccus brevipes* Ckll. : Its bionomics and economic importance. *Malaysian Agricultural Journal*, 49(2), 254-267.
- Maitre, J. B., Goebel, F.-R., & Vercambre, B. (2012). Evidence of the role of predatory ants in natural pest control in banana-sugarcane rotation systems. *Entomologie Faunistique*. <https://agritrop.cirad.fr/564766/>
- Marnotte, P. (1984). Influence des facteurs agroécologiques sur le développement des mauvaises herbes en climat tropical humide. *7ème Coll. Int. Ecol. Biol. et Syst. des mauvaises herbes, COLUMA-EWRS, Paris*, 183-189.
- Mathieu, B., & Marnotte, P. (2000). L'enherbement des sols à Muskuwaari au Nord-Cameroun. *Presented at the Eleventh international conference on weed biology, AFPP, INRA, Dijon, France*, 151-158.
- Mau, R. F. L., & Martin Kessing, J. L. (2007). *Dysmicoccus brevipes (Cockerell)*. The Crop Master Program, EXTension ENTOMology & UH-CTAHR Integrated Pest Management Program. [http://www.extento.hawaii.edu/kbase/crop/Type/d\\_brevip.htm](http://www.extento.hawaii.edu/kbase/crop/Type/d_brevip.htm)
- Muller, L., & Nibouche, S. (2016). *Rapport d'activité 2015*. [https://umr-pvbm.cirad.fr/content/download/6201/56326/version/1/file/rapport+d'activit%C3%A9+2015+ORBIC\\_O.pdf](https://umr-pvbm.cirad.fr/content/download/6201/56326/version/1/file/rapport+d'activit%C3%A9+2015+ORBIC_O.pdf)
- Nelson, A. S., & Mooney, K. A. (2022). The Evolution and Ecology of Interactions Between Ants and Honeydew-Producing Hemipteran Insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53(1), 379-402. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102220-014840>
- Nibouche, S., & Dinnoo, S. (2017, mars 1). *Alerte ! Détection d'une nouvelle cochenille à La Réunion*. Portail d'information sur l'agriculture et la biodiversité dans l'océan Indien. <http://www.agriculture-biodiversite-oi.org/fr/Nature-agriculture/Nouvelles-du-terrain/Alertes/Alerte-!-Detection-d-une-nouvelle-cochenille-a-La-Reunion>
- Norasmah, B., Abuhassan, A., Mr, C., At, N., & NurAida, H. (2006). Daily foraging pattern and proteinaceous food preferences of *Solenopsis geminata* (Fabricius) (Hymenoptera:Formicidae). *Tropical biomedicine*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Daily-foraging-pattern-and-proteinaceous-food-of-Norasmah-Abuhassan/4265b15487e0ebe7b294efb4dbb5a195b4c1f9d8>
- Nurbel, T., Soler, A., Thuriès, L., Dorey, E., Chabanne, A., Tisserand, G., Hoarau, L., & Darnaudery, M. (2021). ANANABIO - Concevoir des systèmes de production d'ananas en agriculture biologique. *Innovations Agronomiques*. <https://agritrop.cirad.fr/597654/>
- Offenberg, J. (2001). Balancing between mutualism and exploitation : The symbiotic interaction between *Lasius* ants and aphids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(4), 304-310. <https://doi.org/10.1007/s002650000303>
- O'Hara, R. B., & Kotze, D. J. (2010). Do not log-transform count data : *Do not log-transform count data. Methods in*

- Ecology and Evolution*, 1(2), 118-122. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00021.x>
- Orellana, F., & Vera, H. (1989). Las « cochinillas harinosas » (*Dysmicoccus brevipes* Cockerell y *Rhizoecus prob americanus* Hambleton) en viveros de palma africana y su control (Boletín Santo Domingo, EC: INIAP, Estación Experimental Santo Domingo, Departamento de Entomología, 1989; Boletín Divulgativo no. 20, p. 10). Santo Domingo, EC: INIAP, Estación Experimental Santo Domingo, Departamento de Entomología, 1989. <http://repositorio.iniap.gob.ec/handle/41000/3541>
- Petty, G. J., & Tustin, H. (1993). Ant (*Pheidole megacephala* F.)-mealybug (*Dysmicoccus brevipes* Ckll.) relationships in pineapples in South Africa. *Acta Horticulturae*, 334(334), 387-396. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1993.334.41>
- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Logiciel]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Redmon, J., Divvala, S., Girshick, R., & Farhadi, A. (2015). *You Only Look Once : Unified, Real-Time Object Detection* (eprint arXiv:1506.02640). <https://doi.org/10.48550/arXiv.1506.02640>
- Santschi, F. (1923). Revue des fourmis du genre *Brachymyrmex* Mayr. *Anales Del Museo Nacional De Buenos Aires*, 31, 650-678 : (page 652, Subgenera of *Brachymyrmex*: nominal plus *Brytscha*. Key to species (out of date)).
- Schumacher, E., & Platner, C. (2009). Nutrient dynamics in a tritrophic system of ants, aphids and beans. *Journal of Applied Entomology*, 133(1), 33-46. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2008.01315.x>
- Sether, D. M., Ullman, D. E., & Hu, J. S. (1998). Transmission of Pineapple Mealybug Wilt-Associated Virus by Two Species of Mealybug (*Dysmicoccus* spp.). *Phytopathology*®, 88(11), 1224-1230. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1998.88.11.1224>
- Sulaiman, S. F. M. (2000). Implications of the use of excess coir dust mulch in pineapple cultivation on the mealbug wilt disease of pineapple. *Acta Horticulturae*, 529, 221-238. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2000.529.28>
- Tabata, J., Ichiki, R. T., Tanaka, H., & Kageyama, D. (2016). Sexual versus Asexual Reproduction : Distinct Outcomes in Relative Abundance of Parthenogenetic Mealybugs following Recent Colonization. *PLOS ONE*, 11(6), e0156587. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156587>
- Tanga, C. M., Ekese, S., Govender, P., Nderitu, P. W., & Mohamed, S. A. (2016). Antagonistic Interactions between the African Weaver Ant *Oecophylla longinoda* and the Parasitoid *Anagyrus pseudococci* Potentially Limits Suppression of the Invasive Mealybug *Rastrococcus iceryoides*. *Insects*, 7(1), 1. <https://doi.org/10.3390/insects7010001>
- Tresson, P., Carval, D., Tixier, P., & Puech, W. (2021). Hierarchical Classification of Very Small Objects : Application to the Detection of Arthropod Species. *IEEE Access*, 9, 63925-63932. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2021.3075293>
- Tresson, P., Tixier, P., Puech, W., Bagny Beilhe, L., Roudine, S., Pagès, C., & Carval, D. (2019). CORIGAN : Assessing multiple species and interactions within images. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(11), 1888-1893. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13281>
- Tzutalin. (2015). *labelImg* (1.8.6) [Python; Python >=3.0.0]. <https://github.com/tzutalin/labelImg>
- Ultralytics. (2023). *Yolov8* [En]. <https://arxiv.org/pdf/2304.00501v1.pdf>
- Veech, J. A. (2013). A probabilistic model for analysing species co-occurrence : Probabilistic model. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00789.x>
- Wang, C.-Y., Bochkovskiy, A., & Liao, H.-Y. M. (2022). *Yolov7 : Trainable bag-of-freebies sets new state-of-the-art for real-time object detectors* (arXiv preprint arXiv:2207.02696). <https://doi.org/10.48550/arXiv.2207.02696>
- Way, M. J. (1954). Studies on the Association of the Ant *Oecophylla longinoda* (Latr.) (Formicidae) with the Scale Insect *Saissetia zanzibarensis* Williams (Coccidae). *Bulletin of Entomological Research*, 45(1), 113-134. <https://doi.org/10.1017/S0007485300026833>
- Wetterer, J. K. (2012). Worldwide spread of the African big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera : Formicidae). *Myrmecological News*, 17, 51-62.

- Win, A. T., Kinoshita, T., & Tsuji, K. (2018). The presence of an alternative food source changes the tending behavior of the big-headed ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) on *Dysmicoccus brevipes* (Homoptera: Pseudococcidae). *Applied Entomology and Zoology*, 53(2), 253-258. <https://doi.org/10.1007/s13355-018-0553-0>
- Yee, T. (2023). *VGAM: Vector Generalized Linear and Additive Models*. (1.1-8) [En; R]. <https://CRAN.R-project.org/package=VGAM>
- Zhou, A., Qu, X., Shan, L., & Wang, X. (2017). Temperature warming strengthens the mutualism between ghost ants and invasive mealybugs. *Scientific Reports*, 7(1), 959. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01137-0>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer Science. 10.1007/978-0-387-87458-6\_1



# Annexes

## Annexe I. L'ananas et la maladie du Wilt

L'ananas *Ananas comosus* est une monocotylédone de la famille des *Bromeliaceae*, classée première culture de diversification en termes de valeur et de tonnage avec 16 000 tonnes produites sur 360 ha, et culture principale après la canne à sucre (Nurbel *et al.*, 2021). Elle se classe également comme première production pour l'exportation, devant le letchi, la mangue et le fruit de la passion, notamment grâce à la valeur ajoutée de la variété Victoria (Muller & Nibouche, 2016).

La culture d'ananas est exigeante, elle nécessite une maîtrise technique, de la main d'œuvre et des intrants. Elle est sensible à de nombreux bioagresseurs (*Culture de l'ananas : Fiche principaux bioagresseurs n°1*, 2015) : à la Réunion comme dans d'autres zones de production, elle est notamment impactée par la maladie du Wilt, causée par le complexe de virus PMWaV (*Pineapple Mealybug Wilt-associated Virus*). Le Wilt provoque un rougissement, un flétrissement puis un dépérissement des plants et une atrophie des fruits (Figure I.1), causant jusqu'à 80 % de perte de rendement (*Culture de l'ananas : Fiche principaux bioagresseurs n°1*, 2015). Il est transmis par la plantation de rejets infectés ou par les cochenilles (Muller & Nibouche, 2016 ; Sether *et al.*, 1998). Les symptômes du Wilt peuvent être confondus avec ceux d'un dégât racinaire par les symphytes ou les nématodes, d'une asphyxie racinaire, d'un stress hydrique ou d'une carence en éléments nutritifs.

La gestion durable des systèmes de culture d'ananas est notamment étudiée dans le cadre du programme de recherche SADur (Système Alimentaire Durable en milieu insulaire) conduit par le CIRAD, dont les objectifs sont d'accroître la résilience des systèmes de cultures, de diminuer les intrants et d'augmenter la disponibilité, la diversité et la qualité des produits agricoles locaux.

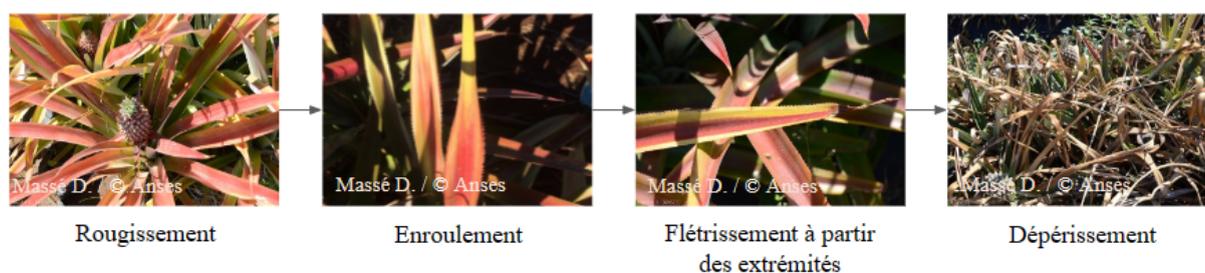


Figure I.1. Symptômes du Wilt (photographies de Massé D. / ANSES)

## Annexe II. *Dysmicoccus brevipes* : description et lutte

### *Taxonomie*

Règne : Animalia > Embranchement : Arthropoda > Sous-embranchement : Hexapoda > Classe : Insecta > Ordre : Hemiptera > Famille : Pseudococcidae > Genre : *Dysmicoccus* > Espèce : *brevipes*

### *Biologie et écologie*

La cochenille rose de l'ananas *Dysmicoccus brevipes* (Figure II.1) est un ravageur important et cosmopolite des cultures d'ananas, probablement originaire de l'Amérique du Sud et du Centre (González-Hernández, Reimer, *et al.*, 1999). Polyphage, elle est présente sur plus de 150 genres et 60 familles botaniques (Ben-Dov, s. d.). Son cycle court (Figure II.2) favorise sa pullulation. Sa dispersion commence dès le premier stade : elle peut être propagée par le vent (Jahn & Beardsley, 2000), par les outils et les personnes, par les rejets contaminés, ou par les animaux comme les fourmis (Orellana & Vera, 1989).

L'espèce peut être confondue avec la cochenille grise de l'ananas *Dysmicoccus neobrevipes*. Morphologiquement, elles ne se distinguent que par la longueur des soies au-dessus de l'anneau anal et par la forme de la sclérotisation du lobe anal ventral (Beardsley, 1959). Des éléments de biologie et d'écologie peuvent également donner une idée de leur identité : *D. brevipes* se reproduit plutôt par parthénogenèse et se retrouve sur les tiges inférieures et racines de l'ananas, tandis que *D. neobrevipes* se reproduit de manière sexuée et se retrouverait plutôt sur les parties aériennes de l'ananas (González-Hernández, Reimer, *et al.*, 1999).

Le genre est également connu pour son mutualisme avec les fourmis, sujet principal de ce stage. Les fourmis protègent les cochenilles de leurs ennemis naturels, augmentant ainsi considérablement leur taux de survie et leur densité (González-Hernández, Johnson, *et al.*, 1999). Les cochenilles fournissent du miellat riche en carbohydrates aux fourmis. Parmi les espèces de fourmis probablement impliquées dans ce mutualisme : *Solenopsis geminata* (Jahn *et al.*, 2003 ; Carabalí-Banguero *et al.*, 2013 ; Mau & Martin Kessing, 2007), *P. megacephala* (Petty & Tustin, 1993 ; Jahn *et al.*, 2003 ; González-Hernández, Johnson, *et al.*, 1999 ; Mau & Martin Kessing, 2007). D'autres espèces ont été identifiées comme associées à *D. brevipes* dans le monde selon Jahn *et al.* (2003) (Tableau II.1).

### *Dégâts et impact économique*

- Dégâts directs : les piqûres causent des aires chlorotiques (qui ne peuvent plus produire assez de chlorophylle) ;
- Dégâts indirects : Un problème majeur est la transmission par ces cochenilles de la maladie du Wilt (Sether *et al.*, 1998) : causée par le complexe de PMWaV, elle se caractérise par un dessèchement et une décoloration des feuilles, un enroulement des bords de la feuille vers la face inférieure, une forte altération racinaire et des fruits atrophiés, occasionnant jusqu'à 80% de perte de rendement (*Culture de l'ananas : Fiche principaux bioagresseurs n°1*, 2015).

Les piqûres et la présence de miellat favorisent l'apparition de champignons.

### *Lutte*

Les substances actives autorisées à la Réunion sont le spirotetramat (largement utilisé), l'huile essentielle d'orange et la maltodextrine (moins répandus, plus généralistes) (ANSES, s. d.). Communément, les agriculteurs traitent les rejets à planter, à l'huile essentielle d'orange ou en les laissant au soleil, pour éviter d'introduire des cochenilles dans la nouvelle plantation. Au champ, *D. brevipes* a beaucoup d'ennemis naturels (Ben-Dov, s. d. ; CABI, 2021). Cependant, comme énoncé précédemment, la lutte biologique est rendue inefficace par leur mutualisme avec les fourmis.



Figure II.1. *Dysmicoccus brevipes* (E. Faustin / CIRAD)

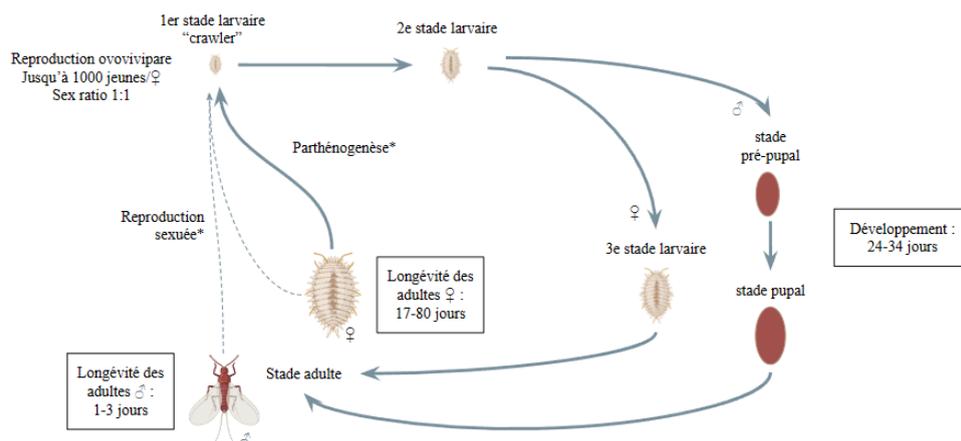


Figure II.2. Cycle de *D. brevipes* (E. Faustin / CIRAD, adaptée de BSV Guyane, 2016 ; CABI, 2021 ; Mau & Martin Kessing, 2007 ; Lim, 1973 ; icônes de BioRender.com)

\* Tabata *et al.*, 2016 montre qu'il existe des lignées sexuées et d'autres asexuées.

Tableau II.1 : *Ants associated with pineapple mealybugs in various parts of the world*, adapté de Jahn *et al.* (2003). En gras, les espèces retrouvées dans l'étude de terrain à la Réunion.

Region	Ants
Australia	<i>Pheidole sp.</i>
Brazil	<i>Brachymyrmex adnotus</i> Mayr, <i>Camponotus cingulatus</i> Mayr, <i>Crematogaster quadriformis</i> Roger, <i>Odontomachus haematoda</i> (L.), <i>Nylanderia fulva</i> Mayr, <i>Prenolepis sp.</i> , <i>Solenopsis saevissima</i> (F. Smith), <i>Wasmannia auropunctata</i> (Rogers)
Cambodia	<b><i>Tapinoma melanocephalum</i></b> (Fabricius)
Central America	<i>Solenopsis sp.</i>
Cuba	<i>Camponotus sp.</i> , <i>Pheidole sp.</i> , <i>Solenopsis sp.</i>
Fiji	<b><i>Pheidole megacephala</i></b> (Fabricius)
Guyana	<i>Araucomyrmex sp.</i> , <i>Solenopsis sp.</i>
Hawaii, U.S.A.	<i>Linepithema humile</i> (Mayr), <i>Ochetellus glaber</i> (Mayr), <b><i>Pheidole megacephala</i></b> , <i>Plagiolepis alluaudi</i> Forel, <i>Nylanderia bourbonica</i> Forel, <b><i>Paratrechina longicornis</i></b> (Latreille), <i>Solenopsis geminata</i> Jordan, <b><i>Tapinoma melanocephalum</i></b> , <i>Tetramorium bicarinatum</i> (Nylander) ; <i>Tetramorium simillimum</i> (Smith)
Jamaica	<i>Solenopsis sp.</i>
Kenya	<i>Pheidole sp.</i>
Malaysia	<b><i>Solenopsis geminata</i></b> (Fabricius)
Mexico	<i>Brachymyrmex sp.</i> , <i>Monomorium sp.</i> , <i>Pheidole sp.</i> , <i>Solenopsis sp.</i>
Philippines	<b><i>Pheidole megacephala</i></b> ; <b><i>Solenopsis geminata</i></b>
Puerto Rico	<i>Brachymyrmex heeri</i> var. <i>obscurior</i> Forel, <i>Cardiocondyla emeryi</i> Forel, <i>Crematogaster steiheili</i> Forel, <i>Monomorium floricola</i> (Jerdon), <i>Monomorium carbonarium ebenimum</i> Forel, <i>Paratrechina sp.</i> , <i>Nylanderia fulva</i> (Mayr), <b><i>Paratrechina longicornis</i></b> , <b><i>Pheidole megacephala</i></b> , <i>Solenopsis sp.</i> , <b><i>Solenopsis geminata</i></b> , <b><i>Tapinoma melanocephalum</i></b> , <i>Tetramorium sp.</i> , <i>Wasmannia auropunctata</i>
South Africa	<b><i>Pheidole megacephala</i></b> , <i>Technomyrmex albipes</i> (Fr. Smith)
West Africa	<i>Camponotus sp.</i> , <i>Crematogaster sp.</i> , <i>Pheidole sp.</i>

## Annexe III. Matériel terrain et laboratoire

### Terrain

Matériel général	Prise de vue
<ul style="list-style-type: none"><li>- Mètre, décimètre</li><li>- Aspirateur à bouche (x3)</li><li>- Gants</li><li>- Sécateur</li><li>- Pluviomètre</li><li>- Crayons, feutres</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>- Caméra Panasonic DMC-FZ300 (x8) sur trépieds Manfrotto (x8)</li><li>- Batterie externe Krisdonia 25000 mAh (x8)</li><li>- Carte mémoire (Kingston Canvas Select Plus Carte Micro SD SDCS2/64GB-3P1A Class 10) (x8)</li></ul>
<b>Quadrats</b>	<ul style="list-style-type: none"><li>- Parapluie (x8) + Poids de 3 kg (x16)</li><li>- Dalle de céramique blanche (18*22cm) (x8)</li><li>- Miel (Miel de fleur, Carrefour Classic'), pinceau</li></ul>
<ul style="list-style-type: none"><li>- Sacs de congélation</li><li>- <u>AdvenRun</u> (Le Bourgeois <i>et al.</i>, 1999)</li></ul>	<b>Identifications</b> <ul style="list-style-type: none"><li>- Algorithme de vision par ordinateur CORIGAN (Tresson <i>et al.</i>, 2019, 2021)</li><li>- Application PlantNet, site WIKTROP</li></ul>
<b>Relevés de plants</b>	<ul style="list-style-type: none"><li>- Alcool à 90°</li><li>- Bocaux, pinceaux fins</li></ul>

### Laboratoire

- Matériel d'élevage (nid opaque avec système d'humidité + aire de fourragement QBIK) (x3)
- Colonies d'environ 100 individus de *P. megacephala* (x3), chacune avec leur reine, excavées dans la bananeraie de la station environ 2 semaines avant l'essai ; leur méthode d'élevage est décrite en annexe X
- Colonie de cochenilles élevées au préalable sur butternut dans un tupperware (4,8L, longueur\*largeur\*hauteur = 17,5\*26\*11cm). Les cochenilles proviennent de l'ananeraie de la station ; leur méthode d'élevage est décrite en annexe XI
- Solution sucrée 50mL (sucre 63%, protéines 5%, eau 31%, matières grasses 1%)
- Mangeoires plates à 2 trous (x6)
- Pinceaux, pince, aspirateurs à bouche, eau
- Caméra Panasonic DMC-FZ300 (x3) sur trépieds Manfrotto (x3)

## Annexe IV. Calendrier des prises d'images et relevés terrain

Les relevés sur le terrain sont en général réalisés dans cet ordre :

1. Jour 1 : Dépôt des pièges 24h + quadrats ;
2. Jour 2 à 11h : Dépôt des appâts jour ;
3. Jour 2 à 18h : Dépôt appâts nuit ;
4. Jour 3 : Récupération du matériel + prélèvement des plants ;
5. Jour 4 : Dissection plants avec comptages et identifications.

La date de chaque relevé se trouve dans le tableau IV.1.

Tableau IV.1. Calendrier des prises d'image et des relevés terrain

Date	Parcelle	Relevé
Ven 07/04/2023	1	Relevé floristique
Mer 12/04/2023	1	Appâts jour, Appâts nuit
Jeu 13/04/2023	1	Sans appât
Ven 14/04/2023	1	Dissection ananas
Lun 17/04/2023	2	Relevé floristique, Appâts jour, Appâts nuit
Mar 18/04/2023	2	Sans appât
Jeu 20/04/2023	2	Dissection ananas
Lun 24/04/2023	3	Relevé floristique, Sans appât
Mar 25/04/2023	3	Appâts jour, appâts nuit
Mer 26/04/2023	3	Dissection ananas
Mar 02/05/2023	4	Relevé floristique, Sans appât
Mer 03/05/2023	4	Appâts jour, appâts nuit
Jeu 04/05/2023	4	Dissection ananas
Mar 09/05/2023	5	Relevé floristique, Sans appât
Mer 10/05/2023	5	Appâts jour, appâts nuit
Jeu 11/05/2023	5	Dissection ananas
Lun 15/05/2023	6	Relevé floristique, Sans appât
Mar 16/05/2023	6	Appâts jour, appâts nuit
Mer 17/05/2023	6	Dissection ananas
Lun 22/05/2023	7	Relevé floristique, Sans appât
Mer 23/05/2023	7	Appâts jour, appâts nuit
Mer 24/05/2023	7	Dissection ananas
Mar 30/05/2023	8	Relevé floristique, Sans appât
Mer 31/05/2023	8	Appâts jour, appâts nuit
Jeu 01/06/2023	8	Dissection ananas
Lun 05/06/2023	9	Relevé floristique, Sans appât
Mar 06/06/2023	9	Appâts jour, appâts nuit
Mer 07/06/2023	9	Dissection ananas
Lun 12/06/2023	10	Relevé floristique, Sans appât
Mar 13/06/2023	10	Appâts jour, appâts nuit
Mer 14/06/2023	10	Dissection ananas

## Annexe V. Disposition des caméras sur les parcelles

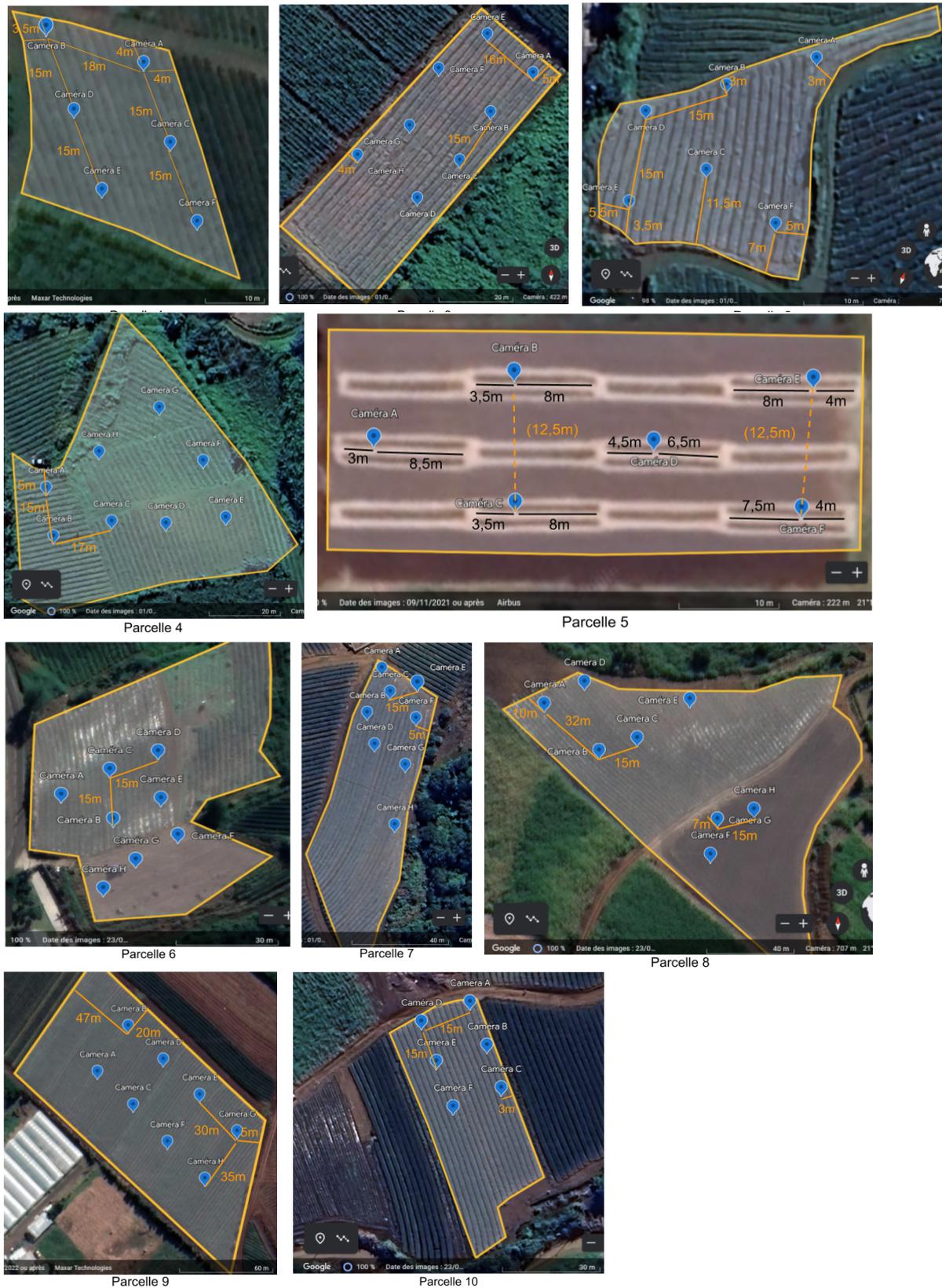


Figure V.1. Disposition des caméras sur les parcelles (images satellitaires Google Earth)

## Annexe VI. Notation de recouvrement : la méthode Marnotte

Trois méthodes sont envisageables pour évaluer la flore adventice :

- La pesée de biomasse : la relation entre biomasse et nuisibilité est bonne, cependant la pesée est une méthode chronophage fournissant une information précise mais limitée, qui n'absorbe pas la variabilité de ce qui se trouve sur le terrain. De plus, elle est destructive, il est donc difficile de faire un suivi dans le temps ;
- Le comptage : c'est une méthode chronophage, qui est rapidement limitée par la présence de plantes à des développements différents et de plantes à multiplication végétative (problème de savoir jusqu'où va un individu) ;
- L'observation visuelle du recouvrement du sol : cette méthode a l'avantage d'être rapide et non destructive, permettant un suivi dans le temps. Son manque de précision est compensé par la multiplication des relevés.

La dernière méthode est la plus adaptée à nos essais. Elle permet d'évaluer le recouvrement des espèces présentes en limitant le piétinement du quadrat, et donc en limitant la modification de l'environnement des fourmis.

La méthode développée par Pascal Marnotte (Marnotte, 1984 ; Mathieu & Marnotte, 2000) propose d'attribuer une note de recouvrement allant de 1 (<1% de recouvrement) à 9 (100% de recouvrement) (Tableau VI.1 et Figure VI.1). La note est d'abord attribuée au quadrat entier ; puis une note est attribuée à chaque espèce d'adventice indépendamment des autres. La note de chaque espèce ne peut pas être supérieure à la note du quadrat.

Pour le choix de la surface des quadrats, la démarche classique consiste à se baser sur l'aire minimale, c'est-à-dire la plus petite surface à échantillonner pour que la majorité des espèces soient représentées. Pour cela, la courbe aire-espèce (Figure VI.2) est tracée en notant le nombre d'espèces trouvées sur des surfaces croissantes et emboîtées. L'aire minimale se trouve à l'asymptote de cette courbe. En général, pour les adventices en parcelles cultivées, elle est de 20 à 30m<sup>2</sup> (Pascal Marnotte, communication personnelle).

La surface échantillonnée ne doit pas être trop grande, au risque de passer à une autre flore.

Tableau VI.1. Échelle de la Commission des Essais Biologiques revue par Marnotte (Marnotte, 1984 ; Mathieu & Marnotte, 2000)

Note	%	Recouvrement
1	1	Espèce présente, mais rare
2	7	Moins d'un individu/m <sup>2</sup>
3	15	Au moins un individu/m <sup>2</sup>
4	30	30% de recouvrement
5	50	50% de recouvrement
6	70	70% de recouvrement
7	85	Recouvrement assez fort
8	93	Très peu de sol apparent
9	100	Recouvrement total

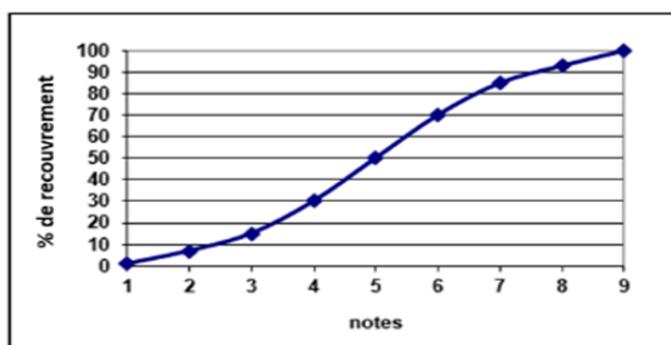


Figure VI.1. Échelle de la Commission des Essais Biologiques revue par Marnotte (Marnotte, 1984 ; Mathieu & Marnotte, 2000)

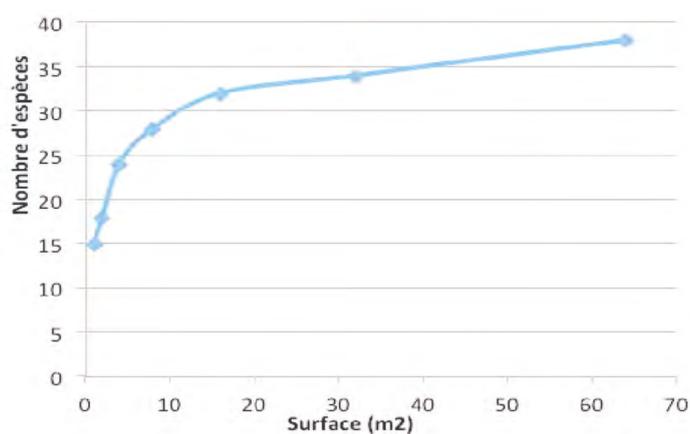


Figure VI.2. Exemple de courbe aire-espèce selon la démarche classique (Hirche *et al.*, 2015)

## Annexe VII. Algorithme de vision par ordinateur

L'algorithme de vision par ordinateur YOLO (*You Only Look Once*) a été développé par Redmon *et al.* (2015) ; il permet la détection et l'identification d'objets sur images. Il a été adapté aux invertébrés par Tresson *et al.* (2019, 2021) avec l'algorithme Corigan.

L'algorithme fonctionne comme un réseau neuronal classique, avec une architecture en plusieurs couches de neurones interconnectés. Ici, dans le cadre de la reconnaissance d'objets sur des images, la méthode est la suivante :

1. Collecte et prétraitement des données : un jeu de données conséquent est collecté, labellisé (étiquetage et identification des fourmis grâce au logiciel `labelImg` (Tzutalin, 2015) puis fourni à l'algorithme. Les images sont réduites à l'entrée du réseau de neurones (généralement entre 224 x 224 et 960 x 960 pixels, selon la carte graphique disponible) induisant une perte d'information. Dans Corigan, un pré-processing est effectué, découpant les images originales de 3000 x 4000 pixels en imagerie de la taille souhaitée à l'entrée du réseau (dans notre cas 480 x 480 pixels) et recalculant les coordonnées des labels.
2. Entraînement du réseau neuronal : l'algorithme prend en entrée les données labellisées des imagerie. Le réseau ajuste ses paramètres internes pour minimiser la différence entre ses prédictions et les labellisations fournies.
3. Evaluation du réseau neuronal entraîné : de nouvelles images sont fournies à l'algorithme pour évaluer sa performance dans l'identification des fourmis. Comme décrit dans la partie 2.3.3.2 du rapport, l'algorithme peut renvoyer des vrais positifs (individus détectés et assignés à la bonne classe), des faux positifs (individus détectés mais appartenant à une autre classe) ou des faux négatifs (individus non détectés). Ces données permettent de calculer les scores de précision, rappel et F1.
4. Post-process : la recombinaison des images à partir des imagerie génère parfois des duplicats qui peuvent être supprimés en gérant les seuils d'overlap et de confiance (filtre les précisions peu fiables, au-dessous d'une probabilité seuil l'algorithme considère que la prédiction est un faux positif). A noter que dans le cas des fourmis, un seuil d'overlap élevé est à considérer quand elles sont très nombreuses et agrégées (comme dans le cas des appâts) et à l'inverse, il faut diminuer ce seuil d'overlap lorsqu'elles sont moins nombreuses (comme dans les images sans appât).

L'analyse par intelligence artificielle possède l'avantage de traiter beaucoup d'informations. L'algorithme de Tresson *et al.* (2019) permet de détecter, dénombrer et étudier les interactions physiques entre différentes espèces ; il atteint une précision de 86,6% et même la possibilité de reconnaître les castes de fourmis. Cependant, elle nécessite également un jeu de données d'entraînement conséquent et donc des heures de labellisation manuelle ; elle ne peut reconnaître des espèces absentes de son entraînement. Elle nécessite également du matériel informatique performant et parfois coûteux.

Des exemples de détection sont illustrés sur la figure VII.1 : sur la première image, la plupart des *B. cordemoyi* sont correctement détectées, l'une d'elle est confondue avec *Technomyrmex* spp. Sur la deuxième image, la plupart des *P. megacephala* (minor), très agrégées, sont correctement détectées, l'une d'elle est confondue avec *S. geminata* (minor). Sur la troisième photo, l'algorithme détecte correctement la plupart des *Technomyrmex* spp, l'une d'elle étant confondue avec *B. cordemoyi*. Sur la quatrième photo, les *P. longicornis* sont bien identifiées mais une *S. geminata* (minor) et une *Technomyrmex* spp. sont des faux positifs.

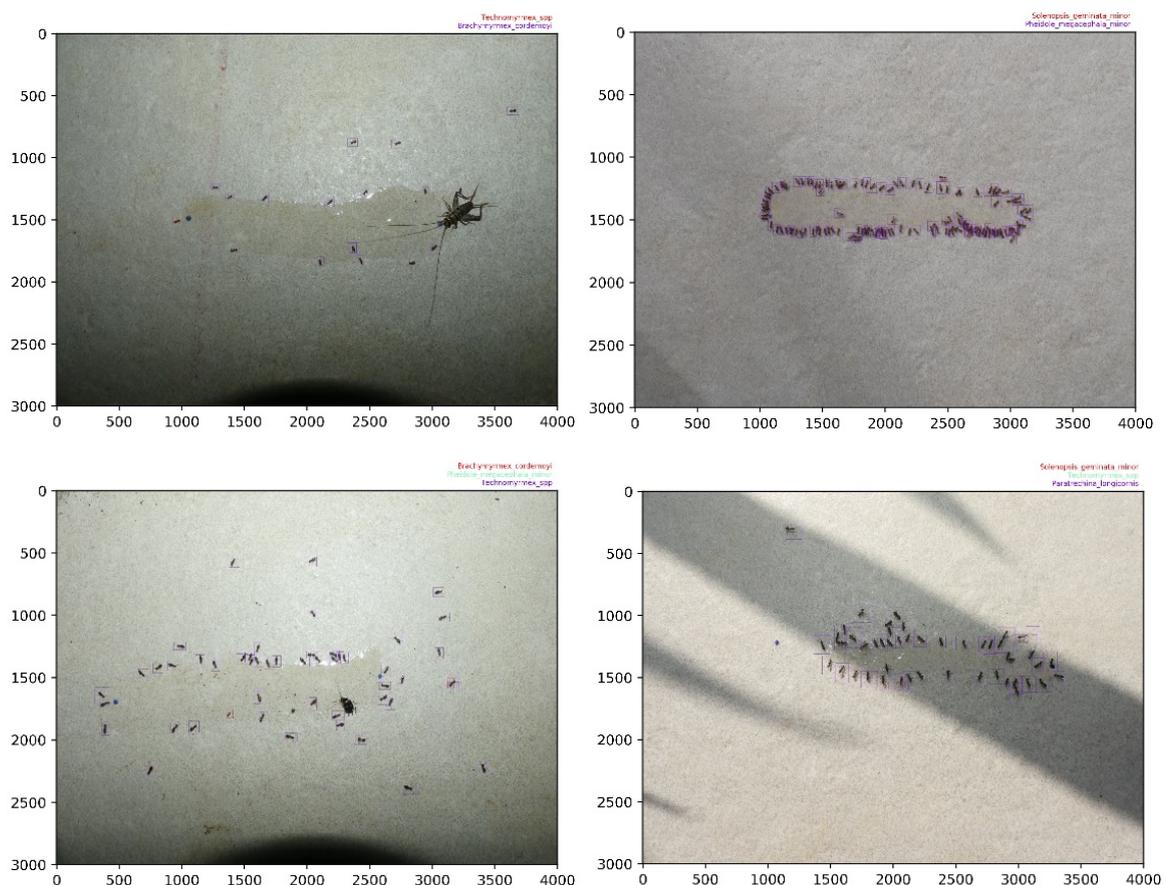


Figure VII.1. Exemple de détections par l'algorithme

## Annexe VIII. Modèle d'équations structurelles

Un Modèle d'Équations Structurelles (SEM) a été construit avec le package *piecewiseSEM* (Lefcheck, 2023) pour expliquer non seulement l'abondance de *D. brevipipes* par l'abondance des fourmis d'intérêt et par les variables environnementales, mais également l'abondance des fourmis d'intérêt par les variables environnementales (Tableau VIII.1).

Les sous-modèles du SEM ne sont pas surdispersés (Tableau VIII.2) ; le C de Fisher = 5,062 avec une p-value = 0,281 > 0,05, le modèle s'ajuste donc bien aux données et le SEM donne des résultats intéressants (Figure VIII.1). Cependant, les résidus des sous-modèles s'éloignent parfois d'une loi normale (Figure VIII.2) et les sous-modèles ajustés prévoient des abondances de cochenilles trop élevées (par exemple, pour 946 *S. geminata*, le sous-modèle ajusté prévoit 573 436 648 cochenilles). Les valeurs des R<sup>2</sup> sont à revoir : certaines sont très faibles, et un SEM avec des sous-modèles à faible pouvoir explicatif ne peut être validé même s'il s'ajuste bien aux données ; au contraire, les R<sup>2</sup> du modèle expliquant *S. geminata* sont impossiblement élevés, la cause de ces valeurs n'a pas été trouvée.

Les difficultés rencontrées avec ce SEM nous ont fait revenir à un modèle classique plus simple mais plus sûr, présenté dans le rapport à la partie 2.3.3.5. Il explique l'effet de l'abondance des fourmis et des variables environnementales sur l'abondance de *D. brevipipes*. L'effet des variables environnementales sur la probabilité de contrôle des espèces de fourmis est traité avec le modèle multinomial présenté à la partie 2.3.3.3.

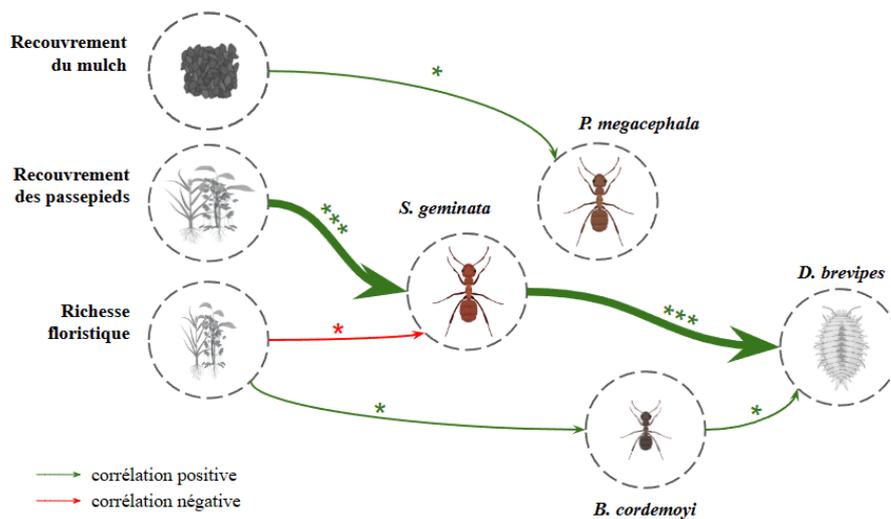
**Tableau VIII.1. Hypothèses *a priori* sur les relations entre variables du SEM**

Nom du sous-modèle	Variable à expliquer	Variable explicative	Hypothèse	Références
glmmNB1	<i>D. brevipipes</i>	<i>B. cordemoyi</i>	Trophobie probable : Santschi (1923) mentionne une association d'autres espèces du genre avec des cochenilles	Santschi, 1923
		<i>P. megacephala</i>	Trophobie probable	Petty & Tustin, 1993 ; González-Hernández, Johnson, <i>et al.</i> , 1999 ; Mau & Kessing, 2007 ; observations terrain
		<i>S. geminata</i>	Trophobie très probable	Carabalí-Banguero <i>et al.</i> , 2013 ; Mau & Kessing, 2007 ; observations terrain
		Richesse_flo	Polyphagie : les adventices pourraient constituer des ressources nutritives alternatives	Ben-Dov, s. d.
		R_Vegetal	Le recouvrement pourrait favoriser les cochenilles en fournissant plus de ressources et en diminuant l'exposition au soleil et aux prédateurs	Observations terrain
		R_Mulch	Le mulch pourrait favoriser les cochenilles en diminuant l'exposition au soleil ou en augmentant la fréquentation des fourmis (Sulaiman, 2000)	Sulaiman, 2000
glmmNB2	<i>B. cordemoyi</i>	<i>P. megacephala</i>	Deux nids de <i>B. cordemoyi</i> ont été trouvés au milieu des nids de <i>P. megacephala</i> , une tolérance voire corrélation positive est probable	Observations terrain
		<i>S. geminata</i>	Une tolérance est probable	Observations terrain
		Richesse_flo	Polyphagie : les adventices pourraient constituer des ressources nutritives alternatives	

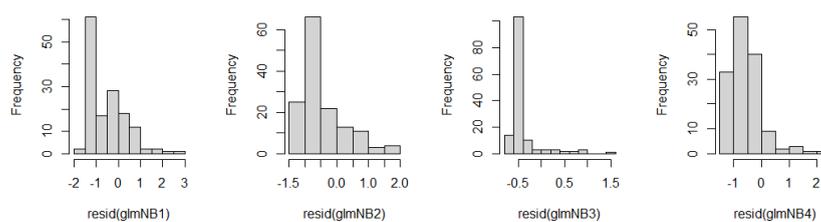
glmmNB3	<i>P. megacephala</i>	R_Vegetal	Le recouvrement pourrait favoriser les fourmis en fournissant plus de ressources et en diminuant l'exposition au soleil	
		Richesse flo	Polyphagie : les adventices pourraient constituer des ressources nutritives alternatives	
		R_Vegetal	Le recouvrement pourrait favoriser les fourmis en fournissant plus de ressources et en diminuant l'exposition au soleil	
glmmNB4	<i>S. geminata</i>	R_Mulch	Des nids de <i>P. megacephala</i> ont été trouvés dans du mulch de banane sur la station	Observations terrain
		<i>P. megacephala</i>	Exclusion très probable	Observations terrain
		Richesse_flo	Polyphagie : les adventices pourraient constituer des ressources nutritives alternatives	
		R_Vegetal	Le recouvrement pourrait favoriser les fourmis en fournissant plus de ressources et en diminuant l'exposition au soleil	
		R_Mulch	Le mulch pourrait constituer un abri, diminuer l'exposition au soleil	

**Tableau VIII.2. Dispersion et R<sup>2</sup> des sous-modèles du SEM**

Nom du sous-modèle	Indice de surdispersion	R <sup>2</sup> marginal	R <sup>2</sup> conditionnel
glmmNB1	1,0503257	0,2148285	0,3563712
glmmNB2	0,9190088	0,0705893	0,1322462
glmmNB3	0,2285117	0,0685414	0,8575684
glmmNB4	0,7337784	0,9999009	0,9999056



**Figure VIII.1. Schéma des résultats du SEM (icônes de BioRender.com)**



**Figure VIII.2. Histogrammes des résidus du sous-modèles du SEM**

# Annexe IX. Inventaire des espèces végétales en culture d'ananas

Tableau IX.1. Inventaire des espèces végétales sur les 10 parcelles d'ananas étudiées

Classe	Famille	EPO	Espèce	
<b>Dicotylédones</b>	<b>Acanthaceae</b>	ASYCO	<i>Asystasia gangetica</i>	
	<b>Amaranthaceae</b>	ACYAS	<i>Achyranthes aspera</i>	
		AMADU	<i>Amaranthus dubius</i>	
		AMAVI	<i>Amaranthus viridis</i>	
	<b>Anacardiaceae</b>	SCITE	<i>Schinus terebinthifolius</i>	
	<b>Apiaceae</b>	CLLAS	<i>Centella asiatica</i>	
	<b>Asteraceae</b>	ACNHI	<i>Acanthospermum hispidum</i>	
		AGECO	<i>Ageratum conyzoides</i>	
		ARTVU	<i>Artemisia vulgaris</i>	
		BIDPI	<i>Bidens pilosa</i>	
		BLATA	<i>Calyptocarpus vialis</i>	
		CRSCR	<i>Crassocephalum crepidioides</i>	
		EMISO	<i>Emilia sonchifolia</i>	
		ERISU	<i>Conyza sumatrensis</i>	
		EUPRI	<i>Ageratina riparia</i>	
		GASPA	<i>Galinsoga parviflora</i>	
		GNAPU	<i>Gamochoaeta purpurea</i>	
		PTNHY	<i>Parthenium hysterophorus</i>	
		SIKOR	<i>Sigesbeckia orientalis</i>	
		SONOL	<i>Sonchus oleraceus</i>	
		VENCI	<i>Cyanthillium cinereum</i>	
	<b>Boraginaceae</b>	BOOTE	<i>Bothriospermum tenellum</i>	
		HEOAM	<i>Heliotropium amplexicaule</i>	
	<b>Brassicaceae</b>	BRARR	<i>Brassica rapa</i>	
		COPDI	<i>Lepidium didymum</i>	
	<b>Cannaceae</b>	CNNIN	<i>Canna indica</i>	
	<b>Caryophyllaceae</b>	DRYCO	<i>Drymaria cordata</i>	
		STEME	<i>Stellaria media</i>	
	<b>Convolvulaceae</b>	CVCCA	<i>Cuscuta campestris</i>	
		IPOAC	<i>Ipomoea indica</i>	
		IPOBA	<i>Ipomoea batatas</i>	
		IPOHF	<i>Ipomoea hederifolia</i>	
		IPOOB	<i>Ipomoea obscura</i>	
	<b>Cucurbitaceae</b>	COCGR	<i>Coccinia grandis</i>	
		MOMCH	<i>Momordica charantia</i>	
	<b>Euphorbiaceae</b>	EPHHI	<i>Euphorbia hirta</i>	
		EPHHL	<i>Euphorbia heterophylla</i>	
		EPHHS	<i>Euphorbia hyssopifolia</i>	
		PYLAM	<i>Phyllanthus amarus</i>	
		PYLTE	<i>Phyllanthus tenellus</i>	
	<b>Fabaceae</b>	ARHPI	<i>Arachis pintoii</i>	
		DEDCA	<i>Desmodium incanum</i>	
		DEDTR	<i>Desmodium triflorum</i>	
		DEMVI	<i>Desmanthus virgatus</i>	
		MIMPU	<i>Mimosa pudica</i>	
		PROTA	<i>Crotalaria berteriana</i>	
		PUEPH	<i>Pueraria phaseoloides</i>	
		TEPNO	<i>Tephrosia noctiflora</i>	
		TERLA	<i>Teramnus labialis</i>	
		TRFRE	<i>Trifolium repens</i>	
	<b>Lamiaceae</b>	LEVAS	<i>Leucas aspera</i>	
	<b>Malvaceae</b>	MAVCO	<i>Malvastrum coromandelianum</i>	
		SIDAC	<i>Sida acuta</i>	
		SIDRR	<i>Sida retusa</i>	
		<b>Nyctaginaceae</b>	BOEDI	<i>Boerhavia diffusa</i>
		<b>Oxalidaceae</b>	OXACO	<i>Oxalis corniculata</i>
			OXALA	<i>Oxalis latifolia</i>
		<b>Papaveraceae</b>	ARGME	<i>Argemone mexicana</i>
			FUMMU	<i>Fumaria muralis</i>
		<b>Passifloraceae</b>	PAQFO	<i>Passiflora foetida</i>
		<b>Phytolaccaceae</b>	PHTAM	<i>Phytolacca americana</i>
		<b>Plantaginaceae</b>	PLALA	<i>Plantago lanceolata</i>
		<b>Polygonaceae</b>	RUMCR	<i>Rumex crispus</i>
		<b>Portulacaceae</b>	POROL	<i>Portulaca oleracea</i>
		<b>Rubiaceae</b>	MTCVI	<i>Mitracarpus hirtus</i>
			RCHSC	<i>Richardia scabra</i>
		<b>Sapindaceae</b>	CRIFA	<i>Cardiospermum halicacabum</i>
		<b>Solanaceae</b>	CPSFR	<i>Capsicum frutescens</i>
			DATIN	<i>Datura innoxia</i>
			NICPH	<i>Nicandra physalodes</i>
			SOLMR	<i>Solanum mauritianum</i>
			SOLNI	<i>Solanum nigrum</i>
		<b>Sterculiaceae</b>	MEOPY	<i>Melochia pyramidata</i>
		<b>Tropaeolaceae</b>	TOPMA	<i>Tropaeolum majus</i>
		<b>Verbenaceae</b>	LANCA	<i>Lantana camara</i>
		<b>Zygophyllaceae</b>	TRBTE	<i>Tribulus terrestris</i>
		<b>Equisetopsida</b>		
		<b>Pteridaceae</b>	PIYCA	<i>Pityrogramma calomelanos</i>
		<b>Filicopsida</b>		
		<b>Dennstaedtiaceae</b>	PTEAQ	<i>Pteridium aquilinum</i>
		<b>Monocotylédones</b>		
		<b>Bromeliaceae</b>	ANHCO	<i>Ananas comosus</i>
		<b>Commelinaceae</b>	COMBE	<i>Commelina benghalensis</i>
			COMDI	<i>Commelina diffusa</i>
		<b>Cyperaceae</b>	CYPRO	<i>Cyperus rotundus</i>
			FIMDI	<i>Fimbristylis dichotoma</i>
			KYLER	<i>Kyllinga erecta</i>
			MAPSI	<i>Cyperus cyperoides</i>
			PYPCO	<i>Pycreus polystachyos</i>
		<b>Poaceae</b>	BRADI	<i>Urochloa distachya</i>
			BRARU	<i>Urochloa eminii</i>
			CHRG	<i>Chloris gayana</i>
			CYNDA	<i>Cynodon dactylon</i>
			DIGAD	<i>Digitaria ciliaris</i>
			DTTAE	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>
			ELEIN	<i>Eleusine indica</i>
			PANMA	<i>Panicum maximum</i>
			PASDI	<i>Paspalum dilatatum</i>
			PASPA	<i>Paspalum paniculatum</i>
			RHYRE	<i>Melinis repens</i>
		SETBA	<i>Setaria barbata</i>	
		SETPU	<i>Setaria pumila</i>	
		SORHA	<i>Sorghum halepense</i>	

36 familles, 100 espèces

## Annexe X. Description des fourmis d'intérêt

### ***Solenopsis geminata* : la fourmi de feu tropicale ou fourmi rouge**

Règne : Animalia > Embranchement : Arthropoda > Sous-embranchement : Hexapoda > Classe : Insecta > Ordre : Hymenoptera > Famille : Formicidae > Sous-famille : Myrmicinae > Genre : *Solenopsis* > Espèce : *geminata*

*S. geminata* (Figure X.1) est une espèce invasive, polydôme et polygyne, formant de larges colonies. Elle préfère en général nidifier dans les espaces ouverts et construit des nids plutôt irréguliers ; elle déplace facilement ses nids. Elle est connue pour sa très forte agressivité, infligeant des piqûres douloureuses. Elle est considérée comme un ravageur causant des dégâts environnementaux et économiques, notamment en via son association avec des hémiptères (Mau & Martin Kessing, 2007), mais elle peut aussi avoir un rôle de prédation sur d'autres ravageurs (Maitre et al., 2012).



Figure X.1. Profile view of ant *Solenopsis geminata* specimen casent0104522 / April Nobile / 2005 California Academy of Science, 2023)

### ***Pheidole megacephala* : la fourmi à grosse-tête**

Règne : Animalia > Embranchement : Arthropoda > Sous-embranchement : Hexapoda > Classe : Insecta > Ordre : Hymenoptera > Famille : Formicidae > Sous-famille : Myrmicinae > Genre : *Pheidole* > Espèce : *megacephala*

*P. megacephala* (Figure X.2) est une espèce invasive, polydôme et polygyne, formant de larges colonies. Sensible à la dessiccation (Hoffmann *et al.*, 1999), elle évite de nidifier dans les espaces complètement ouverts. Elle est connue pour sa forte agressivité ; même si elle inflige rarement des piqûres aux humains, elle cause des problèmes environnementaux

dévastateurs autour du monde (Hoffmann *et al.*, 1999 ; Hoffmann & Parr, 2008 ; Wetterer, 2012).



Figure X.2. Profile view of ant *Pheidole megacephala* specimen casent0059654 / April Nobile / 2006 (*AntWeb*, 2023)

### ***Brachymyrmex cordemoyi***

Règne : Animalia > Embranchement : Arthropoda > Sous-embranchement : Hexapoda > Classe : Insecta > Ordre : Hymenoptera > Famille : Formicidae > Sous-famille : Formicinae > Genre : *Brachymyrmex* > Espèce : *cordemoyi*

*B. cordemoyi* (Figure X.3) est une espèce peu décrite. Elle forme des petites colonies d'une centaine d'individus. Floricole, elle semble se nourrir principalement de carbohydrates. Cette espèce ne pose pas de problème particulier.



Figure X.3. Profile view of ant *Brachymyrmex cordemoyi* specimen casent0137321 / Erin Prado / 2009 (California Academy of Science, 2023)

## Annexe XI. Méthode d'élevage des fourmis

Des premiers élevages tests dans des boîtes plastiques ont été réalisés dans le but de manipuler les espèces et d'avoir une idée de leur comportement et de leur survie.

### Matériel

- Boîte en plastique (x3) avec des petits trous d'aération
- Une vingtaine de *B. cordemoyi*, de *P. megacephala*, de *S. geminata*
- ~ 60 cochenilles à différents stades, provenant des élevages de la station
- Coton humide
- Aspirateur à bouche, pot, pinceau

### Méthode

Les *B. cordemoyi* sont mis dans une boîte avec 20 cochenilles et une feuille de corossol (arbre où ont été relevées les fourmis) avec 2 cotons humides. Les *P. megacephala* et les *S. geminata* sont relevés dans des nids sur le sol de la station, elles sont chacune mises dans une boîte avec 20 cochenilles et une feuille de mangue avec 2 cotons humides.

### Suivi des *B. cordemoyi*

21/06 \_ J0, Mise en élevage, les fourmis se sont vite réfugiées sous la feuille.

26/06 \_ J+5, les cochenilles n'ont pas bougé, certaines sont en vie, d'autres suspectées d'être mortes. Les fourmis sont toujours sous la feuille, mais leur gastre semble rempli (miellat ?).

27/06 \_ J+6, 2 cochenilles se sont installées sur le pétiole de la feuille, sûrement pour la sève. Des fourmis sont venues les voir, sûrement pour le miellat.

10/07 \_ J+18, les fourmis sont toujours vivantes, mais arrêt de l'élevage car moisissures sur feuilles. On voit des lignes : piqûres des cochenilles ? La plupart des cochenilles sont toujours vivantes. Les *B. cordemoyi* ont l'air d'être très résistantes (même à l'alcool pendant un temps, selon les observations pendant les dissections).

### Suivi des *P. megacephala*

04/07 \_ J0, Mise en élevage.

06/07 \_ J+2, Toutes les fourmis sont mortes. Arrêt d'élevage.

10/07 \_ J0, Relancement sur feuille de corossol.

11/07 \_ J+1, Elles se sont échappées en rongant la pâte à fixe forte, sauf 2. Arrêt d'élevage.

### **Suivi des *S. geminata***

05/07 \_ J0, Mise en élevage.

10/07 \_ J+5, Toutes les fourmis sont mortes. J0, Relancement sur feuille de corossol.

11/07 \_ J+1, Une interaction (« chatouillement ») vue avec une cochenille.

19/07 \_ J+9, Quelques fourmis sont mortes. Arrêt d'élevage car moisissures sur la feuille.

En vue de l'expérience en laboratoire avec *P. megacephala*, des nids de cette espèce ont été excavés dans la bananeraie de la station, puis mis en élevage dans la chambre climatique.

### **Matériel**

- Matériel d'élevage (nid avec système d'humidité, aire de fourragement)
- Grande boîte plastique
- Aspirateurs à bouche, pots, pinceau
- Pelle
- Petit aspirateur

### **Méthode**

Des *P. megacephala* ont été repérées dans une bananeraie de la station. Pour trouver leurs nids, il faut soit repérer les entrées dans les passepieds, soit soulever les feuilles mortes humides. Lorsqu'un amas de fourmis avec du couvain est trouvé, le nid est transféré dans une grande boîte plastique à l'aide de la pelle. La reine est cherchée à la main, elle se trouve souvent proche d'un couvain et est très reconnaissable. La reine et une centaine de fourmis sont transférées dans le nid via l'aire de fourragement (elles se cachent automatiquement dans le nid pour fuir la lumière), la terre est nettoyée avec un petit aspirateur.

### **Suivi des élevages utilisés pour l'expérience : Colonies 1 et 3 (Figure XI.1)**

18/07 \_ J0, Excavation et mise en élevage, ajout de sucre bleu.

19/07 \_ J+1, Ajout de cochenilles, pas d'intérêt particulier des fourmis à noter.

24/07 \_ J+6, Après un week-end à jeun, ajout de sucre bleu, miel, 2 cochenilles (filmé). Les fourmis trouvent rapidement le sucre, quelques unes sur le miel (filmé), mais toujours pas d'intérêt pour les cochenilles. Beaucoup de mortalité dans le nid 3 pendant le week-end : ajout d'ouvrières.

25/07 \_ J+7, Après la nuit à jeun, ajout de sucre bleu dans la mangeoire (filmé) : quelques prises alimentaires après 10 min. Ajout de pupes d'aleurodes (filmé) : prises dès 1 min, puis elles ont tout ramené au nid.

31/07 \_ J+13 En vue de l'expérience, transfert dans un nid propre, ajout 2 fois de miel, et 1 fois de quelques pupes d'aleurodes.

### **Suivi des élevages utilisés pour l'expérience : Colonie 2 (Figure XI.1)**

25/07 \_ J0, Excavation et mise en élevage, ajout de sucre bleu.

31/07 \_ J+6, En vue de l'expérience, ajout 2 fois de miel, et 1 fois de quelques pupes d'aleurodes.

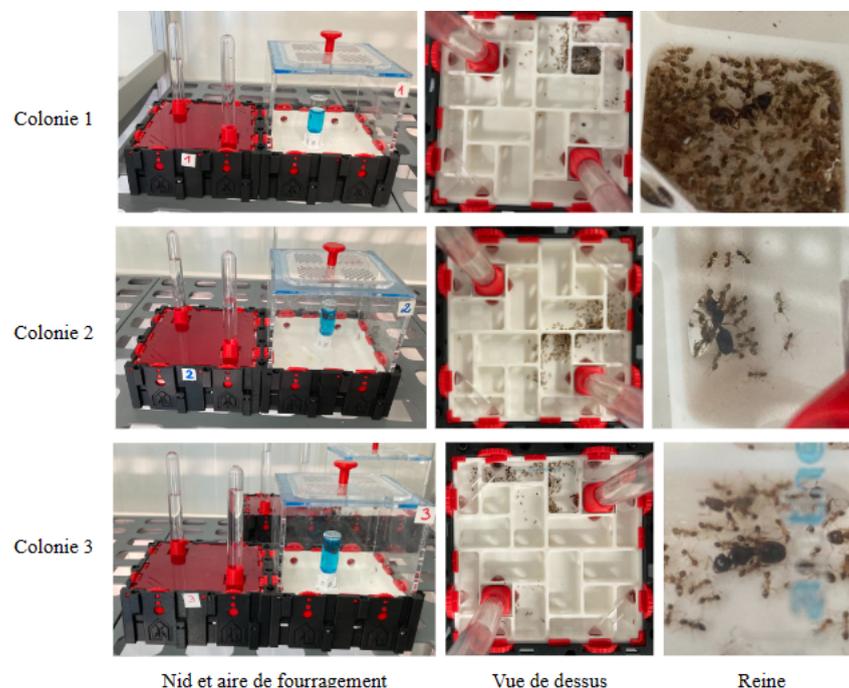


Figure XI.1. Photographies des 3 colonies (E. Faustin / CIRAD)

## Annexe XII. Méthode d'élevage de *D. brevipes*

Un premier test simple renseigne sur la survie de *D. brevipes* sans ressource.

### Matériel

- Une vingtaine de *D. brevipes*
- Boîte de Pétri x2
- Coton humide
- Feuille de mangue
- Pinceau

### Méthode

Dans une boîte de Pétri, 10 cochenilles sont installées sur feuille de mangue, avec un coton humide. La deuxième boîte est identique, sauf qu'on y met aucune feuille.

### Suivi

04/07 \_ J0, Mise en élevage.

07/07 \_ J+3, Premières mortalités (adultes) dans la boîte sans feuille.

19/07 \_ J+15, Dans la boîte sans feuille, quelques crawlers et adultes sont morts. Premières mortalités dans la boîte avec feuille. Arrêt de l'élevage.

Les cochenilles (notamment crawlers) peuvent donc survivre 15 jours sans ressource.

Les élevages sont ensuite installés dans la chambre climatique.

### Matériel

- Butternut
- Boîte hermétique aérée sur le dessus avec de l'insect-proof
- Nipagine benzoate (antifongique)
- Vermiculite sèche
- Cochenilles de la station
- Pinceau
- Alcool 90°

### Installation

Mettre les gants. Nettoyer la butternut à l'eau, l'essuyer. La rincer à la nipagine benzoate, l'essuyer. Mettre un fond de vermiculite dans la boîte, poser la butternut, puis l'enterrer

presque entièrement en ajoutant de la vermiculite. Avec un pinceau désinfecté à l'alcool, poser les cochenilles autour ou sur la butternut.

On s'assure quotidiennement de la qualité de l'élevage. Si des moisissures apparaissent sur la butternut, il faut la changer, et laisser sécher la vermiculite pour utilisation ultérieure.

**Suivi** (Figure XII.1)

24/07 \_ J0, Inoculation des 2 boîtes (~ 20 adultes).



Figure XII.1. Photographies de l'inoculum et des boîtes d'élevage inoculées  
(E. Faustin / CIRAD)

## Annexe XIII. Fréquentation du sucre par *P. megacephala*

### *Analyse*

Le modèle et l'analyse sont similaires à ceux de la partie 3.3.3, mais ici la variable expliquée est le nombre de fourmis sur le sucre.

### *Résultats*

Les modèles indiquent que toutes les variables et l'interaction ont un effet significatif sur la fréquentation du sucre (Tableau XIII.1, XIII.2). Le GLM n'est pas dispersé (coefficient de dispersion de 0,56) ; les résidus s'approchent d'une loi normale (Figure XIII.1). Le pseudo-R<sup>2</sup> est de 0,94. Le test *post-hoc* montre des différences significatives entre les traitements : lorsque le sucre est présent, les fourmis le fréquentent (T1 et T2 par rapport à T3), et lorsque les cochenilles sont présentes les fourmis fréquentent moins le sucre (T2 par rapport à T1) (Figure XIII.2). La fréquentation du sucre diminue avec le temps (Figure XIII.2).

### *Discussion*

Les fourmis fréquentent bien le sucre, ce qui était attendu. La faible diminution de cette fréquentation en présence de cochenilles est certainement dûe au fourragement des fourmis autour des cochenilles ; les fourmis n'abandonnent cependant pas le sucre qui doit être plus facile à prélever que le miellat des cochenilles. Un phénomène de satiété est visible à mesure que l'heure avance, ce qui est attendu.

Tableau XIII.1. Résultats de la réduction du GLM expliquant la fréquentation du sucre

Variable explicative	Df	Deviance	AIC	LRT	Pr(>Chi)
Heure	1	215,09	631,94	83,698	< 0,0001 ***
Traitement:Date	8	156,68	559,53	25,289	0,0010 **

Tableau XIII.2. Résultats du résumé des GLM expliquant la fréquentation du sucre

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-2,783e+05	3,115e+04	-8,934	< 0,0001 ***
TraitementT3	-3,260e+01	9,739e+05	0,000	1,0000
TraitementT1	7,088e-01	3,331e-01	2,128	0,0333 *
Heure	-1,260e-04	1,410e-05	-8,934	< 0,0001 ***
Date2023-08-08	1,239e-01	3,464e-01	0,358	0,7205
Date2023-08-09	-2,521e-01	3,589e-01	-0,703	0,4824
Date2023-08-10	-1,712e-01	3,559e-01	-0,481	0,6304
Date2023-08-11	-1,265e+00	4,168e-01	-3,035	0,0024 **
TraitementT3:Date2023-08-08	-1,239e-01	1,377e+06	0,000	1,0000
TraitementT1:Date2023-08-08	-2,188e+00	5,375e-01	-4,072	< 0,0001 ***
TraitementT3:Date2023-08-09	2,521e-01	1,377e+06	0,000	1,0000
TraitementT1:Date2023-08-09	-1,007e+00	5,052e-01	-1,993	0,0462 *
TraitementT3:Date2023-08-10	1,712e-01	1,377e+06	0,000	1,0000
TraitementT1:Date2023-08-10	-3,682e-01	4,838e-01	-0,761	0,4466
TraitementT3:Date2023-08-11	1,265e+00	1,377e+06	0,000	1,0000
TraitementT1:Date2023-08-11	4,002e-01	5,367e-01	0,746	0,4559

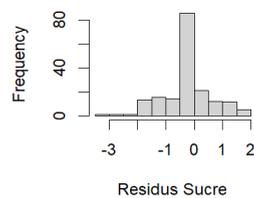


Figure XIII.1. Histogramme des résidus des GLM expliquant la fréquentation du sucre

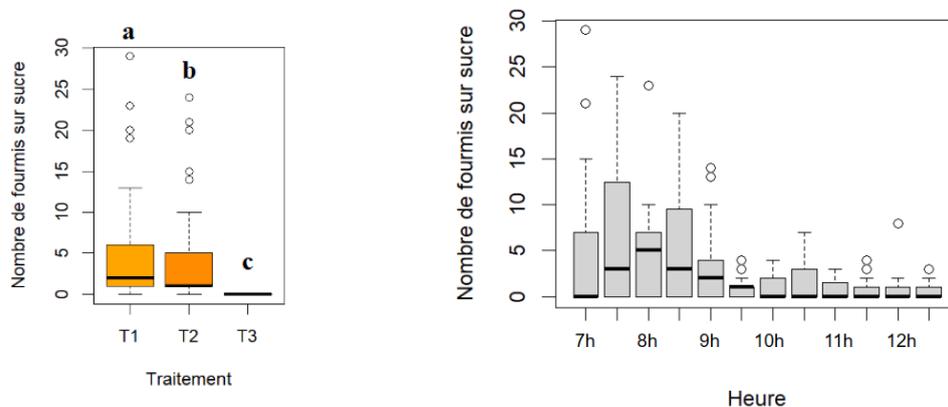


Figure XIII.2. Différences inter-traitements selon le test *post-hoc* de Tukey et évolution du nombre de fourmis sur sucre en fonction de l'heure

## Annexe XIV. Fréquentation de *D. brevipes* par *P. megacephala* : résumés des modèles

Tableau XIV.1. Résultats du résumé du GLM expliquant le nombre de contacts courts

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-2,775e+05	3,225e+04	-8,603	< 0,0001 ***
TraitementT3	1,688e+00	3,516e-01	4,802	< 0,0001 ***
TraitementT1	-3,892e+01	1,914e+07	0,000	1,0000
Heure	-1,256e-04	1,460e-05	-8,603	< 0,0001 ***
Date2023-08-08	1,472e-02	3,678e-01	0,040	0,9681
Date2023-08-09	-5,953e-01	3,822e-01	-1,557	0,1194
Date2023-08-10	1,543e-01	3,654e-01	0,422	0,6729
Date2023-08-11	-2,329e+00	4,882e-01	-4,770	< 0,0001 ***
TraitementT3:Date2023-08-08	-1,361e+00	5,048e-01	-2,696	0,0070 **
TraitementT1:Date2023-08-08	-1,678e-02	2,707e+07	0,000	1,0000
TraitementT3:Date2023-08-09	-5,008e+00	8,729e-01	-5,738	< 0,0001 ***
TraitementT1:Date2023-08-09	5,932e-01	2,707e+07	0,000	1,0000
TraitementT3:Date2023-08-10	-2,385e+00	5,165e-01	-4,618	< 0,0001 ***
TraitementT1:Date2023-08-10	-1,563e-01	2,707e+07	0,000	1,0000
TraitementT3:Date2023-08-11	1,416e+00	5,949e-01	2,380	0,0173 *
TraitementT1:Date2023-08-11	2,326e+00	2,707e+07	0,000	1,0000

Tableau XIV.2. Résultats du résumé du GLM expliquant le nombre de contacts longs

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-1,402e+05	4,199e+04	-3,338	0,0008 ***
TraitementT3	2,093e+00	4,059e-01	5,157	< 0,0001 ***
TraitementT1	-3,666e+01	1,937e+07	0,000	1,0000
Date2023-08-08	-2,187e+00	1,078e+00	-2,029	0,0424 *
Date2023-08-09	6,290e-01	4,601e-01	1,367	0,1716
Date2023-08-10	-2,179e+00	1,074e+00	-2,029	0,0425 *
Date2023-08-11	-3,685e+01	1,937e+07	0,000	1,0000
Heure	-6,346e-05	1,901e-05	-3,338	0,0008 ***
TraitementT3:Date2023-08-08	9,546e-01	1,123e+00	0,850	0,3951
TraitementT1:Date2023-08-08	2,186e+00	2,740e+07	0,000	1,0000
TraitementT3:Date2023-08-09	-4,893e+00	1,121e+00	-4,363	< 0,0001 ***
TraitementT1:Date2023-08-09	-6,301e-01	2,740e+07	0,000	1,0000
TraitementT3:Date2023-08-10	-4,797e-01	1,185e+00	-0,405	0,6856
TraitementT1:Date2023-08-10	2,178e+00	2,740e+07	0,000	1,0000
TraitementT3:Date2023-08-11	3,326e+01	1,937e+07	0,000	1,0000
TraitementT1:Date2023-08-11	3,685e+01	3,355e+07	0,000	1,0000

# Fiche d'identification

Nom et Prénom de l'auteur : **Faustin Eva**

Ecole d'inscription : **Institut Agro Montpellier**

Lieu du stage : **CIRAD de La Réunion. Voie cannière, BP 180, 97455 Saint-Pierre, La Réunion.**

Année : **2023**

## **Communautés de fourmis et interactions fourmis - cochenilles en système de culture d'ananas à La Réunion**

### **RÉSUMÉ**

La cochenille *Dysmicoccus brevipes* est un ravageur de l'ananas qui transmet la maladie du Wilt, occasionnant jusqu'à 80 % de perte de rendement. La lutte biologique contre *D. brevipes* est rendue difficile par sa trophobie avec les fourmis. L'idée de la thèse « Interactions cochenilles – fourmis en système de culture d'ananas à La Réunion » dans laquelle est inscrit ce stage est de chercher à modifier le comportement des fourmis pour rompre leur trophobie avec *D. brevipes*, afin de diminuer sa population. Ce stage s'attache à (i) caractériser la diversité spécifique et la dominance des fourmis via de la prise d'image, permettant également d'entraîner un algorithme de vision par ordinateur ; (ii) évaluer l'impact de la communauté végétale sur cette diversité grâce à des relevés floristiques ; (iii) identifier les espèces de fourmis fréquentant potentiellement *D. brevipes* grâce à des dissections de plants ; (iv) étudier l'impact de l'ajout de sucre sur le comportement d'une espèce de fourmis d'intérêt envers *D. brevipes*. (i) Treize espèces ont été identifiées, dont 2 dominantes (*Solenopsis geminata*, *Pheidole megacephala*) et 1 subdominante (*Brachymyrmex cordemoyi*), (iii) toutes 3 fréquentant potentiellement *D. brevipes* ; notamment *S. geminata* dont l'abondance est positivement corrélée à celle de *D. brevipes*. (iv) Au laboratoire, *P. megacephala* fréquente *D. brevipes*, et l'ajout de sucre diminue cette fréquentation. Cette étude donne une idée des fourmis fréquentant *D. brevipes* sur ananas à La Réunion et fournit une piste de réflexion vers la disruption de la trophobie via apport de sucre. (ii) La richesse floristique, le recouvrement des espèces végétales et le recouvrement du mulch pourraient également constituer des leviers de gestion des communautés de fourmis.

**Mots-clés** : Lutte biologique, diversité de fourmis, *Dysmicoccus brevipes*, disruption de trophobie, sources nutritives alternatives

## **Ant communities and ant-mealybug interactions in pineapple cropping systems in Reunion Island**

### **ABSTRACT**

The mealybug *Dysmicoccus brevipes* is a pineapple pest that transmits Wilt disease, causing up to 80% yield loss. Biological control of *D. brevipes* is made difficult because of its trophobiosis with ants. The idea of the thesis "Ant-mealybug interactions in pineapple cropping systems in Reunion Island" in which this internship is included, consists in trying to modify ant behavior to break their trophobiosis with *D. brevipes*, in order to reduce its population. The purpose of this internship is to (i) characterize ant specific diversity and dominance through image capture, and train a computer vision algorithm; (ii) assess the impact of plant community on this diversity through floristic surveys; (iii) identify ant species that potentially attend *D. brevipes* through plant dissections; (iv) study the impact of adding sugar on the behavior of an ant species of interest towards *D. brevipes*. (i) Thirteen species were identified, including 2 dominant (*Solenopsis geminata*, *Pheidole megacephala*) and 1 subdominant (*Brachymyrmex cordemoyi*), (iii) all 3 potentially frequenting *D. brevipes*; especially *S. geminata* which abundance is positively correlated with *D. brevipes* abundance. (iv) In the laboratory, *P. megacephala* attended *D. brevipes*, and the addition of sugar reduced this attendance. This study gives an idea of the ant species attending *D. brevipes* on pineapples in Reunion Island and provides a line of thought towards the disruption of trophobiosis via sugar intake. (ii) Floristic diversity, plant and mulch cover could also constitute tools to manage ant communities.

**Keywords**: Biological control, ant diversity, *Dysmicoccus brevipes*, trophobiosis disruption, alternative food sources