

UNIVERSITÉ NATIONALE DES SCIENCES,
TECHNOLOGIE, INGÉNIERIE ET
MATHÉMATIQUES

DOCTORAL THESIS

Modélisation des relations entre
dégâts de *CLA*, *Spodoptera*
frugiperda (J. E. Smith, 1797)
(*Lepidoptera: Noctuidae*) et le
rendement du maïs au Bénin

Author :

Olivier Mahumawon

ADJAGBA

Supervisor :

Dr.

*A thesis submitted in fulfillment of the requirements
for the degree of Ingénieur de conception*

in the

Research Group Name

Ecole Nationale Supérieure de Génie Mathématiques et
Modélisation

16 novembre 2021

Declaration of Authorship

I, Olivier Mahumawon ADJAGBA, declare that this thesis titled, « Modélisation des relations entre dégâts de *CLA*, *S. frugiperda* et le rendement du maïs au Bénin » and the work presented in it are my own. I confirm that :

- This work was done wholly or mainly while in candidature for a research degree at this University.
- Where any part of this thesis has previously been submitted for a degree or any other qualification at this University or any other institution, this has been clearly stated.
- Where I have consulted the published work of others, this is always clearly attributed.
- Where I have quoted from the work of others, the source is always given. With the exception of such quotations, this thesis is entirely my own work.
- I have acknowledged all main sources of help.
- Where the thesis is based on work done by myself jointly with others, I have made clear exactly what was done by others and what I have contributed myself.

Signed :

Date :

« Thanks to my solid academic training, today I can write hundreds of words on virtually any topic without possessing a shred of information, which is how I got a good job in journalism. »

Dave Barry

For/Dedicated to/To my...

UNIVERSITÉ NATIONALE DES SCIENCES, TECHNOLOGIE,
INGÉNIERIE ET MATHÉMATIQUES

Résumé

Faculty Name

Ecole Nationale Supérieure de Génie Mathématiques et Modélisation

Ingénieur de conception

**Modélisation des relations entre dégâts de *CLA*, *S. frugiperda* et le
rendement du maïs au Bénin**

by Olivier Mahumawon ADJAGBA

The Thesis Abstract is written here (and usually kept to just this page). The page is kept centered vertically so can expand into the blank space above the title too...

Remerciements

The acknowledgments and the people to thank go here, don't forget to include your project advisor. . .

Sommaire

Declaration of Authorship	iii
Résumé	ix
Remerciements	xi
Table des figures	xv
Liste des tableaux	xvii
Liste des abbréviations	xix
Symboles	xxi
1 Introduction	1
2 Revue de Littérature sur la chenille légionnaire d'automne	5
3 Généralités sur la modélisation des insectes	13
4 Matériel et méthodes	25
5 Résultats et discussions	27
A Frequently Asked Questions	29

Table des figures

2.1	Stades du cycle de vie du <i>Spodoptera frugiperda</i>	8
2.2	Distribution géographique de la CLA de 2016 à 2021	10

Liste des tableaux

2.1	Classification du <i>Spodoptera frugiperda</i>	6
-----	--	---

Liste des abbréviations

- CIMMYT Centre International d'Amélioration du
Maïs et du Blé.
- CLA chenille légionnaire d'automne.
- IITA Institut International de Agriculture
Tropicale.
- S. frugiperda* *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith,
1797) (*Lepidoptera: Noctuidae*).

Symboles

1

Introduction

Sommaire

1.1	Contexte et justification	1
1.2	Objectifs de l'étude	3
1.2.1	Objectif général	3
1.2.2	Objectifs spécifiques	3
1.3	Hypothèses de travail	3

1.1 Contexte et justification

La chenille légionnaire d'automne (CLA), *S. frugiperda* est un lépidoptère nuisible originaire d'Amérique tropicale et subtropicale (**sparks1979**). Elle attaque plus de 80 espèces de cultures différentes, mais avec une préférence pour les graminées, et le maïs en particulier (**day2017fall**). La présence du ravageur a été signalée en Afrique centrale et occidentale depuis 2016 (**goergen2016first**), et plus tard dans la majeure partie de l'Afrique subsaharienne (**day2017fall**). On ne sait pas comment cette invasion s'est produite, mais les preuves suggèrent que l'haplotype présent en Afrique est originaire de Floride et des Caraïbes (**huesing2018integrated**). La prolificité de la CLA (les lots d'œufs contiennent souvent plusieurs centaines d'œufs; (**sparks1979**)) associée à sa capacité à migrer sur de longues distances (plusieurs centaines de kilomètres; **rose1975migration**) sont deux des traits de l'espèce qui pourraient expliquer la vitesse à laquelle elle a envahi le continent (**BAUDRON2019141**). La

préférence du maïs ; la principale culture céréalière en Afrique (**DEVI2018727**) – et d’autres cultures dont se nourrit ce ravageur hautement polyphage – associée aux conditions agroécologiques propices à la CLA dans une grande partie de la région en fait une menace sérieuse (et très certainement pérenne) pour la sécurité alimentaire en Afrique subsaharienne (**day2017fall**).

Depuis l’invasion du continent par la CLA, la réaction immédiate des gouvernements a été d’investir dans les pesticides chimiques (**HARRISON2019318**) et leur utilisation reste la principale stratégie des agriculteurs pour lutter contre le ravageur, bien qu’avec des résultats mitigés (**Kumela2019**). Plusieurs études ont été publiées, mais il n’y a eu aucune étude systématique et quantitative à l’échelle nationale dans aucun des pays touchés en Afrique (**DEGROOTE2020106804**). Les méthodes de lutte basées sur la gestion agronomique représentent une alternative intéressante, plus abordable pour les petits exploitants aux ressources limitées et à moindre risque pour la santé et l’environnement (**thierfelder2018low**). Cependant, il existe peu de données empiriques pour orienter les recommandations pour un contrôle efficace de la CLA par la gestion agronomique en Afrique, car la plupart de ces connaissances sont basées sur des données provenant des Américains et des observations - parfois anecdotiques - faites dans la région (**HARRISON2019318**).

L’impact de la CLA sur le rendement du maïs en Afrique a été signalé comme très important. **day2017fall** ont estimé en moyenne l’impact de la CLA à 45% (entre 22 et 67%) du rendement au Ghana et à 40% (entre 25 et 50%) en Zambie, entraînant des millions de dollars US de pertes. De même, **Kumela2019** ont estimé l’impact de la CLA à 32% du rendement en Éthiopie et à 47% du rendement au Kenya. Ces estimations, cependant, sont basées sur des enquêtes socio-économiques axées sur les perceptions des agriculteurs, mais pas sur des méthodes rigoureuses de dépistage sur le terrain telles que celle proposée par **mcgrath2018monitoring**. Cependant, une étude directe menée à Zimbabwe a estimé les pertes causées par la CLAs en 2018 à 11.57%, mais seulement dans deux districts : Chipinge et Makoni (**BAUDRON2019141**).

Il est alors important de continuer à faire des investigations afin de parvenir à une approche consistante qui permettrait de lutter efficacement contre ce ravageur. D’où l’objet de cette étude.

1.2 Objectifs de l'étude

1.2.1 Objectif général

Cette étude consiste à modéliser les relations entre dégâts de la chenille légionnaire, *S. frugiperda* d'automne et le rendement du maïs au Bénin.

1.2.2 Objectifs spécifiques

- Estimer les dégâts causés par la CLA sur les plants de maïs ainsi que sur les épis,
- Analyser l'impact du type de labour (labour minimum ou labour conventionnel) ainsi que celui du type de culture (monoculture de maïs ou inter culture de maïs et niébé) sur l'abondance de la CLA,
- Analyser l'impact du type de labour ainsi que celui du type de culture sur l'abondance des arthropodes.

1.3 Hypothèses de travail

H1 : La culture intercalaire utilisé (le niébé) atténue l'abondance de la CLA et réduit donc ses dégâts.

H2 : L'abondance des arthropodes est liée à la présence de la culture intercalaire.

2

Revue de Littérature sur la chenille légionnaire d'automne

Sommaire

2.1	Introduction	5
2.2	Origine et historique du <i>Spodoptera frugiperda</i> (chenille légionnaire d'automne)	6
2.3	Biologie du <i>Spodoptera frugiperda</i>	7
2.4	Plantes hôtes du <i>Spodoptera frugiperda</i>	9
2.5	Distribution géographique du <i>Spodoptera frugiperda</i> en Afrique	9
2.6	Prévention et contrôle du <i>Spodoptera frugiperda</i>	11

Figures

2.1	Stades du cycle de vie du <i>Spodoptera frugiperda</i>	8
2.2	Distribution géographique de la CLA de 2016 à 2021	10

Tableaux

2.1	Classification du <i>Spodoptera frugiperda</i>	6
-----	--	---

2.1 Introduction

La chenille légionnaire d'automne (*Spodoptera frugiperda*) est une espèce de lépidoptères (papillons) de la famille des *Noctuidae*. C'est un ravageur des cultures céréalières extrêmement dévastateur. Son intrusion dans un champs

de ses cultures préférées provoque des dégâts énormes en un temps record. Cet insecte est classifié comme indiqué dans le tableau 2.1.

Tableau 2.1 – Classification du *Spodoptera frugiperda*

Règne	<i>Animalia</i>
Embranchement	<i>Arthropoda</i>
Sous-embr.	<i>Hexapoda</i>
Classe	<i>Insecta</i>
Sous-classe	<i>Pterygota</i>
Infra-classe	<i>Neoptera</i>
Ordre	<i>Lepidoptera</i>
Super-famille	<i>Noctuoidea</i>
Famille	<i>Noctuidae</i>
Sous-famille	<i>Hadeninae</i>
Tribu	<i>Caradrinini</i>
Genre	<i>Spodoptera</i>
Espèce	
Spodoptera frugiperda	
J. E. Smith, 1797	

2.2 Origine et historique du *Spodoptera frugiperda* (chenille légionnaire d'automne)

Les apparitions de la CLA se sont produites aux États-Unis à des intervalles très irréguliers. L'espèce a été enregistrée comme un ravageur néfaste en Géorgie dès 1797 (**smith1797natural**). La prochaine épidémie a été signalée par **Glover1856** qui a déclaré que les «marching-worm» causaient des dommages dans l'ouest de la Floride suffisamment importants pour justifier l'institution de la « méthode de fossé » pour détruire les vers.

luginbill1928fall a noté de nombreux rapports sur les épidémies de la CLA aux États-Unis de 1856 à 1928. Des dommages graves au maïs ont été signalés au le Missouri et en Illinois en 1870. Des dommages moins importants se sont alors produits peu fréquemment jusqu'en 1899 lorsqu'une épidémie a été signalée des Carolines de l'ouest jusqu'au Kansas et au Missouri. **walton1936fall** ont rapporté qu'une épidémie particulièrement grave s'est produite à l'été 1912 lorsque le ravageur a balayé presque l'ensemble des Etats-Unis à l'est des montagnes rocheuses, a complètement détruit le maïs et le mil dans le sud des Etats-Unis, des cultures de cotonet a détruit des herbes sur les pelouses dans les villes comme par magie. **luginbill1928fall** a signalé d'autres épidémies en 1912, 1915, 1918 et 1920. Depuis 1928, plusieurs épidémies de la CLA se sont produites. Ces dernières ne sont pas bien documentées, mais les entomologistes se souviennent des années où la CLA est devenue un ravageur général, prédominant et nuisible ayant dévasté des cultures dans certaines régions du sud. Les entomologistes se souviendront surtout de 1975, 1976, 1977 comme des années de fortes infestations de CLA dans tout le sud et le long de la côte atlantique (**sparks1979**).

2.3 Biologie du *Spodoptera frugiperda*

Le cycle biologique comprend l'œuf, 6 étapes de développement de la chenille (stades larvaires), la pupe et la noctuelle (adulte) (**fao201812**).

Dans des conditions favorables, la CLA femelle pond 1500 à 2000 œufs pendant son cycle de vie. Les œufs éclosent en larves néonates 4 jours après avoir été pondus (**SimmonsLynch1998** ; **prasanna2018fall**). Le stade larvaire se compose de six étapes, suivies d'une étape pré-pupe, au cours de laquelle la larve tombe et s'enfouit dans le sol à une profondeur de 7,62 à 10,16 cm pendant 2 à 4 jours avant la transformation en pupe (**hardke2015**). Cette étape de transformation en pupe peut durer de 7 à 14 jours, selon la température du sol. Les insectes émergents du stade de pupe se déplacent vers la surface du sol, deviennent adultes et infestent des plantes en croissance. Le cycle de vie entier d'une CLA peut prendre jusqu'à 4 semaines, tandis qu'une génération composée de larves émergeant de masses d'œufs d'âge similaire peut durer de 80 à 90 jours (**Abrahams2017**). Le cycle de vie, la reproduction et la distribution

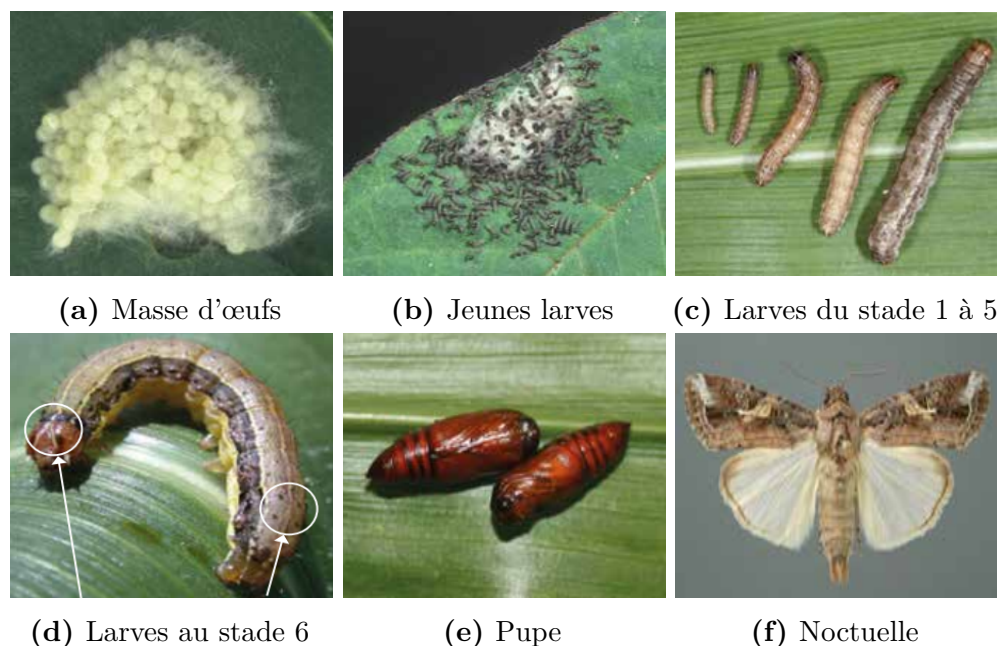


Figure 2.1 – Stades du cycle de vie du *Spodoptera frugiperda*¹

de la CLA dépendent des conditions de température, de la saison des cultures, de la présence d'espèces végétales hôtes et de la fécondité. La propagation rapide du ravageur en Afrique sub-saharienne est probablement liée à la capacité de dispersion notable du papillon, aux conditions éoliennes prévalantes et à la disponibilité d'espèces hôtes variées (**chapaw2021**). Les larves plus âgées présentent une alimentation nocturne et vorace qui atteint son pic au cours des deux dernières stades larvaires (**HARRISON2019318**).

Il existe deux biotypes connus de la CLA, à savoir : les biotypes de maïs (C) et de riz (R) (**Abrahams2017**). Les deux biotypes ont été distingués par l'utilisation de marqueurs ?? (**sibanda2018**). Morphologiquement, les biotypes sont identiques (**nagoshi2018**), mais leurs étapes de développement diffèrent en taux de croissance, en poids nymphal (poids de la pupa) et en période de ponte (**Pashely1988**). De plus, on croyait que les deux biotypes étaient sexuellement incompatibles (**Pashely1988**). Cependant, l'accouplement réussi des femelles de R-biotype avec les mâles de C-biotype a été signalé, bien que les crois réciproques aient échoué (**Pashely1988**). Les compatibilités de rotation entre les deux biotypes peuvent entraîner des variantes nouvelles et agressives. Les deux biotypes sont génétiquement et comportementalement différents, et donc ils ont besoin de différentes méthodes de contrôle. **Kuate2019** a signalé une réponse différente des biotypes de la CLA aux produits chimiques de protection

des cultures, avec un taux de mortalité différent.

2.4 Plantes hôtes du *Spodoptera frugiperda*

La CLA est un ravageur polyphage ; c'est-à-dire qu'il attaque un grand nombre de plants mais a une préférence pour les graminées.

Malgré la large gamme d'hôtes qu'a la CLA, ses deux biotypes préfèrent principalement le maïs et le riz (**prasanna2018fall** ; **Casmuz2017**) a signalé que la CLA a causé des dommages variables sur les familles suivantes de plantes dans l'ordre décroissant de proportions : *Poaceae* (35,5%), *Fabaceae* (11,3%), *Solanaceae* et *Asteraceae* (4,3%), *Rosaceae* et *Chenopodiaceae* (3,7%) et *Brassicaceae* et *Cyperaceae* (3,2%). Par conséquent, la famille *Poaceae*, qui contient les principales cultures céréalières, y compris le maïs, sert de principal hôte de la CLA. Au cours de l'étape larvaires, la CLA acquiert « l'habitude de la légionnaire » et se propage souvent en grand nombre, défoliant agressivement ses plantes hôtes (**Abrahams2017**). Les hôtes primaires et alternatifs de la CLA, y compris les céréales, comme le blé et les espèces d'herbe qui poussent pendant les périodes hors saison, étendent ses chances de survie, servant de ponts verts entre les espèces végétales et la période de culture (**prasanna2018fall**).

2.5 Distribution géographique du *Spodoptera frugiperda* en Afrique

La première apparition de la CLA en Afrique a été signalée précisément en Janvier 2016 sur des plants de maïs dans la zone tropicale au Nord-Ouest du Nigeria et dans des domaines de maïs à Institut International de Agriculture Tropicale (IITA) à Ibadan et Ikenne (**goergen2016first**). Avant la fin de cette année (2016), d'autres pays tels que le São Tomé et Príncipe, le Bénin, le Togo ont également signalé la présence du ravageur. La CLA peut migrer sur des centaines de kilomètres par nuit et se reproduit tous les 1–2 mois ; ce qui fait que ce ravageur se propage aussi rapidement en Afrique depuis son apparition (**Stokstad2017**). Ainsi, en avril 2017, au moins 16 pays africains avaient confirmé la présence de la CLA, et plus tard en octobre, plus de 30 pays africains avaient

confirmé la présence de la CLA (**Abrahams2017** ; **fao201812**). En décembre 2018, 41 pays africains sur 54 avaient confirmé la présence de la CLA, alors que trois pays, à savoir le Gabon, la Guinée équatoriale, et la République du Congo soupçonnaient sa présence, en attendant la confirmation (**fao201806**).

Lesotho est le seul pays d'Afrique australe sans présence CLA (**Rwomushana2018**). Dans la conception de stratégies intégrées de gestion de la CLA pour l'Afrique sub-saharienne, une enquête détaillée sur les différents facteurs qui peuvent contribuer à entraver l'infestation et la distribution de la CLA au Lesotho est cruciale. Au milieu de 2019, quatre pays de plus ont confirmé la présence de la CLA, apportant le nombre total des pays touchés en Afrique à 45 (**Rwomushana2018**). Outre les pays d'Afrique continentale, la présence de la CLA est également confirmée dans les îles associées à l'Afrique, comme Madagascar (**chapaw2021**).

La carte de la figure 2.2 montre la distribution géographique de la CLA en mai 2021 dans le monde. On peut y voir qu'il n'a fallu que 2 ans pour le ravageur pour envahir la quasi-totalité des pays de l'Afrique sub-saharienne.

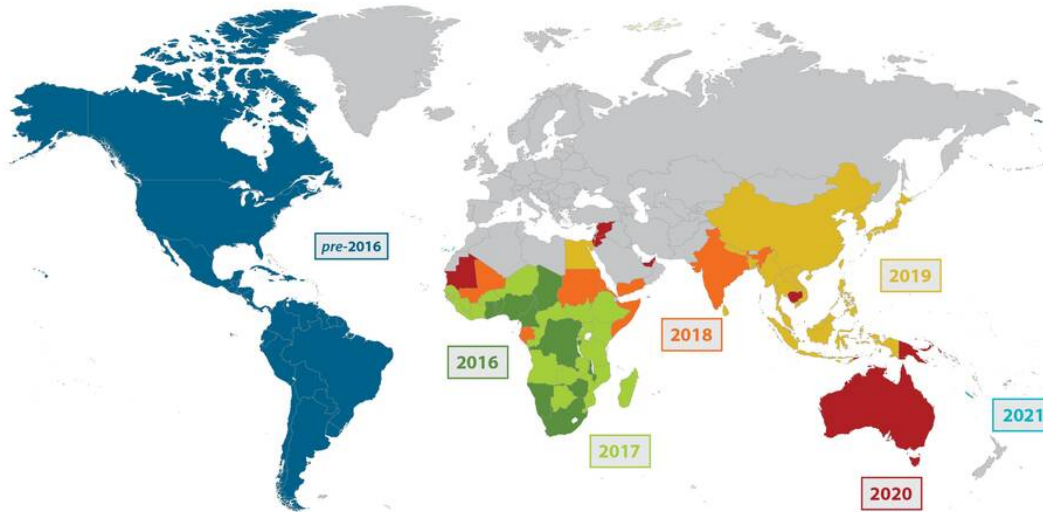


Figure 2.2 – Distribution géographique de la CLA depuis son apparition en Afrique en 2016 jusqu'en Mai 2021 dans le monde²

2.6 Prévention et contrôle du *Spodoptera frugiperda*

Plusieurs stratégies de contrôle ont été recommandées, qui peuvent être testées et adoptées en Afrique sub-saharienne. Ces stratégies incluent les pratiques culturelles, le contrôle chimique (**Abrahams2017**), les agents de biocontrôle, résistance des plantes d'hôte et gestion intégrée de la CLA (**prasanna2018fall**). Les pratiques culturelles recommandées incluent la plantation en temps opportun en suivant les principales chutes de pluie, la rotation des cultures, de préférence avec des espèces non gazeuses, telles que le soja, la combustion des résidus de culture et la gestion du paysage en enlevant les hôtes majeurs et alternatifs autour des champs de maïs (**Abrahams2017**). Les pratiques culturelles sont le point de départ pour minimiser les populations de ravageurs et peuvent être considérées comme des mesures préventives. Actuellement en Afrique sub-saharienne, l'application de pesticides chimiques serait la stratégie de contrôle la plus utilisée pour la CLA (**Stokstad2017**). Certains agents de biocontrôle sont connus pour être des ennemis naturels de la CLA en Amérique. **Abrahams2017** a signalé un taux de réussite de 70% dans le contrôle de la CLA en utilisant des guêpes parasitaires au Brésil.

Le déploiement réussi des agents de biocontrôle pour une utilisation en Afrique sub-saharienne nécessite des recherches ciblées sur les interactions entre les biotypes de la CLA et leurs ennemis naturels. Les cultures transgéniques offrent une option de contrôle de la CLA et sont la principale forme de contrôle utilisée contre le ravageur en Amérique (**hruska2019**), mais ne sont utilisées que dans quelques pays d'Afrique car les systèmes agricoles sont souvent très différents de ceux en Afrique. Peu de régions d'Amérique ont les petites tailles de ferme et de terrain qui prédominent en Afrique. Les rendements sont beaucoup plus élevés en Amérique, en moyenne plus de huit tonnes par hectare pour le maïs, par rapport à environ deux tonnes par hectare en Afrique (**day2017fall**). La résistance des plantes hôtes basée sur la capacité intrinsèque de la plante à résister ou à tolérer l'herbivorie CLA, est une approche économique et écologique utile aux petits exploitants et aux agriculteurs commerciaux. Elle repose sur les différents mécanismes de défense des plantes contre les insectes nuisibles. Ces systèmes de défense sont importants à prendre en compte lors de la sélection

des parents pour l'élevage de résistance des plantes hôtes (**chapaw2021**).

La gestion intégrée de la CLA comprend deux ou plusieurs stratégies de gestion qui peuvent fournir des effets synergiques sur la lutte antiparasitaire avant que des dommages importants ne soient infligés (**fao201812**). Les départements de la recherche internationale, tels que le *Centre International d'Amélioration du Maïs et du Blé* (CIMMYT), *Institut International de Agriculture Tropicale* (IITA), (), (), (), les instituts de recherches nationaux ainsi que le secteur privé travaillent ensemble activement pour élaborer des stratégies de contrôle rentable de la CLA. Le Centre International d'Amélioration du Maïs et du Blé (CIMMYT) et IITA visent à introduire de nouveaux gènes de résistance CLA dans des variétés sensibles pour développer des cultures en Afrique sub-saharienne (**chapaw2021**).

3

Généralités sur la modélisation des insectes

Sommaire

3.1	La notion de modèle	13
3.2	Les modèles d'automate cellulaire	14
3.3	Les modèles individus centrés	15
3.4	Les modèles de type proie-prédateur et leurs dérivés	16
3.5	Les modèles de simulation	19
3.6	Les modèles couplés spatialisés	20
3.7	Les modèles complexes	22
3.8	Les modèles multi-agents	22
3.9	Les modèles compartimentaux	22
3.10	Les modèles de méta-population	23

3.1 La notion de modèle

Une définition de ce qu'est un modèle est proposée par (**coquillard1997modélisation**) : « Un modèle est une abstraction qui simplifie le système réel étudié en ignorant de nombreuses caractéristiques du système réel étudié, pour se focaliser sur les aspects qui intéressent le modélisateur et qui définissent la problématique du modèle ». Un modèle est donc une représentation idéalisée et simplifiée d'un système biologique complexe. Il se restreint à quelques aspects essentiels de son objet d'étude afin

de répondre à un questionnement précis. La démarche de modélisation passe ainsi par tout d’abord, la détermination d’un objet d’étude, puis la formalisation d’une problématique, la définition des hypothèses ainsi que de l’échelle de modélisation, l’évaluation des processus internes, la simulation de l’évolution du système puis sa validation par comparaison aux données expérimentales ou aux théories [Davi et al.].

La modélisation est un outil très performant dans le domaine de l’agronomie ou de l’écologie. Elle remplit de nombreux objectifs : de simplification, de quantification, de test d’hypothèses, de détermination de paramètres, d’études de systèmes ainsi que de comparaison et de généralisation mais aussi de prévision. En agriculture par exemple, la modélisation peut fournir des informations quantitatives sur la période de culture, l’irrigation, la fertilisation, la lutte contre les ravageurs, et le climat (**lebon:tel-01747618**).

3.2 Les modèles d’automate cellulaire

(**rebaudo:tel-00836104**) Appliquée à un ravageur des cultures dans le nord des Andes, l’approche des systèmes socio-écologiques par un modèle d’automate cellulaire a permis d’identifier les facteurs humains clefs de sa dispersion et de disposer de cartes de probabilité de présence. Par la suite, l’intégration de variabilité génétique par un modèle individu-centré a facilité l’exploration de scénarios de structuration des populations de ravageurs.

Depuis le développement du système PMEX (Pest Management EXecutive) d’aide à la décision en 1975 (voir Welch 1984 pour une révision de la littérature sur les premiers développements de modèles informatiques d’aide à la décision en protection intégrée des cultures), de nombreuses approches de modélisation continuent de contribuer à la lutte contre les ravageurs des cultures

Pour représenter la dynamique dans le temps et dans l’espace de ravageurs des cultures, les modèles mécanistiques spatialement explicites constituent des outils tout indiqués (Lopes et al. 2010) , en permettant de relier les comportements observés (e.g. dispersion, choix reproducteurs) à l’hétérogénéité spatiale du paysage (Vinatier et al. 2012) , sous l’hypothèse d’une hétérogénéité explicative de la répartition des populations

Les modèles de type automate cellulaire ou individu-centrés sont donc utilisés en fonction du questionnement, du modèle d'étude, du contexte, de l'échelle et de la résolution considérée (e.g. Duehl et al. 2011 pour un automate cellulaire régional d'un ravageur des forêts ou Arrignon et al. 2007 pour un modèle individu-centré d'un auxiliaire des cultures).

Following the approach developed by Bossenbroek et al. (2001) we modeled the probability of moths jumping from an infested village i to an uninfested one j ($P_{i \rightarrow j}$) as follows :

$$P_{i \rightarrow j} = \sum_1^{26} W_i \cdot \eta_i \cdot \frac{W_j}{z_j}$$

where the first factor represents the probability of a vehicle carrying infested potatoes leaving an infested village, and the second one represents the attractiveness of a non-infested village (note that there were 26 villages in our study area).

3.3 Les modèles individus centrés

L'approche individus centrés (Individual-Based Models ou IBMs en anglais) s'est principalement développée à la fin des années 90 bien que son origine semble remonter aux années 60 (**DeAngelisMooij2005**). Ces modèles s'appuient sur des parallèles en économie et sciences sociales, les systèmes multi-agents ou encore l'intelligence artificielle et les modèles particuliers de la physique (**beslon2008apprivoiser**). Selon Grimm and Railsback [2005], il n'existerait pas de définition absolue des IBMs (**roughgarden2012individual**). Les IBMs simulent des populations ou des ensembles de populations en les décomposant à un niveau local, c'est à dire en individus (ou groupe restreint d'individus). Chaque individu interagit de manière indépendante avec son environnement et avec les autres individus. La dynamique globale de la population émerge donc naturellement des "choix" de chaque individu. Différents processus peuvent être pris en compte dans le cadre des IBMs : la variabilité spatiale, le détail du cycle de vie de chaque individus, les variations comportementales, l'apprentissage et l'évolution. (**Griebeler2000**) a ainsi mis en place un IBM afin de déterminer l'importance des habitats sous-optimal dans la survie des dectinelles chagrinées, *Platycleis albopunctata*. Son modèle est en fait constitué

de deux sous modèles : l'un pour la croissance démographique des dectinelles qui dépend principalement de la température et le second pour la simulation de deux zones de reproduction distinctes. Ce modèle a permis de mettre en évidence que la présence d'un environnement sous-optimal encerclant une zone favorable à la reproduction permettait de diminuer de près de 50% la population de dectinelles (**lebon:tel-01747618**).

3.4 Les modèles de type proie-prédateur et leurs dérivés

Les modèles d'interactions entre populations sont donc également particulièrement connus, avec des modèles classiques tels que ceux de Lotka-Volterra (**bacaer2011short** ; **HARRISON201488** ; **kostitzin1937biologie** ; **VolterraBrelot1931**) qui peuvent représenter des relations proies/prédateurs, de compétition voire même de coopération. Ces modèles reposent sur au minimum deux équations différentielles pour chacun des deux compartiments. Dans ce type de modélisation, il s'agit souvent de coupler deux équations globales ce qui donne d'un point de vue général :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(.)y \\ \dot{y} = h(.)y - m(.)y \end{cases} \quad (3.1)$$

Les proies sont soumises à une fonction de croissance ($f(x)$) qui peut prendre différentes formes (**nundloll:tel-00850358**) et les prédateurs à une loi de mortalité ($m(.)$). L'interaction entre les deux populations se fait sous la forme des réponses fonctionnelles ($g(.)$) et numériques ($h(.)$) (**Solomon1949**). La réponse fonctionnelle (le nombre de proies tuées par prédateur et par unité de temps) peut être soit dépendante de la densité des proies mais indépendante de celle des prédateurs (courbe de Holling par exemple (**Holling1961**); soit directement dépendant de la densité de prédateur (**ARDITI1989311** ; **Beddington1975** ; **DeAngelis1975**). Ainsi, **Beddington1975** met en avant les possibles interférences entre les prédateurs (R) dans l'équation d'efficience

de recherche des proies (E) :

$$E = \frac{a}{1 + at_h N + bt_w R} \quad (3.2)$$

où a est le taux d'attaque, b , la fréquence de rencontre d'une proie, t_h le temps perdu à manipuler la proie, t_w le temps perdu entre deux proies et N le nombre de proies. La réponse numérique (l'augmentation de la population de prédateur due à la consommation de proies) peut également être représentée par trois courbes de Holling (**Holling1961**).

Ces modèles ont été largement utilisés afin de déterminer les conditions de co-existence ou d'exclusion des populations d'insectes. Ainsi, **EDMUNDS2007379** présente un modèle discret structuré en âge avec deux espèces compétitives basé sur un modèle *lpa* :

$$\begin{cases} l_{t+1} = ba_t \exp(-c_{el}l_t - c_{ea}a_t), \\ p_{t+1} = l_t(1 - \mu_l), \\ a_{t+1} = p_t \exp(-c_{pa}a_t) + a_t(1 - \mu_a) \end{cases} \quad (3.3)$$

avec l_t le nombre de larves, p_t le nombre d'individus qui ne se nourrissent pas (nymphes, pupes,...), a_t le nombre d'adultes sexuellement actifs, le paramètre b représente la natalité des larves, les paramètres μ leur mortalité et les paramètres c les taux de cannibalisme. Il met en évidence l'importance des conditions initiales dans l'existence de bassins d'attractions qui déterminent les notions de co-existence ou d'exclusion. Ce type de modélisation de la compétition des espèces a également donné lieu à la modélisation des contrôles biologiques (**MILLS1996121 ; nundloll:tel-00850358**). En effet, les contrôles biologiques sont principalement basés sur l'utilisation d'espèces prédatrice ou parasites des ravageurs afin d'en contrôler la population. Il est à souligner l'absence souvent complète d'un compartiment plante dans cette modélisation du contrôle. Découlant plus ou moins directement des relations de type Lotka-Volterra, la modélisation de type hôte-parasite est l'une des modélisations les plus répandues lorsque l'on considère les interactions plantes-insectes. Principalement basée sur des lois de Holling, elle peut intégrer plus ou moins de raffinements (toxicité, impact de la qualité nutritionnelle des plantes, intervention d'un troisième étage

trophique sous la forme de prédateurs...) mais repose la plupart du temps sur des équations globales. Par exemple, **Kang2008** décrit l'étude d'un modèle mathématique discret sur la dynamique plante-herbivore (qui est ici un insecte : la spongieuse *Lymantria dispar* L.) sur la base du système suivant, dérivé du modèle classique de Nicholson Bailey (**HORNE199153**) pour les hôtes-parasitoïdes :

$$\begin{cases} P_{n+1} &= \lambda P_n g(P_n) f(H_n) \\ H_{n+1} &= c \lambda P_n g(P_n) [1 - f(H_n)] \end{cases} \quad (3.4)$$

avec P pour la population de plantes, H pour la population d'herbivores, et $f(H_n)$ la fraction des herbivores parasités qui survit. Il met en évidence deux stratégies de contrôle (soit réduire la population de ravageur, soit augmenter le taux de croissance végétatif de la plante). **FENG2008449** et **FENG2011190** décrivent également un système plantes-insectes sous la forme hôte-parasite mais avec une réponse fonctionnelle de type Holling 2 modifiée

$$C(N) = f(N) \left(1 - \frac{Tf(N)}{M} \right). \quad (3.5)$$

Ainsi, cette nouvelle réponse fonctionnelle prend en compte un impact négatif des plantes sur les ravageurs $\left(1 - \frac{Tf(N)}{M} \right)$ qui peut dépasser l'impact positif lié à l'apport nutritif végétal lors de forts taux de toxicité. Les auteurs décrivent alors deux types de comportement face à cette toxine : soit les herbivores sont capables de réguler cet apport nocif soit ils ne le peuvent pas. Les conséquences de ces deux comportements sont étudiés dans des diagrammes de bifurcation. Ainsi, pour des taux de consommation relativement bas, l'effet toxique a tendance à augmenter les risques de cycle limite de type « paradoxe de l'enrichissement » alors qu'à fort taux de consommation, cette probabilité est diminuée. Ces études ont également été étayés par d'autres travaux (**Li2006** ; **LIU2008442**).

D'autres modèles s'appuient également sur des relations de type proie prédateur ((**ALLEN1993847**) et les références associées) mais couplent des équations complexes de type compartemental. Le modèle de **Gutierrez1985** reprend par exemple les effets des herbivores sur les différentes allocations de matière dans la plante (ici la vigne), sur la base du modèle de McKendrick von Foerster (**Kermack1927** ; **McKendrick1925**). (**ALLEN1993847** ; **ALLEN1991369**)

considèrent l'impact du foreur de sarment de la vigne (*Amphicerus bicaudatus*) sur un vignoble (l'échelle est donc ici celle de la population contrairement aux deux modèles cités précédemment).

La population de ravageurs est découpée en trois classes (selon l'impact sur le matériel végétal) tandis que les équations de type proie-prédateur sont modifiées afin de prendre en compte les spécificités de cette interaction foreur de sarment de vigne et vigne. Ce modèle est utilisé à des fins de contrôle de populations. Les équations à retard peuvent aussi être utilisées afin de modéliser les interactions entre plusieurs antagonistes. Par exemple, **SUN20141507** présentent un modèle à retard afin de mieux comprendre les invasions importantes d'insectes ravageurs. Le modèle couple une équation de réaction-diffusion des herbivores à une équation de retard représentant les réactions de défenses des plantes. Ce modèle permet de mettre en évidence une valeur seuil déterminant l'occurrence de l'invasion (**lebon:tel-01747618**).

3.5 Les modèles de simulation

La modélisation couplée se retrouve également dans les modèles de simulations. Ces modèles sont utilisés dans le cadre de l'épidémiologie ou la mise en évidence de perte de rendement chez les plantes. Ils couplent souvent des équations complexes de plantes à des équations plus globales d'insectes ou même à des modélisations d'insectes structurées en âge. Les modèles de simulations sont des modèles conçus principalement pour répondre à des questionnements précis sur des systèmes biologiques bien définis. Ils sont utilisés pour tester des scénarios de contrôle et de lutte, pour explorer certaines hypothèses difficilement testables d'un point de vue expérimental ou pas encore mises au point, ou pour l'étude de sensibilité de certains paramètres des systèmes biologiques. Ils nécessitent une bonne compréhension du système biologique ainsi que du questionnement auxquels ils se rattachent. Les modèles de simulation sont également des outils éducatifs performants.

L'association du système d'équation de Manetsch de 1976 et du modèle de flux énergétique (pool de carbone) a permis le développement des premiers modèles de simulations sur coton, pommier, niébé, vigne et manioc ([Bonato, 1995] et

les références associées). Par exemple, Bonato [1993] a développé un modèle à deux compartiment, l'un pour la plante (manioc) et l'autre pour le ravageur (acarier vert et rouge). Du point de vue de la plante, le suivi est effectué sur la dynamique de la biomasse sèche des feuilles, tiges, racines non tubérisées, tubercules et fruits, ainsi que sur le nombre de fruits et de feuilles. Du point de vue des ravageurs, seuls le nombre d'oeufs et de stades mobiles sont suivis. L'interaction se fait par détournement d'une partie des assimilats destinés à l'origine à la reproduction. Il s'agit donc ici d'un couplage complexe.

D'autres modèles de simulation ont également été développés dans le but d'intégrer les attaques de ravageurs au fonctionnement de la plante et plus particulièrement à l'élaboration du rendement. Ainsi, Aggarwal et al. [2006] ont créé InfoCrop, un modèle dynamique générique couplant une description complexe de la plante à des équations plus globales afin de répondre à cette question. Ce modèle intègre l'effet du climat, de la variété, du sol, des ravageurs et des pratiques culturales sur la dynamique des nutriments dans le sol et dans la plante. Sa structure, contenant les processus clés de la croissance des plantes et de leur interactions avec l'environnement, est basée sur le modèle Sucros et ses dérivés [van Laar and Goudrian, 1997]. Les modèles de simulation ont aussi été utilisés pour comparer différents scénarios de management des cultures [Grechi, 2008] ou de régime alimentaire des herbivores [Hutchings and Gordon, 2001].

3.6 Les modèles couplés spatialisés

L'hétérogénéité spatiale est un phénomène répandu dans le cadre de la modélisation hôte-parasite (ou proie-prédateur). Elle peut tout aussi bien prendre la forme de scénarii de parasitisme différents [Hassell, 2000], de division de l'habitat [Hanski and Ovaskainen, 2000, Lutscher et al., 2005], ou encore de processus de dispersion [Briggs and Hoopes, 2004]. Selon le processus pris en compte, il existe différents types de modélisations : les modélisations par patches [Kang and Armbruster, 2011], les modélisations de réaction-diffusion [Medvinsky et al., 2004, Zhang and Li, 2014], l'approche par méta-populations et les modèles basés sur les flux [Edelstein-Keshet, 1986, Lopes et al., 2007].

Cette dernière approches combinent le concept de méta-population et celle de la

structuration en âge des populations d'insectes. Ce type de modélisation a été utilisé, par exemple, par Lopes et al. [2007] dans un contexte d'environnement spatialement hétérogène afin de démontrer l'efficacité d'un contrôle par parasitoïdes (*Lysiphlebus testaceipes*) sur les pucerons (*Aphis gossypii*) en serre de melon. Il a également été repris par Edelstein-Keshet [1986] qui décrit la fréquence de distribution de la qualité nutritionnelle des plantes (quantité de fibres, d'azote, de composés de défense...) en fonction de la densité de ravageurs par un système d'équations différentielles. Bien que cette qualité nutritionnelle dépende fortement de l'âge physiologique de la plante, elle peut également varier lors d'une attaque d'herbivore. Par exemple, la tordeuse grise du mélèze induit une augmentation de la quantité de fibre dans les aiguilles du mélèze [Edelstein-Keshet, 1986].

Le concept de population sous la forme de patchs couplé à un phénomène de dispersion des insectes est utilisé par Kang and Armbruster [2011]. Ce travail reprend le modèle mathématique discret de Kang et al. [2008b]. Le modèle est en fait décomposé en trois étapes différentes : la croissance de la plante, la dispersion des insectes et l'attaque des insectes. Le but de cette modélisation est d'étudier les modifications engendrées par les insectes sur la dynamique globale et locale de deux patchs de plantes. En sus de ceci, un effet d'Allee est rajouté à un exemple de population de plantes afin de comprendre son influence. De la réflexion issue de cette modélisation découle des stratégies de contrôle des insectes.

Enfin, certains modèles de simulation peuvent également inclure des notions de spatialité. Ainsi, Cosmos [Vinatier et al., 2009] est un modèle stochastique, basé sur l'individu qui reproduit les mouvements locaux des adultes du charançon du bananier (*Cosmopolites sordidus*), le dépôt des oeufs par les femelles ainsi que le développement, la mortalité et l'attaque des larves. Ce modèle est principalement utilisé afin de concevoir des arrangements spatiaux des bananeraies et leur effets sur l'infestation du charançon du bananier.

3.7 Les modèles complexes

Il existe des modèles de dynamiques de populations prenant en compte des contraintes de croissance extérieures tels que le modèle de Saudreau et al. [2013] où le microclimat de la plante induit des modifications de développement de la population d'insecte. Ces travaux s'appuient sur un modèle biophysique couplant un modèle de distribution des radiations au travers de la canopée, un modèle biophysique traduisant le budget énergétique des mines et un modèle empirique représentant la température du ravageur (ici une larve mineuse). Cet ensemble de modèles permet de (i) prédire la répartition spatiale des microclimats dans la plante (un pommier) en tenant compte de l'architecture de la plante mais aussi de la structure du verger et des conditions climatiques, (ii) de prédire la température à l'intérieur des mines et (iii) de simuler le temps de développement et la survie des larves en fonction de ces microclimats. Cette modélisation permet d'étudier au final les effets de différentes pratiques telles que l'élagage sur la population d'insectes ravageurs. Un autre modèle prenant en compte une contrainte extérieure sous la forme de la disponibilité en ressource et du coefficient de maturation des larves est le modèle de De Roos et al. [2007] évoqué précédemment.

3.8 Les modèles multi-agents

3.9 Les modèles compartimentaux

Les modèles compartimentaux ont été historiquement utilisés en épidémiologie dans la description de l'évolution des maladie [Bacaer, 2011, Kermack and McKendrick, 1927, McKendrick, 1925]. Ces modèles se basent sur l'interaction entre trois compartiments, les sains (S), les infectieux (I) et ceux en rémission (R). Chaque compartiment est un groupe homogène et isotope. Cependant, cette idée de compartiments ne s'est pas restreint à la seule étude des maladie infectieuses et a été reprise dans des modélisations des dynamiques d'insectes et de plantes.

3.10 Les modèles de méta-population

Les modèles de méta-population incluent de multiples patchs de populations liés entre eux par des phénomènes de diffusion et dispersion [Hanski and Gilpin, 1991]. La méta-population peut être constituée d'une unique espèce ou de plusieurs (on peut alors parler de méta-communauté). Les questions principales de cette modélisation reposent sur la compréhension de la dynamique des différents patchs (extinction, extension,...). Le premier modèle de méta-population a été proposé par Levins [Hanski and Gilpin, 1991]. Ce modèle est basé sur la notion de présence/absence. Ainsi si $p = 1$, tous les sites sont occupés par la population, si $p = 0$ tous les sites sont vides (la population s'éteint). Le modèle prend alors la forme de :

$$\frac{dp}{dt} = \text{taux d'immigration} - \text{taux d'extinction} \quad (3.6)$$

Le taux d'immigration représente le taux auquel les sites sont colonisés par l'espèce considérée alors que le taux d'extinction représente le taux auquel les sites se vident. Le modèle de Levins s'écrit plus précisément :

$$\frac{dp}{dt} = ip(1 - p) - ep \quad (3.7)$$

où i et e sont les probabilités d'immigration et d'extinction

(lebon:tel-01747618) Dans le but d'apporter de nouvelles pistes de réflexion dans le domaine des interactions plantes-insectes, nous avons conduit trois études différentes sur la compensation chez les plantes. Dans la première, nous avons développé un modèle mathématique générique, dont l'étude a mis en évidence l'existence de paramètres seuils qui déterminent la co-existence ou non de différents types d'équilibres de compensation. La seconde étude, expérimentale, visait à tester l'hypothèse de compensation chez la tomate en réponse à la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta*. Dans notre expérience, le cultivar de tomate a présenté des tendances à la compensation pour deux niveaux d'infestation, et à la sur-compensation reproductive en cas de faible infestation. Enfin, toujours dans le cas de la tomate et *T. absoluta*, les derniers développements s'appuient sur un modèle informatique de type « Structure-Fonction ». Ce modèle a permis de tester et visualiser différentes situations (dates et positionnements de l'attaque)

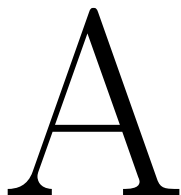
sur une représentation plus réaliste de la plante.

4

Matériel et méthodes

5

Résultats et discussions



Frequently Asked Questions

A.1 How do I change the colors of links ?

The color of links can be changed to your liking using :

```
\hypersetup{urlcolor=red}, or
```

```
\hypersetup{citecolor=green}, or
```

```
\hypersetup{allcolor=blue}.
```

If you want to completely hide the links, you can use :

```
\hypersetup{allcolors=.}, or even better :
```

```
\hypersetup{hidelinks}.
```

If you want to have obvious links in the PDF but not the printed text, use :

```
\hypersetup{colorlinks=false}.
```


Table des matières

Declaration of Authorship	iii
Résumé	ix
Remerciements	xi
Table des figures	xv
Liste des tableaux	xvii
Liste des abbréviations	xix
Symboles	xxi
1 Introduction	1
1.1 Contexte et justification	1
1.2 Objectifs de l'étude	3
1.2.1 Objectif général	3
1.2.2 Objectifs spécifiques	3
1.3 Hypothèses de travail	3
2 Revue de Littérature sur la chenille légionnaire d'automne	5
2.1 Introduction	5
2.2 Origine et historique du <i>Spodoptera frugiperda</i> (chenille légionnaire d'automne)	6
2.3 Biologie du <i>Spodoptera frugiperda</i>	7
2.4 Plantes hôtes du <i>Spodoptera frugiperda</i>	9
2.5 Distribution géographique du <i>Spodoptera frugiperda</i> en Afrique	9

2.6	Prévention et contrôle du <i>Spodoptera frugiperda</i>	11
3	Généralités sur la modélisation des insectes	13
3.1	La notion de modèle	13
3.2	Les modèles d'automate cellulaire	14
3.3	Les modèles individus centrés	15
3.4	Les modèles de type proie-prédateur et leurs dérivés	16
3.5	Les modèles de simulation	19
3.6	Les modèles couplés spatialisés	20
3.7	Les modèles complexes	22
3.8	Les modèles multi-agents	22
3.9	Les modèles compartimentaux	22
3.10	Les modèles de méta-population	23
4	Matériel et méthodes	25
5	Résultats et discussions	27
A	Frequently Asked Questions	29
A.1	How do I change the colors of links ?	29