Collège Doctoral du Languedoc-Roussillon

THÈSE

Pour obtenir le grade de

Docteur

Délivré par le

Centre international d'études supérieures en sciences agronomiques

de Montpellier

Préparée au sein de l'école doctorale SIBAGHE

Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences et Environnement

Et des unités de recherche :

UMR SYSTEM Fonctionnement et conduite des systèmes de culture tropicaux et méditerranéens

UR 106 du CIRAD Bioagresseurs : analyse et maîtrise du risque

Présentée par **Cynthia GIDOIN**

Relations entre structure du peuplement végétal et bioagresseurs dans les agroforêts à cacaoyers.

Application à trois bioagresseurs du cacaoyer : la moniliose au Costa Rica, la pourriture brune et les mirides au Cameroun.

Soutenue le 9 décembre 2013 devant le jury composé de :

Mme Claire Neema, Prof. Montpellier Supagro	Examinateur
Mme Françoise Lescourret, DR INRA	Examinateur
M. Benoît Marçais, DR INRA	Rapporteur
M. Denis Thiéry, DR INRA	Rapporteur
M. Christian Cilas, DR CIRAD	Directeur de thèse
M. Jacques Wery, Prof. Montpellier Supagro	Invité, Co-directeur de thèse
Mme Marie Ange Ngo Bieng, Chercheur CIRAD	Encadrant

Montpellier SupAgro

Collège Doctoral du Languedoc-Roussillon

THÈSE

Pour obtenir le grade de

Docteur

Délivré par le

Centre international d'études supérieures en sciences agronomiques

de Montpellier

Préparée au sein de l'école doctorale SIBAGHE

Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences et Environnement

Et des unités de recherche :

UMR SYSTEM Fonctionnement et conduite des systèmes de culture tropicaux et méditerranéens

UR 106 du CIRAD Bioagresseurs : analyse et maîtrise du risque

Présentée par **Cynthia GIDOIN**

Relations entre structure du peuplement végétal et bioagresseurs dans les agroforêts à cacaoyers.

Application à trois bioagresseurs du cacaoyer : la moniliose au Costa Rica, la pourriture brune et les mirides au Cameroun.

Soutenue le 9 décembre 2013 devant le jury composé de :

Mme Claire Neema, Prof. Montpellier Supagro	Examinateur
Mme Françoise Lescourret, DR INRA	Examinateur
M. Benoît Marçais, DR INRA	Rapporteur
M. Denis Thiéry, DR INRA	Rapporteur
M. Christian Cilas, DR CIRAD	Directeur de thèse
M. Jacques Wery, Prof. Montpellier Supagro	Invité, Co-directeur de thèse
Mme Marie Ange Ngo Bieng, Chercheur CIRAD	Encadrant

Montpellier SupAgro

Résumé

Une voie agroécologique pour améliorer la fourniture des services écosystémiques dans les agroécosystèmes est d'associer plusieurs espèces végétales au sein d'une même parcelle. Dans ce contexte, les agroforêts tropicales, caractérisées par une forte diversité végétale, sont un modèle d'étude d'intérêt croissant.

Dans ce travail qui porte sur le service de régulation des bioagresseurs, notre hypothèse est que la structure des agroforêts influence la régulation naturelle des bioagresseurs de la culture principale. La composition en plante hôte de l'agroforêt est susceptible d'influencer les bioagresseurs *via* les variations de la ressource. La structure spatiale de la végétation est susceptible d'influencer les bioagresseurs *via* les variations des conditions microclimatiques. Enfin, les variations de la ressource et du microclimat ne sont pas des mécanismes indépendants puisqu'un microclimat favorable à la croissance de la plante hôte du bioagresseur peut augmenter la quantité des tissus sensibles et donc la ressource pour ce bioagresseur. Pourtant, l'importance relative de l'effet de la composition et de la structure spatiale de la végétation des agroforêts sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs a rarement été étudiée.

Les objectifs de ce travail de thèse sont (1) de caractériser la composition et la structure spatiale des peuplements végétaux d'agroforêts à cacaoyers et (2) de quantifier leurs interactions avec l'intensité d'attaque de biogresseurs du cacaoyer. Ce travail est appliqué à trois bioagresseurs du cacaoyer : au Costa Rica, la moniliose sur un réseau de parcelles installé dans la région de Talamanca ; au Cameroun, la pourriture brune des cabosses et les mirides sur un réseau de parcelles installé dans la région Centre.

Premièrement, nous avons caractérisé la composition et la structure spatiale de la végétation des agroforêts à cacaoyers du Costa Rica et du Cameroun. Au Costa Rica, nous avons identifié une diversité de structure spatiale des arbres forestiers entre parcelles, allant de l'agrégation à la régularité ce qui semble indiquer un gradient croissant de gestion entre ces parcelles. Au Cameroun, nous avons également observé une diversité de structure spatiale entre peuplement d'une même parcelle. En effet, les arbres forestiers sont aléatoirement distribués ou agrégés alors que les arbres fruitiers sont aléatoirement ou régulièrement distribués à l'échelle de la parcelle ce qui semble indiquer une différence d'intensité de gestion entre ces deux peuplements.

Deuxièmement, nous avons hiérarchisé les caractéristiques de composition en hôte, de quantité de tissus sensibles et de structure spatiale de la végétation des agroforêts qui influencent l'intensité (i) de la moniliose (ii) de la pourriture brune et (iii) des mirides. L'intensité de la moniliose et la densité en mirides diminuent lorsque les quantités de tissus sensibles diminuent et lorsque les arbres forestiers sont aléatoirement ou régulièrement distribués plutôt qu'agrégés ou en faible densité à l'échelle de la parcelle. D'autre part, l'intensité de la moniliose diminue lorsque la densité en cacaoyers augmente et l'intensité de la pourriture brune diminue lorsque l'abondance en cacaoyers augmente, ces résultats étant contraires aux hypothèses de diminution et de dilution de la ressource. Globalement, nos résultats indiquent donc que les variations de la ressource liées aux variations de la composition en hôte ne sont pas le principal effet qui explique la présence des bioagresseurs dans les agroforêts complexes. La structure spatiale des arbres d'ombrage, encore jamais décrite à notre niveau de précision, joue un rôle déterminant et son optimisation pourrait être un moyen de lutte agroécologique contre la moniliose et les mirides du cacaoyer.

Dans le cadre de l'agroécologie, ce travail nous a permis d'améliorer notre compréhension des mécanismes écologiques impliqués dans la régulation des bioagresseurs du cacaoyer à l'échelle de la parcelle et ouvre des perspectives pour leur gestion agroécologique.

Abstract

An agroecological way to improve the provision of ecosystem services in agroecosystems consists in combining several plant species in the same plot. In this context, tropical agroforests, characterized by high plant diversity, are subject of an increasing interest.
This work focuses on natural pest and disease regulation service in complex agroecosystems. Our hypothesis was that complex agroforest structures (composition and spatial structure) influence pest and disease attack intensity of the main crop. Host composition in agroforest has an impact on pest and disease due to resource dilution or amplification. Plant spatial structure (vertical and horizontal) in agroforest has an impact on pest and disease through its impact on microclimatic variations. Moreover, resource and microclimatic variations interact under natural condition. Indeed, microclimatic variations can affect the vegetative growth of the host plant and thereby the amount of resource for pest and disease. However, the relative importance of host composition effects on pest and disease intensity due to resource dilution or amplification, and plant spatial structure effects due to microclimatic variations, is still unknown.
Our objectives were (1) to characterize plant composition and spatial structure in cacao agroforests and (2) to quantify their interactions with pest and disease attack intensity on a plot scale. The study was conducted on two cacao diseases and one pest chosen for their contrasting spread and development characteristics : in Costa Rica, Frosty Pod Rot (FPR) intensity was studied in cacao agroforests in the Talamanca region ; in Cameroon, Black Pod (BP) intensity and mirid density were studied in cacao agroforests in the Centre region.
Firstly, we characterized host composition and shade tree spatial structure in cacao agroforests. In Costa Rica, a diversity of forest tree spatial structures was identified ranging from significant aggregation to significant regularity depending on agroforest plots probably due to a management intensity gradient between plots. In Cameroon, we also identified a diversity of spatial structure between stands of the same plot. Indeed, forest trees are randomly distributed or aggregated while fruit trees are randomly or regularly distributed across the plot which suggests a difference in management intensity between these two stands.
Secondly, we identified and classified host composition, amount of sensitive tissue and spatial structure characteristics of the associated plants, according to their explanatory power in explaining FPR intensity, BP intensity and mirid density in cacao agroforests. FPR intensity and mirid density decrease with a decreasing in sensitive tissues amounts and when forest trees are regularly or randomly distributed rather than aggregated or in low density at the plot scale. In another hand, FPR intensity decreases with an increasing in cacao tree density and BP intensity decreases with an increasing in cacao tree abundance which is in contrast to the resource dilution assumption. Overall, our results showed that the amount of sensitive tissue rather than the host composition variables explained the increase in pest and disease in complex agroecosystems. Moreover, the spatial structure of forest trees, never described in our level of accuracy, was a crucial characteristic of agroforests in explaining pest and disease regulation. Spatial structure optimization could be a way of agroecological management of FPR intensity and mirid density in cacao agroforests.
In the context of agroecology, this work improves our understanding of ecological mechanisms involved in natural pest and disease regulation in cacao agroforests on a plot scale and opens prospects for their agroecological management.

Cette thèse a déjà deux marraines et un parrain
qui m'ont apporté leur soutien au quotidien. Merci de tout cœur :
à Cindy - ma moitié
à Marianne - mon amie
et à Gabriel - mon amour.

Je dédie également cette thèse à ma famille
pour son soutien tout au long de mes études :
à Maman - mon modèle
à Papa - mon soutien
et à Cyrielle, mon inspiration.

LE VOYAGE

Partout on s'emmène soi-même. Alors partir sans vouloir un ailleurs. Partir pour se retrouver. Dans le silence, dans l'espace. Juste au-dessus du temps, juste au-delà des peines. Partir sans oublier. Pour regarder de plus haut, faire semblant de se laisser aller au vent. Pour inventer le sens du fil qui nous attache.

FRAGILES.

Philippe et Martine Delerm.

Remerciements

Cette thèse a été effectuée au sein de l'UMR System - Fonctionnement et conduite des systèmes de culture tropicaux et méditerranéens – située au Centre international d'études supérieures en sciences agronomiques, et de l'UR106 - Bioagresseurs : analyse et maîtrise du risque – du CIRAD.

Mes premiers remerciements vont tout naturellement à Marie Ange Ngo Bieng, chercheur CIRAD à l'UMR System, mon encadrante de thèse, car il est difficile de rêver un meilleur encadrement et pour ceci je te remercie de tout mon cœur. La liste serait trop longue mais merci pour ta disponibilité, ton investissement, ton énergie, ta confiance et ton optimisme à tout épreuve auprès duquel je venais souvent me rassurer. Merci de m'avoir sans réserve apporté ton savoir scientifique et ton expérience de la recherche. Merci pour ton humour qui a su transformer les moments difficiles de terrain ou d'écriture en excellents souvenirs. Enfin, puisqu'en plus d'être une expérience professionnelle des plus enrichissantes, la thèse est aussi une aventure humaine, merci de m'avoir également laissée te connaître en tant qu'amie, tu es une personne formidable.

Cette thèse a été réalisée sous la direction de Christian Cilas - Directeur de recherche CIRAD à l'UR 106 et la co-direction de Jacques Wery, professeur Montpellier Supagro à l'UMR System. Je tiens à vous remercier pour la confiance que vous m'avez accordée tout au long du projet de thèse et pour l'autonomie dont j'ai pu disposer. Vos connaissances et leur complémentarité m'ont souvent ouvert les yeux et ont su enrichir le projet de thèse.

Je remercie également monsieur Denis Thiéry – Directeur de recherche INRA à l'UMR SAVE de Bordeaux et monsieur Benoît Marçais – Directeur de recherche INRA à l'UMR IAM de Nancy, pour avoir accepté d'être rapporteurs et membres de la Commission d'Examen de cette thèse. Je remercie madame Claire Neema, Professeur Montpellier Supagro à l'UMR BGPI, qui a présidé mon jury de thèse et madame Françoise Lescourret – directeur de recherche INRA à l'UMR PSH en Avignon, pour avoir accepté d'être examinatrice de ce travail dans la Commission d'Examen.

Cette thèse a fait l'objet de nombreuses collaborations et j'exprime mes plus vifs remerciements à mes co-auteurs qui m'ont accordé beaucoup de leur temps et de leur savoir. Ainsi, je remercie sincèrement Jacques Avelino – Chercheur CIRAD à l'UR 106 et Olivier Deheuvels – Chercheur CIRAD à l'UMR System, pour m'avoir fait partager leurs expertises sur les systèmes agroforestiers du Costa Rica et la moniliose du cacaoyer, et pour leur aide à la construction et à l'écriture de mon premier article scientifique, l'article « Costa-Rica ». De la même façon, je remercie sincèrement Leïla Bagny Beilhé, Régis Babin et Martijn ten Hoopen – Chercheurs CIRAD à l'UR 106, pour m'avoir fait partager leurs expertises sur les systèmes agroforestiers du Cameroun, les mirides du cacaoyer et la pourriture brune de la cabosse et pour leur aide à la construction et à l'écriture de mon second article, l'article « Cameroun ». Pour vous, comme pour moi, il a parfois été difficile et frustrant de travailler à distance sur ces articles. Je vous remercie donc très sincèrement pour votre patience, votre indulgence et je vous remercie d'avoir toujours été là, malgré tout, pour améliorer les articles.

Pour réaliser cette thèse, de nombreuses missions de terrain ont été réalisées au Costa Rica et au Cameroun. J'ai eu la chance d'être accompagnée dans leur préparation et leur réalisation par des experts des agroécosystèmes et des bioagresseurs que je partais étudier.

Pour le Costa Rica, un grand merci à Christian Cilas et Jacques Avelino pour m'avoir fait visiter ce beau pays et merci à Olivier Deheuvels et Marie Ange Ngo Bieng pour m'avoir aidé à la préparation et au recueil des données sur le terrain. Je tiens également à remercier monsieur Ignacio Rodriguez Arias, monsieur Melvin Iglesias et monsieur Elvis Pitar pour leur aide sur le terrain, leur bonne humeur et nos nombreuses discussions sous les feuilles de bananier en attendant que la pluie cesse. Merci à la famille d'Ignacio pour leur hébergement et les gaillo pinto qui nous donnaient la force de retourner travailler.
Pour le Cameroun, un énorme merci à Régis Babin et Marie Ange Ngo Bieng qui ont été déterminants dans la préparation de ma première mission au Cameroun et pour leur investissement et leur énergie à couper le souffle sur le terrain. Merci à Leïla Bagny Beilhé pour son aide au laboratoire et sur le terrain et à Martijn ten Hoopen pour son aide logistique et sur le terrain. Le « terrain Cameroun » a mobilisé de nombreux travailleurs sans qui je n'aurais pas pu acquérir toutes ces données. Un grand merci à Marcus, Edgard, Michel dit Papy, Honoré, Valentin, Maurice, Léopold, Essomo, Benoît, Joseph, Sandrine, Yédé, Marie,Thérèse, etc. Je tiens également à remercier très sincèrement Eric et Marina Manga et Marie Ngono Bienk et Michel Alain Bieng pour m'avoir accueillie chez eux et m'avoir donné l'impression d'être de la famille. Merci pour votre gentillesse, votre joie de vivre et tous ces merveilleux moments passés en votre compagnie. Marie, merci également pour tes remèdes et ton attention qui ont su me remettre sur pieds dans les moments les plus difficiles de mes missions.
Je tiens également à remercier sincèrement les planteurs du Costa Rica et du Cameroun pour leur accueil dans leurs parcelles, et parfois même chez eux, sans qui ce travail n'aurait pas été réalisable. En particulier, un grand merci à Jean-Pierre Ebene pour m'avoir ouvert sa porte et m'avoir fait goûter une splendide recette de Porc-épic.

Je souhaiterais maintenant remercier mes collègues de bureau qui ont eu à me supporter jour après jour au cours de cette thèse. Les inconditionnels qui m'ont suivie du début à la fin : merci à Aurélie Querné et Nicolas Guilpart. Vous avez été le subtil mélange de stress et de calme qu'il faut pour faire de la salle des thésards un environnement de travail et de détente que je ne suis pas prête d'oublier. Il était toujours possible de parler de sciences et de nos doutes. Au moment les plus difficiles vous étiez toujours là pour aller prendre l'air, m'apporter un verre d'eau ou lancer l'incontournable double rainbow ! Bref, j'ai été ravie de faire ce bout de chemin avec vous et je n'ai qu'un seul regret : celui de ne pas avoir pu vous accompagner, vous, jusqu'au bout ! Merci également à Hélène, Grégoire et Louise pour m'avoir montré le chemin ! Et bienvenue à Oswaldo, Yosser, et à tous les autres qui viendront peupler ce formidable lieu d'interactions… non trophiques !

Merci également à tous les collègues de l'UMR System et de l'UR106 avec qui il était toujours enrichissant d'avoir des discussions de couloir, autour d'un café ou d'une rambarde. Merci donc à Sébastien, Aurélie Metay, Anne, Clémentine, Bruno, Nathalie, Jérémy, Yasmine, Nicolas Bertand, Manu, Jessica, Quentin, Christian, Patrick, Carole, Vivianne, Lydie, Bénédicte, Alain, Clément, Jeff, Yvan, Fabienne, Bernard, Claudie, Olivier, Eunice, Natacha, Frédéric, etc. Merci aussi à mes stagiaires Jérémie Balagne et Quentin Rougelot pour leur enthousiasme et leur travail.

Je tiens également à remercier mes ami(e)s du master FENEC. Merci à Merryl, Raja et France, je suis ravie que notre petit groupe ait tenu le coup malgré la distance et le travail… Merci pour votre fraicheur revigorante ! Merci à Mathieu, Arthur, Marek, Jérôme, Sidonie, Simon… avec qui il est toujours enrichissant et amusant de discuter.

Un grand merci aussi à Isabelle Clautrier, ma professeur de Tai Chi de l'école du Tao, qui au cours des trois dernières années m'a appris à mieux me connaître et à lâcher prise.

Je souhaite également remercier ma famille. Merci à toi maman. Tu es mon modèle de courage, de force et d'intelligence de la vie. J'ai de la chance d'avoir débuté avec un si bon modèle, merci pour tout. Merci à toi papa. Nous avons eu nos divergences d'opinion, il en faut pour se forger une personnalité. Malgré tout, j'ai toujours pu compter sur ton soutien vis-à-vis de mon autonomie, de mon émancipation et de mes études, bref, merci d'avoir été là pour moi. Ma Yel, tu as ouvert la voie des études dans la famille, tu vois je l'ai suivie. Tu nous as appris à avoir confiance en nous. Tu nous as toujours fait sentir que l'on pouvait compter sur toi et il n'y a rien de plus important. Merci grande sœur. Merci aussi à Rémy qui m'a fait rater mon entrée en tant que première Docteur de la famille, sincèrement merci ! Cindy, dans quelle catégorie te remercier ? Famille, amie, collègue de travail… tu pourrais apparaître partout ! Les mots ne peuvent que me manquer pour te remercier, après tout c'est toi la poète de la famille. Puisque c'est toi qui a écrit les plus beaux textes que je connaisse, je ne ferai que te plagier : « … car elles se font de la lumière sans jamais se faire une ombre, car ensemble elles sont seules sans solitude, car seules elles sont si fragiles et ensemble si fortes… », car rien ne me remplit plus de fierté que d'être ta sœur jumelle. Merci pour tout. Merci aussi à ton Gabriel… et oui, tu fais ton apparition dans le paragraphe famille ! Mais on te retrouvera plus tard.

Merci aux « colocs» et à la squatteuse : Cindy, Marianne, Gaby, Gaboche, Pierre et Aude pour tous ces week-ends passés ensemble et qui m'ont donné de l'énergie autant qu'ils m'ont épuisée.
Marianne et Aude : une combinaison gagnante ! Merci pour votre amitié, votre soutien, votre humour et votre générosité. Je suis extrêmement fière de vous et de notre amitié. Gaby et Didy, c'est génial de pouvoir à la fois vous considérer de la famille et en tant qu'ami. Je suis ravie de vous avoir auprès de moi en toutes occasions ! A tous les quatre, merci pour votre spontanéité et votre joie de vivre communicative.

Pierro… merci ! Pour la vanne j'ai voulu faire un paragraphe de ces deux simples mots mais ça n'aurait pas rendu justice à tous ces bons moments passés ensemble. Merci pour ton regard exigeant et nos discussions enrichissantes. Dommage que tu ne veuilles travailler que sur les poissons, sinon tu aurais été un collègue, en plus d'un ami, des plus appréciables !

Lucile, merci d'avoir été là dans les moments difficile et d'avoir su créer les moments de joie. Tu es une perle ! Je sais que nous aurons encore de très nombreux cafés philosophiques chez Lulu et ça me rassure et me remplit de bonheur.

Merci aux amis de toujours : Lise, Camille, Henry, Tristan, Elise, Sacha, Renan qui sont trop importants pour moi pour que je ne les cite pas bien que l'on ne se voit pas aussi souvent que je le souhaiterais.

Enfin, le dernier paragraphe est pour toi mon amour. Merci Gabriel pour ta patience. Te retrouver chaque jour m'apportait un réconfort essentiel et si j'ai mené à bien ce travail c'est beaucoup grâce à toi. Merci pour ton humour qui fait oublier les petits maux de la vie. Merci, pour ton amour et sois certain du mien.

Table des matières

Introduction **16**

Les nouveaux enjeux de l'agriculture 16
L'agroécologie une stratégie pour répondre à ces nouveaux enjeux 16
L'agroforêts, un modèle pour la régulation naturelle des biogresseurs ? 16
Objectif de la thèse 16

1 Structure végétale et bioagresseurs **23**

1.1 La structure végétale des agroforêts 23
1.1.1 La notion de structure végétale 23
1.1.2 Structure des agroforêts 25
1.1.3 Conclusion 29
1.2 Structure végétale et régulation des bioagresseurs 30
1.2.1 Un cadre théorique 30
1.2.2 L'effet biologique : rôle de la composition végétale 31
1.2.3 L'effet physique : rôle de la structure spatiale des végétaux 35
1.2.4 Conclusion 39
1.3 Des mécanismes dépendants des bioagresseurs 40
1.3.1 Caractéristiques des bioagresseurs et variation de la ressource . . . 40
1.3.2 Caractéristiques des bioagresseurs et variations microclimatiques . . 41
1.3.3 Conclusion 42
1.4 Objectif et modèles d'étude 43
1.4.1 Objectif 43
1.4.2 Le cacaoyer 43
1.4.3 La moniliose du cacaoyer 48
1.4.4 La pourriture brune du cacaoyer 50
1.4.5 Les mirides du cacaoyer 53
1.4.6 Conclusion 55

1.5 Axes de recherche, questions et hypothèses 56
1.5.1 Diversité de structure horizontale des arbres des agroforêts à cacaoyers du Costa Rica et lien avec la diversité spécifique végétale et les quantités de cabosses produites et attaquées par la moniliose . . 56
1.5.2 Relations entre la composition en hôte, la quantité de tissus sensibles, la structure spatiale de la végétation et l'intensité d'attaque de la moniliose en agroforêt à cacaoyers. 57
1.5.3 Relations entre la composition en hôte, la quantité de tissus sensibles, la structure spatiale de la végétation et les bioagresseurs du cacaoyer en agroforêt du Cameroun 59

2 Méthodologie générale 61
2.1 Dispositifs de recherche et acquisition des données 61
2.1.1 Le dispositif du Costa Rica 61
2.1.2 Le dispositif du Cameroun 66
2.2 Caractérisation de la structure des agroforêts 70
2.2.1 Composition de la végétation 70
2.2.2 Structure verticale de la végétation 72
2.2.3 Structure horizontale de la végétation 73
2.3 Caractérisation de la présence des bioagresseurs 78
2.3.1 Intensité de la moniliose et de la pourriture brune 78
2.3.2 Densité de mirides 82
2.4 Caractérisation de la quantité de tissus sensibles 83
2.4.1 Évaluation de la production de chérelles et cabosses 83
2.4.2 Évaluation de la quantité de flushes 84
2.5 Analyses statistiques 85
2.5.1 Effet année 85
2.5.2 Effet de l'auto-corrélation spatiale 85
2.5.3 Partition hiérarchique 85

3 Diversity and spatial clustering of shade trees affect cacao yield and pathogen pressure in Costa Rican agroforests 87
3.1 Abstract 87
3.2 Introduction 88
3.3 Materials and Methods 89
3.3.1 Study site and data collection 89
3.3.2 Analysis of spatial structure 90
3.3.3 Shade tree species richness and cacao yield 93
3.4 Results 94

3.4.1 A typology of spatial structure based on the spatial organisation of shade trees . . . 94
3.4.2 Shade tree species richness . . . 94
3.4.3 Cacao yield . . . 94
3.5 Discussion . . . 95
3.5.1 Spatial structure and shade tree species richness . . . 95
3.5.2 Spatial structure and management . . . 96
3.5.3 Spatial structure and cacao yield . . . 97
3.6 Acknowledgements . . . 98

4 Shade tree spatial structure and pod production explain frosty pod rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica. 99
4.1 Abstract . . . 99
4.2 Introduction . . . 100
4.3 Materials and Methods . . . 101
4.3.1 Study site and plot sampling . . . 101
4.3.2 Frosty pod rot intensity . . . 102
4.3.3 Variables related to the vegetation structure of the studied agroforests 102
4.3.4 Statistical analyses . . . 104
4.4 Results . . . 106
4.4.1 Independent and joint contributions of variables on disease intensity explanation. . . . 106
4.4.2 Host composition variables affecting disease intensity . . . 108
4.4.3 Plant spatial structure variables affecting disease intensity . . . 108
4.4.4 Relative importance of host composition and plant spatial structure variables . . . 109
4.5 Discussion . . . 109
4.6 Acknowledgements . . . 112

5 Shade tree spatial structure, sensitive tissue availability and host composition explain mirid density or black pod intensity in cacao agroforests, in Cameroon. 113
5.1 Introduction . . . 114
5.2 Materials and methods . . . 116
5.2.1 Study site and sampling plots . . . 116
5.2.2 Characterization of vegetation structure . . . 116
5.2.3 Pest and disease assessment . . . 118
5.2.4 Assessment of sensitive tissue availability . . . 119
5.2.5 Statistical models . . . 120
5.3 Results . . . 122

5.3.1 Vegetation composition and spatial structure . . . 122
5.3.2 Factors affecting mirid density . . . 124
5.3.3 Factors affecting black pod intensity . . . 124
5.4 Discussion . . . 127
5.4.1 Diversity of vegetation structure . . . 127
5.4.2 Shade tree spatial structure and sensitive tissue availability impact mirid density . . . 128
5.4.3 Host composition impact Black Pod Intensity . . . 130
5.4.4 Implications for the joint management of mirids and black pod disease in cacao agroforests . . . 131
5.5 Acknoledgements . . . 131

6 Discussion générale **133**
6.1 Diversité de structure horizontale de la végétation . . . 133
6.2 Variations de structure végétale et bioagresseurs . . . 139
6.2.1 Les mécanismes liés à la ressource . . . 139
6.2.2 Les mécanismes liés au microclimat . . . 144
6.3 Perspectives . . . 148
6.3.1 Structure spatiale et microclimat . . . 148
6.3.2 Ennemis naturels et vecteurs des bioagresseurs . . . 148
6.3.3 L'échelle spatiale considérée . . . 150
6.3.4 La modélisation pour aller plus loin . . . 153
6.4 Conclusion générale . . . 154

Bibliographie **157**

A Annexe **173**

B Annexe **175**

C Annexe **179**
C.1 Au Costa Rica . . . 179
C.2 Au Cameroun . . . 182

D Annexe **185**

Introduction

Les nouveaux enjeux de l'agriculture

Après la seconde guerre mondiale, le développement de l'agriculture avait pour principal objectif d'assurer la sécurité alimentaire des sociétés par la production intensive de denrées alimentaires. Cet objectif a conduit à l'utilisation intensive d'intrants chimiques pour fertiliser les cultures et les protéger contre les bioagresseurs. Afin de faciliter l'application d'intrants et la mécanisation du travail au champ, le champ cultivé a généralement été simplifié en champ mono-spécifique à structure régulière et homogène. Ce modèle d'agriculture dit intensif a permis l'augmentation considérable de la production agricole. Cependant, le bilan écologique est lourd ; la contamination des réservoirs (eau, air, sol) par les engrais et les pesticides chimiques, la dépendance aux énergies fossiles elles-mêmes polluantes, l'érosion et l'appauvrissement des sols, pour ne citer que quelques exemples, rendent ce modèle d'agriculture non durable (Tilman et al., 2002)

Afin de lutter contre les bioagresseurs des cultures, c'est-à-dire l'ensemble des ravageurs et des maladies des cultures, l'une des méthodes privilégiées au cours du développement de l'agriculture dite intensive fut l'utilisation de pesticides chimiques (Schreinemachers and Tipraqsa, 2012). L'utilisation de pesticides a des avantages indéniables puisque c'est actuellement encore le seul moyen de lutte efficace contre certains bioagresseurs. Cependant, les risques associés à leur utilisation sont nombreux tant pour l'environnement que pour la santé humaine (Eddleston et al., 2002). De plus, l'apparition de résistances de bioagresseurs à certains pesticides chimiques réduit fortement l'efficacité et la durabilité de ce moyen de lutte (Leibee and Capinera, 1995). Enfin, avec la destruction d'organismes non visés tels que les auxiliaires de culture, l'utilisation des pesticides chimiques a dégradé le service écosystémique de régulation des bioagresseurs, i.e. la régulation naturelle des bioagresseurs par les écosystèmes (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

La conversion du modèle d'agriculture intensif vers un nouveau modèle d'agriculture durable, intégrant le développement de moyens efficaces de luttes contre les bioagresseurs durables et respectueux de l'environnement, a été reconnue comme un enjeu majeur par les institutions politiques et scientifiques (Rio 1992, IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change, Millenium Ecosystem Assessment, IOBC - International Organisation for Biological and Integrated Control, Grenelle de l'environnement).

L'agroécologie et les agroforêts pour une agriculture durable

L'agroécologie est une discipline à l'interface entre l'agronomie et l'écologie ayant vu le jour afin de rechercher des pratiques durables pour l'agriculture (Altieri, 2002). La stratégie de l'agroécologie consiste à s'appuyer sur les processus écologiques d'intérêt au sein des agroécosystèmes afin de maximiser productivité et durabilité en réduisant le recours aux intrants chimiques (Tassin, 2011). L'une des méthodes proposées par l'agroécologie est de s'inspirer des écosystèmes naturels. L'hypothèse sous-jacente est qu'un écosystème naturel est le fruit d'une adaptation des communautés animales et végétales à un environnement donné et donc à des contraintes biotiques et abiotiques précises fournissant ainsi un modèle de durabilité pour la conception des agroécosystèmes de cette région (Dawson and Fry, 1998; Malezieux, 2012). Parmi les caractéristiques des écosystèmes naturels, on suppose que la diversité spécifique joue un rôle clé dans la durabilité et la multi-fonctionnalité de ces écosystèmes (Altieri, 2002; Malezieux et al., 2009). Ainsi, une augmentation de la diversité végétale des agroécosystèmes est supposée améliorer la fourniture de nombreux services écosystémiques tels que la régulation des bioagresseurs (Ratnadass et al., 2012).

Dans la zone tropicale humide, l'écosystème est soumis à de faibles contraintes abiotiques mais à des contraintes biotiques très fortes du fait de la grande biodiversité pouvant s'installer dans cette zone propice à la vie. Il est donc particulièrement intéressant d'imiter les écosystèmes naturels dans la zone tropicale plutôt que d'imposer une simplicité à des écosystèmes intrinsèquement complexes (Ewel, 1999). Les agriculteurs des zones tropicales ont d'ailleurs depuis toujours appliqué ce principe au sein d'agroécosystèmes traditionnels appelés agroforêts. On définit une agroforêt comme une association de cultures et de ligneux dans un mélange à forte biodiversité, multi-strate et de structure semblable aux forêts (Torquebiau, 2007). Structurellement et fonctionnellement, l'agroforêt est probablement l'agroécosystème le plus proche des écosystèmes naturels (Schroth et al., 2004). Cette proximité avec les forêts en fait un modèle pour l'étude des processus écologiques des forêts tropicales difficiles à isoler dans les forêts naturelles (Perfecto and Vandermeer, 2008). L'un des arguments pour utiliser l'agroforêt comme modèle en écologie tropicale

est que l'agroforêt est un modèle simplifié des forêts naturelles, puisque les agroforêts sont plus ou moins gérées pour la production de biens. Les agroforêts sont simplifiées en termes de composition et de structure spatiale du peuplement végétal par rapport aux forêts naturelles. A l'inverse, les agroforêts sont également étudiées comme modèle complexe des agroécosystèmes tropicaux. En comparaison aux monocultures ou aux agroécosystèmes plurispécifiques à faible diversité spécifique, les agroforêts sont caractérisées par une composition et une structure spatiale de la végétation plus complexes (Malezieux et al., 2009). De par l'aspect intermédiaire de sa structure de végétation située au carrefour entre les systèmes agricoles et naturels, l'agroforêt est un modèle d'étude tant en agronomie qu'en écologie et donc un modèle d'étude privilégié en agroécologie.

Pourtant, la structure complexe de la végétation des agroforêts a encore été peu et que partiellement décrite. De plus, si l'on suppose que la complexité de structure de la végétation des agroforêts supporte de nombreux services écosystémiques tels que la régulation naturelle des bioagresseurs, les études et les données vérifiant cette hypothèse sont encore peu nombreuses.

Structure de la végétation et bioagresseurs

La grande vulnérabilité des agroécosystèmes monospécifiques aux dommages causés par les bioagresseurs est classiquement attribuée à la présence en grande quantité et de façon uniforme de la ressource pour les bioagresseurs. Il est admis que l'introduction d'une biodiversité végétale permet de diluer la ressource du bioagresseur et donc de diminuer sa présence et ses dégâts (Mitchell et al., 2002). Cet effet de dilution de la ressource est principalement vérifié dans le cas des bioagresseurs spécialistes de leur plante hôte. En effet, dans le cas des bioagresseurs généralistes, une augmentation de la diversité spécifique végétale peut conduire à l'introduction d'une plante hôte alternative pour le bioagresseur et ainsi augmenter sa présence en lui procurant une ressource additionnelle (Haas et al., 2011). L'augmentation de la diversité végétale peut également conduire à l'introduction d'une plante hôte pour des ennemis naturels des bioagresseurs et ainsi diminuer la présence des bioagresseurs par augmentation de la pression de prédation. La régulation des bioagresseurs *via* la manipulation de la composition végétale de l'agroécosystème a ainsi fait l'objet de nombreuses études (Knops et al., 1999; Schmidt and Ostfeld, 2001; Moore and Borer, 2012; Plath et al., 2012). Pour autant, la composition végétale n'est pas la seule caractéristique de structure des peuplements végétaux qui varie en fonction de la diversité végétale.

L'une des principales caractéristiques des agroécosystèmes plurispécifiques est la grande diversité de structure spatiale pouvant être adoptée par le peuplement végétal (Malezieux

et al., 2009). Cette diversité de structure spatiale végétale peut affecter le bioagresseur principalement par le mécanisme d'altération microclimatique (Ratnadass et al., 2012). L'un des exemples les plus nets de l'effet de la structure spatiale de la végétation sur la régulation des bioagresseurs est la stratification verticale de la végétation dans les systèmes agroforestiers. Cette stratification crée un microclimat sous canopée susceptible d'influencer directement le bioagresseur, en fonction de ses exigences climatiques, mais aussi indirectement par son impact sur la croissance de la culture et donc de la ressource pour le bioagresseur (Schroth et al., 2000; Avelino et al., 2012). L'effet de la diversité de structures horizontales (régulière, aléatoire ou agrégée) de la végétation des systèmes agroforestiers sur le microclimat et la présence de bioagresseurs a en revanche été moins étudié, et n'a même encore jamais été décrit dans les systèmes agroforestiers les plus complexes (Deheuvels, 2011). Pourtant, dans les agroforêts où la régénération des végétaux est à la fois soumise à la régénération naturelle et aux pratiques de l'agriculteur, on peut s'attendre à une grande diversité de structures horizontales des peuplements associés à la culture (Schroth et al., 2004). De plus, le rôle de la structure horizontale des peuplements végétaux dans la biodiversité, le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes forestiers ont depuis longtemps été mis en évidence. En particulier, l'agrégation des arbres crée des niches écologiques qui augmentent la biodiversité des écosystèmes (Barot, 2004). La création de ces niches écologiques peut entraîner l'installation des bioagresseurs et/ou de leurs ennemis naturels au sein de la parcelle. Il est alors difficile de prévoir l'effet net sur la régulation des bioagresseurs d'une diversité de structures horizontales de la végétation des agroforêts.

Ainsi, il apparaît que l'étude de l'impact de la composition mais aussi de la structure spatiale verticale et horizontale de la végétation des agroforêts sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs pourrait permettre une meilleure compréhension des mécanismes de régulation naturelle des bioagresseurs dans ces agroécosystèmes complexes.

Objectif de la thèse

L'objectif de ce travail de thèse est de décrire et de quantifier les interactions entre (i) la composition et la structure spatiale des peuplements végétaux d'agroforêts et (ii) l'intensité d'attaque de bioagresseurs de la culture principale [1] à l'échelle de la parcelle. Ce travail sera appliqué aux agroforêts à cacaoyers du Costa Rica et du Cameroun et à trois bioagresseurs du cacaoyer choisis pour leur variabilité de mode de dissémination et d'exigences microclimatiques : la moniliose (*Moniliophthora roreri*) au Costa Rica, la pourriture brune (*Phytophthora megakarya*) et les mirides (*Sahlbergella singularis*) au Cameroun.

1. considérée ici comme la culture qui procure le revenu principal pour l'agriculteur

Dans un premier temps, nous ferons l'état des connaissances sur la structure végétale des agroforêts et sur les principaux mécanismes liant structure végétale et bioagresseurs dans les agroforêts : les altérations de la ressource et du microclimat. Nous aboutirons ainsi à un ensemble de questions de recherche auxquelles nous nous proposons de répondre dans ce travail de thèse (Chapitre 1). Nous présenterons la méthodologie générale suivie afin de caractériser la structure de la végétation des agroforêts à cacaoyers et l'intensité d'attaque des trois bioagresseurs étudiés à l'échelle de la parcelle, ainsi que la stratégie statistique employée pour étudier leurs interactions (Chapitre 2). Nos résultats seront présentés dans trois chapitres. La diversité de structure horizontale des arbres des agroforêts à cacaoyers du Costa Rica est décrite dans le Chapitre 3. Les effets des variations de composition et de structure spatiale de la végétation sur l'intensité de la moniliose dans les agroforêts du Costa Rica sont identifiés dans le Chapitre 4. Enfin, le Chapitre 5 comporte une description de la structure des agroforêts à cacaoyers du Cameroun et les résultats des relations entre structure de la végétation et les mirides du cacaoyer et la pourriture brune de la cabosse, à l'échelle de la parcelle. Enfin, nous synthétiserons et discuterons les connaissances acquises afin d'identifier les implications en termes de gestion agroécologique des bioagresseurs et les perspectives scientifiques de ce travail (Chapitre 6).

1 Structure végétale et bioagresseurs

Dans 20 000 la première section (1.1) de ce chapitre, nous définirons la notion de structure et nous présenterons l'état de l'art sur la structure des agroforêts à cacaoyers. Dans la seconde section (1.2), nous présenterons les mécanismes qui relient la structure de la végétation d'un agroécosystème à l'intensité d'attaque des bioagresseurs. Dans la troisième section (1.3), nous verrons que ces mécanismes varient en fonction des bioagresseurs étudiés. La quatrième section (1.4) présente les objectifs de la thèse et des éléments de connaissance sur les modèles biologiques utilisés. Enfin, dans la section (1.5), nous dégagerons de ces éléments de contexte et de connaissance les questions auxquelles nous répondrons et leurs hypothèses associées.

1.1 La structure végétale des agroforêts

1.1.1 La notion de structure végétale

Les notions de diversité, composition, structure et structure spatiale de peuplements végétaux doivent être définies puisqu'elles ne sont pas utilisées dans la littérature suivant les mêmes modalités.
La biodiversité est définie comme la diversité intra et inter-spécifique des êtres vivants, terrestres ou aquatiques, et des complexes écologiques auxquels ils appartiennent (Millenium Ecosystem Assessment, 2005). Whittaker (1972) propose trois indices pour mesurer la biodiversité à des échelles spatiales différentes : les diversités alpha (au sein des communautés), béta (entre communautés) et gamma (au sein d'une région). Une communauté végétale est définie comme la totalité des végétaux présents dans le même écosystème et au cours de la même période. Un peuplement végétal est un ensemble de populations végétales [1] caractérisées par une proximité taxonomique et écologique et situées dans une même communauté végétale. Une communauté végétale peut ainsi être constituée de plu-

1. Une population végétale est définie comme l'ensemble des individus d'une même espèce présents dans le même écosystème et au cours de la même période.

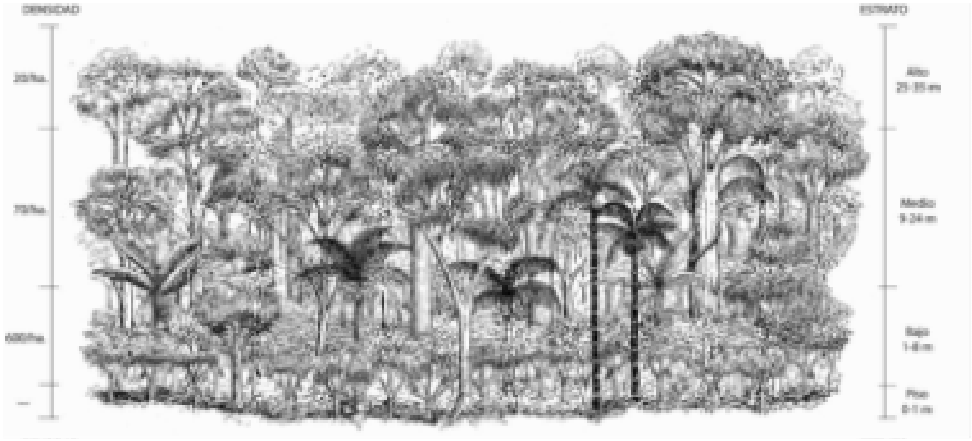


FIGURE 1 – Illustration de la stratification d'une agroforêt à cacaoyers, tirée de Somarriba (2005)

sieurs peuplements végétaux. Par exemple, nous étudierons dans la communauté végétale qui constitue une agroforêt, plusieurs peuplements végétaux (les arbres forestiers et les arbres fruitiers) et une population végétale (celle des cacaoyers). Dans notre étude située à l'échelle de la communauté végétale, nous nous intéresserons à la diversité alpha qui décrit la diversité au sein des communautés et qui sera exprimée par l'indice de richesse spécifique (nombre d'espèces). Ainsi, nous pouvons différencier les deux notions de diversité et de composition des peuplements végétaux. La diversité est le nombre d'espèces tandis que la composition est l'identité des espèces présentes dans les peuplements étudiés (Hooper, 1997). La composition végétale sera décrite dans notre étude par des indices d'abondance relative, de présence/absence voire de densité d'une population (cacaoyers) au sein des peuplements étudiés.

D'autre part, nous différencierons la notion de structure, très large, de la notion de structure spatiale plus spécifique à la configuration dans l'espace des peuplements végétaux. La structure des peuplements végétaux peut être définie comme une combinaison de leurs caractéristiques telles que : le type de distribution des arbres, la densité des peuplements, leur différenciation verticale, la diversité spécifique et les formes de mélange ou agrégation des individus (Spellmann 1995 dans Schütz 1997). En ce sens, la structure regroupe dans notre étude à la fois ce que nous définissons comme étant la composition et la structure spatiale des peuplements végétaux. Par contre, à l'image de Schroth et al. (2004), nous excluons du terme de structure la diversité végétale que nous supposons être à l'origine de la diversité des structures.

La structure spatiale d'un peuplement végétal concerne l'utilisation horizontale et verticale de l'espace par les individus du peuplement (Goreaud, 2000). La structure verticale prend en considération la hauteur des peuplements végétaux. Elle est caractérisée dans notre étude par des attributs structuraux tels que la densité des plantes appartenant aux différentes strates (Somarriba, 2005). Une strate est alors définie comme l'ensemble des individus végétaux appartenant à la même classe de hauteur (cf. Figure 1).



FIGURE 2 – Photographies d'une agroforêt à cacaoyers de la région de Talamanca au Costa Rica (en haut) et d'une agroforêt à cacaoyers du département de la Lékié au Cameroun (en bas).

La structure horizontale prendra en considération la répartition horizontale des individus des peuplements végétaux dans le plan (Goreaud, 2000). La structure horizontale d'un peuplement sera caractérisée par différents motifs de répartition horizontale de ses individus à la surface de la parcelle tels que la répartition régulière, aléatoire ou agrégée (cf. Chapitre II Figure 9).

1.1.2 Structure des agroforêts

Les différents types d'agroforêts

Une agroforêt est définie comme une association de cultures et de ligneux dans un mélange biodiverse, multi-strate et de structure semblable aux forêts tropicales (Figure 2, Torquebiau 2007). Les agroforêts sont généralement des agroécosystèmes des régions tropicales bien que l'on parle également d'agroforêt pour des agroécosystèmes plurispécifiques à base de vignes dans la région méditerranéenne (Altieri and Nicholls, 2002). Parmi les agroforêts des zones tropicales humides, on peut distinguer deux types d'agroforêts en fonction de la place de la culture principale dans la stratification de la végétation : les

agroforêts basées sur des cultures de canopées (caoutchouc, cocotier, palmier) et celles basées sur des cultures du sous-étage (cacaoyer, caféier). Les agroforêts des cultures de canopées sont souvent établies dans une zone dépourvue de végétation suite à un abattis-brûlis (Schroth et al., 2004). Les cultures de canopées et vivrières sont alors plantées sur ce sol nu. La structure similaire aux forêts de ces agroforêts de cultures de canopées ne serait donc pas héritée d'un précédent forestier en partie conservé. A l'inverse, les agroforêts basées sur les cultures du sous-étage sont généralement établies dans une forêt suite à l'éclaircie sélective d'une partie de la végétation de la forêt (Schroth et al., 2004). La culture principale et des cultures additionnelles, e.g. des arbres fruitiers, des Musaceae [2] et des Arecaceae [3], sont alors plantées sous un ombrage naturel composé d'arbres d'origine forestière (cf. Figure 2). Leur structure proche des forêts serait donc en partie héritée des forêts naturelles. Dans la suite du document, nous nous intéresserons exclusivement aux agroforêts à culture du sous-étage du fait de la place différente dans la stratification de la culture et des plantes qui lui sont associées. En effet, cette différence de stratification crée un microclimat à la base de nombreux mécanismes de régulation des bioagresseurs.

Depuis une dizaine d'années, de nombreuses études ont décrit la structure des agroforêts à base de culture du sous-étage (Schroth et al., 2004; Jagoret, 2011; Deheuvels et al., 2012). Pourtant, il est difficile de donner une description précise et généralisable de ces éléments structuraux tant ces structures sont complexes et varient d'une région à l'autre, voire d'une parcelle à l'autre au sein d'une même région. On en vient donc à simplifier ces structures pour pouvoir les décrire. Une simplification généralement admise pour décrire les structures des agroforêts à base de cacaoyers est la classification des espèces végétales de l'agroforêt en peuplements végétaux. Ainsi, on peut distinguer quatre peuplements associés à la population de cacaoyers (*Theobroma cacao*) au sein d'une agroforêt : les arbres forestiers, les arbres fruitiers, les Musaceae et les Palmaceae (Deheuvels et al., 2012; Schroth et al., 2004). La distinction de ces peuplements se fait sur la base de leur taxonomie en ce qui concerne les Musaceae et les Arecaceae et sur la base de leur écologie en ce qui concerne les deux peuplements de ligneux. Les arbres dits “forestiers" sont les arbres originaires de la forêt naturelle et sont donc soumis à la base à une régénération naturelle qui sera par la suite affectée par l'intervention de l'agriculteur. L'identité des espèces constituant le peuplement des arbres forestiers dépend donc des régions du monde dans lesquelles sont situées les agroforêts. Les arbres dits “fruitiers" sont les arbres introduits par l'agriculteur dans le double objectif de produire de l'ombrage pour les cacaoyers et de produire des fruits pour la vente ou la consommation familiale. Sur la base de cette classification en peuplements végétaux des espèces associées aux cacaoyers dans les agroforêts, nous pouvons donner quelques éléments plus précis de structure. Dans nos exemples,

2. Famille qui contient le genre Musa L. dont les espèces sont communément appelées bananiers
3. Famille dont les individus sont communément appelés palmiers

nous nous concentrerons sur les agroforêts à cacaoyers de deux régions en particulier : la région de Talamanca au Costa Rica et la région Centre au Cameroun.

Diversité et composition végétale des agroforêts à cacaoyers

La sélection et/ou la plantation par l'agriculteur des espèces d'arbres utiles pour l'ombrage peuvent conduire à des changements marqués de diversité et de composition au sein des agroforêts à cacaoyers par rapport aux forêts tropicales. Ces changements de diversité et de composition seraient d'autant plus marqués dans les zones où la densité de population humaine est forte (Sonwa et al., 2007).

Au Cameroun, la composition des plantes associées aux cacaoyers permet de déterminer le degré d'anthropisation des agroforêts (Sonwa et al., 2007). Ainsi, plus les densités d'arbres fruitiers telles que les safoutiers (*Dacryodes edulis*) ou les avocatiers (*Persea americana*) et des espèces commerciales, telles que le bananier plantain (*Musa paradisiaca* appartenant à la famille des Musaceae) ou le palmier à huile (*Elaeis guineensis* appartenant à la famille des Arecaceae) sont élevées, plus le degré d'anthropisation des agroforêts est important (Sonwa et al., 2007). Une étude sur 300 cacaoyères dans 21 villages au Cameroun a ainsi montré que 93% des agriculteurs plantaient des arbres fruitiers dans leurs cacaoyères et 81% plantaient des arbres dits “forestiers" car ils sont natifs des forêts naturelles de la région (Sonwa et al. 2000a dans Schroth et al. 2004). Ainsi, l'arbre fruitier le plus communément introduit serait le safoutier, planté dans 83% des cacaoyères d'après la même étude, et les arbres forestiers les plus communément utilisés seraient le Fraké (*Terminalia superba*), l'iroko (*Milicia excelsa*), l'abachi (*Triplochiton scleroxylon*) et le fromager (*Ceiba pentandra*). Van Dijk montre également que le safoutier a une densité 10 fois plus forte, et que le Fraké et l'Iroko ont des densités trois fois plus fortes dans les cacaoyères que dans les écosystèmes forestiers du Sud Cameroun (van Dijk 1999 dans Schroth et al. 2004). Il montre également, comme bien d'autres études, que la diversité spécifique végétale des agroforêts à cacaoyers est plus faible que celle des forêts environnantes.

Au Costa Rica, dans la région de Talamanca, la différence de diversité et de composition végétale entre agroforêts et forêts a également été observée. Par exemple, il a été montré en comparant 5 parcelles d'agroforêts à 5 parcelles de forêts que la diversité spécifique des arbres est plus forte en forêt (80 espèces observées) qu'en agroforêt à cacaoyers (35 espèces observées) (Guiracocha et al. 2001 dans Schroth et al. 2004). Cette étude a également montré que la composition végétale était différente entre agroforêts et forêts avec seulement 7 espèces communes. L'arbre forestier favorisé dans les agroforêts et qui était alors dominant était le laurel (*Cordia alliodora*). Somarriba et al. (2003) puis Deheuvels (2011) confirment la prédominance de laurel dans les agroforêts à cacaoyers de Talamanca et indiquent également l'abondance de palmier pêche (*Batris gasipae*), bana-

niers (Musa sp.) et Inga sp. De plus, dans la région de Talamanca, la composition végétale diffère fortement entre les agroforêts à cacaoyers et les forêts. En effet, seulement 11 espèces sont communes entre les 108 espèces et les 241 espèces observées respectivement dans les agroforêts à cacaoyers et les forêts de Talamanca au Costa Rica (Deheuvels, 2011). Ainsi, l'auteur en conclut que les agroforêts semblent imiter la structure spatiale des forêts tropicales mais pas leur composition végétale. Enfin, il est observé une diversité de composition végétale entre les agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca. Par exemple, les proportions des deux espèces associées aux cacaoyers les plus abondantes (Musa. sp. et *Cordia alliodora*) peuvent varier respectivement d'un facteur 5 et 3.5 d'une agroforêt à l'autre au sein de cette région (Deheuvels, 2011).

Structure verticale et horizontale des agroforêts à cacaoyers

Alors que la structure verticale des agroforêts à cacaoyers a fait l'objet de nombreuses descriptions plus ou moins détaillées (Schroth et al., 2004; Somarriba, 2005; Deheuvels, 2011), la structure horizontale (définie comme la répartition horizontale des individus des peuplements végétaux dans le plan) des différents peuplements végétaux n'a quant à elle pas encore été décrite à notre connaissance.

De nombreux profils verticaux ont été réalisés pour décrire la structure verticale des agroforêts (Schroth et al., 2004; Deheuvels, 2011; Somarriba, 2005). La méthodologie généralement utilisée est de (i) diviser la végétation en classes de hauteur, appelées strates, de limites et d'amplitudes variables en fonction des sites et de la dimension des végétaux utilisés localement et (ii) d'identifier les végétaux présents et la densité totale par strate (Somarriba, 2005). Schématiquement, on peut identifier 4 strates de végétation dans les agroforêts à cacaoyers du Costa Rica et du Cameroun : la strate haute majoritairement composée d'arbres forestiers d'environ 15 à 30 mètres de haut, la strate intermédiaire majoritairement composée d'arbres fruitiers d'environ 5 à 15 m de haut, la strate basse majoritairement composée de cacaoyers et de Musaceae entre 2 et 5 m de haut et la strate inférieure majoritairement composée des jeunes plants et d'Herbaceae de moins de 2 mètres de haut. En dépit de son caractère schématique, tout ou partie de cette classification en 4 strates a été utilisée dans la grande majorité des études de structure verticale des agroforêts à cacaoyers au Costa Rica (Somarriba, 2005; Deheuvels, 2011) et au Cameroun (Babin et al., 2011; Jagoret, 2011). Au Cameroun, il a de plus été montré que l'ombrage bas fourni par les arbres associés aux cacaoyers dans les agroforêts de la région Centre était fortement corrélé aux effectifs des arbres fruitiers et que l'ombrage haut était fortement corrélé aux effectifs d'arbres forestiers (Babin et al., 2011). Ce qui conduit l'auteur à différencier un ombrage fruitier d'un ombrage forestier dans la suite de son étude. Au Costa Rica, il a été montré que l'absence de sous-bois dans les forêts tropicales humides est une caractéristique forte qui les différencie des agroforêts dans lesquelles le sous-bois

est composé de la culture principale, le cacaoyer, et des cultures additionnelles comme les bananiers (Deheuvels, 2011).

Il existe des études décrivant quelques attributs de structure horizontale d'agroforêts. Ainsi, on peut noter des études indiquant la distribution des classes de diamètres ou la surface terrière [4] des peuplements végétaux d'agroforêts (Matey et al., 2013; Dietz et al., 2006; Deheuvels, 2011). En particulier, Dietz (2006) montre que la surface terrière des agroforêts à cacaoyers (19.4 m^2/ha) est plus faible que la surface terrière des forêts naturelles (52.5 m^2/ha) de basse montagne dans le centre de l'île Sulawesi en Indonésie. Millat-E-Mustafa (1996) analyse la structure spatiale horizontale de jardins de case en indiquant le nombre d'espèces présentes dans des quadrats situés à différentes distances du lieu de vie de l'agriculteur. Enfin, la distribution en classes de diamètre et une analyse des distances au plus proche voisin ont été réalisées dans les systèmes agroforestiers à base d'arbre de Karité au Burkina Faso en les comparant à des écosystèmes naturels à base de Karité (Elias, 2012). Cette étude a ainsi montré une diminution de la distance au plus proche voisin et une augmentation de l'agrégation entre les systèmes agroforestiers et les écosystèmes naturels à base d'arbre de Karité. Somarriba (2005) propose une méthodologie d'analyse de l'homogénéité de la structure horizontale des agroforêts par division de l'agroforêt en carrés de 10 x 10 m et l'annotation du pourcentage de couverture dans ces zones. Cependant, cet article méthodologique n'indique aucun résultat de la méthode proposée. Ainsi, à notre connaissance, aucune étude ne décrit la structure horizontale en terme de distribution des peuplements végétaux en différents motifs (régulier, aléatoire, agrégée) dans le cas des agroforêts. La structure horizontale des peuplements d'arbres a par contre fait l'objet de nombreuses études en sylviculture (Goreaud, 2000; Ngo Bieng, 2007). Ces études ont montré l'importance de la structure horizontale des peuplements forestiers pour la compréhension des mécanismes de structuration des communautés en écologie. En effet, la structure horizontale décrit l'environnement local qui influence la croissance, la mortalité et la régénération d'un peuplement. Ainsi, la complexité de structure horizontale des peuplements forestiers est considérée comme un facteur clé de la coexistence des espèces et donc de la diversité spécifique rencontrée dans ces écosystèmes (Barot, 2004). Dans le cas des agroforêts, Deheuvels (2011) indique que "la prise en compte de cette dimension horizontale s'avère particulièrement intéressante dans le cas des agroforêts tropicales dont les caractéristiques et le fonctionnement sont très mal connus".

4. Surface de la section, mesurée à 1.30 m, des arbres occupant une surface donnée, exprimée en m^2/ha

1.1.3 Conclusion

La structure des agroforêts à cacaoyers varie considérablement entre régions et entre les parcelles au sein d'une même région (Somarriba and Beer, 2011). Cependant, la grande majorité des travaux étudiant le fonctionnement des agroforêts contourne la question de la diversité de ces structures entre parcelles (Deheuvels, 2011). La majorité des études considère alors les agroforêts comme un type d'agroécosystème en faisant l'hypothèse implicite que les différentes parcelles de ce type d'agroécosystème sont comparables entre elles et peuvent être considérées comme des répétitions statistiques d'un même traitement. La diversité de structure de la végétation des agroforêts d'une parcelle à l'autre au sein d'une même région pédo-climatique a très rarement été décrite. A notre connaissance, seules les études de Deheuvels (2011) et Somarriba (2003) mettent en évidence la variabilité entre parcelles de la diversité végétale, de la composition et de la structure verticale d'agroforêts à cacaoyers d'une même région (la structure horizontale n'est alors pas considérée). Ces auteurs distinguent plusieurs types d'agroforêts et étudient le fonctionnement agroécologique au sein de ces différents types. Cette méthodologie ne permet cependant pas d'identifier au sein de ces types d'agroforêts les caractéristiques structurales à l'origine des variations du fonctionnement agroécologique observées.

1.2 Structure végétale et régulation des bioagresseurs

1.2.1 Un cadre théorique

On peut distinguer deux effets de l'augmentation de la diversité végétale d'un agroécosystème sur l'intensité d'attaque de bioagresseurs. Lorsqu'une augmentation de la diversité végétale diminue l'intensité d'attaque de bioagresseurs, on parle “d'effet de dilution" dans le cas des maladies (au sens de Keesing et al. 2006) et de “résistance associative" dans le cas des ravageurs (Plath et al., 2012). Lorsqu'une augmentation de la diversité végétale augmente l'intensité d'attaque de bioagresseurs, on parle “d'effet d'amplification" dans le cas des maladies et de “sensibilité associative" dans le cas des ravageurs (Keesing et al., 2006; Plath et al., 2012). Les termes “d'effet de dilution" ou “d'amplification" proposés par Keesing (2006) peuvent prêter à confusion. En effet, ils font instinctivement référence aux mécanismes de dilution de la ressource et d'introduction d'une nouvelle ressource (détaillés dans la sous-section suivante). Bien que certainement les plus étudiés, ces mécanismes d'altération de la ressource ne sont que des mécanismes parmi d'autres expliquant en partie la relation diversité végétale et bioagresseurs (Ratnadass et al., 2012). Par conséquent et de façon à éviter toute confusion, nous utiliserons les termes de “résistance associative" et “sensibilité associative" pour décrire les effets nets de l'impact de la diversité végétale à la fois sur les ravageurs et sur les maladies des cultures.

Cet effet net est le résultat visible d'un ensemble de mécanismes qui interagissent et dont les effets indépendants sont difficiles à délimiter (Schroth et al., 2000; Avelino et al., 2011; Ratnadass et al., 2012). Pour autant, ces mécanismes ont rarement été étudiés conjointement. Par conséquent, leurs effets indépendants et leurs importances relatives dans la régulation des bioagresseurs d'un agroécosystème restent encore très peu connus. Du fait du grand nombre de mécanismes intervenant dans le lien entre la diversité végétale et les bioagresseurs d'un agroécosystème, nous utiliserons dans cette étude le cadre théorique proposé par Schroth (2000) qui est de distinguer l'effet biologique de l'effet physique de la présence d'un végétal sur un bioagresseur dans un agroécosystème. D'autre part, on peut distinguer deux grandes catégories végétales dans un agroécosystème plurispécifique : la culture principale et les plantes associées. Nous présentons dans les paragraphes qui vont suivre les effets biologiques et physiques des deux catégories végétales, que sont la culture et les plantes associées, sur les bioagresseurs de la culture.

1.2.2 L'effet biologique : rôle de la composition végétale

L'effet biologique d'un végétal sur un organisme vivant dépend de l'interaction biotique qui lie l'espèce végétale considérée à l'organisme vivant considéré. Suivant l'interaction biotique qui les lie (e.g. neutralisme, prédation, symbiose, mutualisme, amensalisme, commensalisme, parasitisme, etc.), la présence du végétal pourra augmenter, diminuer ou ne pas influencer la présence de l'organisme. L'effet biologique dépend donc de la composition végétale, i.e. de l'identité des espèces végétales, et du bioagresseur étudié.

Dans ce travail, nous étudierons l'effet biologique d'une plante sur un bioagresseur *via* un lien biotique que nous appellerons “ressource". Une plante peut être considérée comme une ressource pour un organisme lorsqu'elle subvient à l'un de ses besoins (généralement alimentaire mais il pourra également s'agir d'habitat). La culture d'un agroécosystème est par définition une ressource pour le bioagresseur, puisque nous avons défini les bioagresseurs comme l'ensemble des ravageurs et des maladies des cultures. Cette ressource sera cependant plus ou moins diluée au sein de la parcelle en fonction de la composition végétale de l'agroécosystème. Parmi des plantes associées à la culture dans l'agroécosystème, on pourra rencontrer des plantes qui fournissent une ressource 1) pour le bioagresseur, ou 2) pour un ennemi naturel du bioagresseur (i.e. un organisme qui a une relation biotique antagoniste avec le bioagresseur), ou 3) pour un vecteur du bioagresseur (i.e. un organisme qui a une relation biotique positive avec le bioagresseur). L'espèce végétale associée à la culture et qui fournit une ressource au bioagresseur de cette culture sera appelée hôte alternatif. Alors que la culture sera désignée comme l'hôte principal du bioagresseur. En réalité, on manque généralement d'informations sur les compétences des hôtes à la fourniture d'une ressource préférentielle pour les bioagresseurs. Les termes de “principal"

et “alternatif" sont ici choisis car la culture est généralement la plante la plus abondante dans l'agroécosystème et donc la principale ressource pour un bioagresseur.

Dans les prochains paragraphes nous décrirons trois mécanismes qui illustrent les liens entre composition végétale et bioagresseurs *via* des variations de ressource.

Diminution de la ressource pour le bioagresseur

Introduire de la diversité végétale dans un agroécosystème entraîne la diminution de l'abondance de la culture principale à l'échelle de la parcelle. Or, d'après un principe de base en épidémiologie, la diminution de l'abondance d'un hôte diminue la transmission de la maladie d'un individu à l'autre, entraînant une diminution de l'intensité de la maladie (Burdon, 1987). Par conséquent, l'introduction d'une diversité végétale dans un agroécosystème entrainerait une diminution de l'abondance de la culture et donc un diminution de l'intensité des maladies et ravageurs de cette culture. Nous appellerons ce mécanisme “diminution de la ressource". Un point essentiel dans l'application du mécanisme de diminution de la ressource est que le bioagresseur soit spécialiste de sa plante hôte et donc que les espèces végétales introduites dans l'agroécosystème soient pas ou moins sensibles que la culture aux bioagresseurs étudiés (Mitchell et al., 2002). Ainsi on peut considérer une augmentation de la diversité végétale comme une introduction d'une autre espèce végétale que celle composant la culture ou comme l'introduction d'une variété plus résistante que la variété de la culture principale.

Le mécanisme de diminution de la ressource a été principalement étudié par le biais de deux attributs de composition du peuplement végétal : l'abondance relative et la densité en plantes hôtes. Ainsi, des auteurs ont montré que la diminution de l'abondance relative ou de la densité en plantes hôtes *via* l'augmentation de la richesse spécifique végétale expliquait davantage les différences d'intensité d'attaque de bioagresseurs que la richesse spécifique du mélange en soi (Mitchell et al., 2002; Knops et al., 1999). Ces auteurs en concluent que le mécanisme de diminution de la ressource est le principal mécanisme expliquant l'effet net de la diversité végétale sur les bioagresseurs. D'autres auteurs distinguent l'effet des variations d'abondance relative en hôtes des effets de variation de densité en hôtes. Si l'abondance relative d'une plante hôte diminue obligatoirement lors de l'augmentation de la diversité végétale d'un agroécosystème, ça n'est pas le cas de la densité de la plante hôte. Par conséquent, certains auteurs étudient l'effet de dilution qui résulte de la diminution de l'abondance relative en hôtes d'un effet de la densité en hôtes qui ne serait pas obligatoirement en cause dans le lien diversité végétale et bioagresseurs (Johnson et al., 2009; Haas et al., 2011). Si l'objectif est de comprendre l'effet d'une augmentation de la diversité végétale sur l'intensité d'attaque du bioagresseur, il est alors intéressant de travailler à densité constante en plante hôte. Si l'objectif est de comprendre les mécanismes de régulation des bioagresseurs au sein des systèmes plurispécifiques, il est important de

tenir compte à la fois des variations en abondance relative et en densité d'hôtes qui vont influencer les bioagresseurs par différentes voies. Ainsi, Keessing (2006) propose cinq mécanismes pour expliquer la réduction de l'intensité de maladie par l'augmentation de la diversité végétale. Ces cinq mécanismes résultent de la diminution de l'abondance relative en hôtes. La conséquence de cette diminution d'abondance relative en hôtes va alors être densité dépendante ou non. Les mécanismes indépendants de la densité en hôtes sont : la réduction de la probabilité de rencontre, la réduction de la probabilité de transmission par rencontre et l'augmentation du taux de guérison. Les mécanismes dépendants de la densité en hôtes sont : la régulation de la densité en hôtes sensibles et l'augmentation de la mortalité des hôtes infectés.

Enfin, il est important de noter que la ressource pour la majorité des maladies et ravageurs n'est qu'une partie seulement de la plante hôte telle que les feuilles ou les fruits. Pourtant, la majorité des études sur le mécanisme de diminution de la ressource ne s'intéresse qu'à des variables de composition en plante hôte (i.e. abondance relative ou densité en hôtes) sans évaluer la quantité de tissus sensibles de ces hôtes (Mitchell et al., 2002; Knops et al., 1999; Haas et al., 2011). Ces études portent alors généralement sur des bioagresseurs qui s'attaquent à un tissu *a priori* toujours présent sur une plante en bonne santé, même en faible quantité, comme par exemple les feuilles. Cependant, l'abondance et la densité d'une population végétale dans un agroécosystème influence la croissance végétative et donc la production de tissus sensibles des individus de cette population par les phénomènes de compétitions inter et intra-spécifiques. L'augmentation de l'abondance ou de la densité en plantes hôtes n'est alors pas systématiquement synonyme d'augmentation de la ressource pour les bioagresseurs. De plus, la quantité de tissus sensibles est déterminante dans l'intensité d'une maladie de plante en mélange (Leonard 1969 dans Garrett and Mundt 1999). C'est pourquoi, il semble particulièrement intéressant de tenir compte de la quantité de tissus sensibles dans les mécanismes de régulation des bioagresseurs par réduction de la ressource.

Les exemples sont nombreux du mécanisme de diminution de la ressource dans les agroécosystèmes (Ratnadass et al., 2012). En agroforesterie, par contre les exemples sont moins nombreux puisque dans ces systèmes stratifiés, la gestion des bioagresseurs a surtout été étudiée *via* la gestion du microclimat (Rao et al., 1997; Schroth et al., 2000). Cependant, on peut citer comme exemple d'effet de diminution de la ressource l'impact de l'augmentation de la densité des plants de café qui est supposée être à l'origine de l'augmentation de la maladie foliaire de la rouille du caféier (*Mycena citricolor*) et de la densité en nématodes (*Meloidogyne exigua* et *Pratylenchus coffeae sensu lato*) par amélioration de la probabilité de rencontre entre hôtes infectés et hôtes sensibles (Avelino et al., 2007, 2009).

Introduction d'une ressource pour le bioagresseur

L'augmentation de la diversité végétale au sein d'un agroécosystème a également pour effet d'augmenter la probabilité de l'introduction d'un hôte alternatif pour le bioagresseur (Ratnadass et al., 2012). L'introduction de cet hôte alternatif augmenterait alors le développement du bioagresseur dans l'agroécosystème en proposant une nouvelle ressource. Nous appelerons ce mécanisme "introduction d'une ressource". Un point essentiel à l'application du mécanisme "d'introduction d'une ressource" est que le bioagresseur étudié soit généraliste, i.e. qu'il utilise en tant que ressource différentes espèces végétales.

Pour les bioagresseurs généralistes, il est alors difficile de prévoir l'équilibre qui se fera entre l'effet de réduction de sa ressource habituelle dans l'agroécosystème étudié et l'effet d'introduction d'une ressource alternative. L'équilibre dépendra en partie de la différence de sensibilité entre les espèces végétales hôtes du bioagresseur. Ainsi, si l'hôte alternatif introduit est moins sensible que l'hôte principal, la diminution de la ressource la plus sensible peut l'emporter sur l'introduction d'une nouvelle ressource et l'effet net sera une diminution de l'intensité d'attaque du bioagresseur (Garrett and Mundt, 1999; Haas et al., 2011).

Il est intéressant de noter que cet effet négatif peut être employé comme un avantage dans la technique de lutte contre les bioagresseurs appelée la culture piège ("trap crop") (Schroth et al., 2000). Le principe de la culture piège est de planter non loin de la culture d'intérêt un hôte alternatif pour le bioagresseur qui sera alors capable de détourner le bioagresseur de la culture d'intérêt vers cette "culture piège". Par exemple, la technique de culture piège a été utlisée à Bahia, au Brésil, pour protéger les vergers de *Citrus* du ravageur *Cratosomus flavofasciatus*, et ce à l'aide de l'arbre *Cordia verbenaceae*. Cependant, il faut alors une gestion précise du peuplement végétal pour attirer les bioagresseurs de la culture d'intérêt vers la culture piège sans attirer les bioagresseurs environnants vers la culture piège et la culture d'intérêt (Mchowa and Ngugi, 1994). De plus, ce moyen de lutte présente l'inconvénient de réduire la surface consacrée à la production.

En agroforesterie, l'augmentation de l'intensité d'attaque des bioagresseurs *via* l'introduction d'une ressource alternative pour ces bioagresseurs est depuis longtemps un mécanisme connu (Schroth et al., 2000). Ainsi, par exemple, plusieurs espèces appartenant à la même famille que le cacaoyer (i.e. de la famille des Malvaceae) sont connues comme étant des hôtes alternatifs des mirides du cacaoyer du genre *Sahlbergella*. Ces espèces sont par exemple : *Cola acuminata*, *Cola lateritia*, *Sterculia rhinopetala*, *Ceiba pentandara* (Entwistle, 1972). Elles sont donc déconseillées pour la fourniture d'ombrage au sein des cacaoyères (Mpé 2001 dans Babin 2011). D'autres bioagresseurs tels que la

moniliose du cacaoyer ont des spectres d'hôte plus réduits avec des hôtes appartenant à seulement deux genres de la classification phylogénétique : *Theobroma* et *Herrania* (Evans, 1998). Pour d'autres bioagresseurs, comme l'espèce *Phytophthora megakarya* qui conduit à la pourriture brune de la cabosse sur le continent africain, le spectre d'hôte est mal connu ce qui rend la régulation de ces bioagresseurs par le contrôle de la composition végétale difficile.

Introduction d'une ressource pour un ennemi naturel ou un vecteur du bioagresseur

L'augmentation de la diversité végétale au sein d'un agroécosystème a également pour effet d'augmenter la probabilité de l'introduction d'une plante qui est une ressource soit pour les ennemis naturels soit au contraire pour un organisme vecteur du bioagresseur.

L'hypothèse dite des ennemis naturels propose d'attribuer la diminution d'incidence des bioagresseurs dans les agroécosystèmes plurispécifiques en comparaison aux agroécosystèmes monospécifiques à une plus forte abondance des ennemis naturels des bioagresseurs tels que les prédateurs ou les parasites (Trenbath, 1993). Cette hypothèse a principalement été étudiée sur les ravageurs des cultures. Les plantes associées à la culture attirent les ennemis naturels des ravageurs en fournissant du pollen et/ou du nectar. Par exemple, une étude a montré qu'une forte diversité d'arbres associés aux cacaoyers permettait de maintenir un fort niveau de parasitoïdes au sein de la parcelle et donc un fort niveau d'ennemis naturels des ravageurs du cacaoyers (Sperber et al., 2004). Les études illustrant l'hypothèse des ennemis naturels sur les maladies des cultures sont plus rares. Les ennemis naturels des pathogène fongiques peuvent par exemple être des mycoparasites, c'est à dire des champignons qui parasitent d'autres champignons. Par exemple, il existe des mycoparasites de la moniliose et de la pourriture brune (*Phytophthora palmivora*) de la cabosse du cacaoyers au sein des genres Clonostachys et Fusarium (ten Hoopen et al., 2003). Cependant, on ne connaît pas l'effet de la diversité végétale d'une agroforêt à cacaoyers sur la présence de ces mycoparasites. Un exemple cependant de l'effet de la diversité végétale sur les ennemies naturels de maladies est l'effet de l'association de pois (*Cajanus cajan*) avec des variétés de sorgho (*Sorghum*) dont la présence diminuerait l'incidence du pathogène *Fusarium udum* du pois par l'augmentation de l'activité d'organismes antagonistes au pathogène.

Le même type de mécanisme d'introduction de ressource peut impliquer des espèces dont la présence est indispensable ou améliore le cycle de vie des bioagresseurs des cultures. Par exemple, on sait que les spores des espèces du genre *Phytophthora* responsables de la pourriture brune de la cabosse du cacaoyer sont transportées par des fourmis et autres insectes (Evans, 1971). Bien que ça n'ait pas encore été montré, on peut supposer qu'as-

socier le cacaoyer à une diversité végétale peut fournir aux fourmis une ressource qui augmenterait leur présence et donc potentiellement le transport des spores de *Phytophthora* au sein de la parcelle.

Une augmentation de la diversité végétale augmente la probabilité d'introduire une ressource pour les bioagresseurs, leurs ennemis naturels et/ou leurs vecteurs. Comme nous le verrons dans les paragraphes suivants, l'augmentation de la diversité végétale est également susceptible de modifier le microclimat qui affectera la présence de ces trois types d'organismes vivants dans les agroécosystèmes.

1.2.3 L'effet physique : rôle de la structure spatiale des végétaux

L'effet physique d'une plante sur un organisme est l'effet de cette plante en tant que barrière physique et non plus en tant qu'être vivant. Cette barrière s'exerce directement sur l'organisme et sur son déplacement, mais également sur les variables abiotiques du système (lumière, eau, vent) ce qui aura pour effet de créer un microclimat qui sera susceptible d'affecter l'organisme et sa plante hôte. L'effet physique dépend donc de la structure spatiale des plantes de l'agroécosystème.

La structure spatiale des plantes associées : création d'un microclimat

L'introduction d'une diversité végétale dans un agroécosystème peut profondément modifier le microclimat. En particulier, la présence d'arbres associés à une culture tamponne la température de l'air et du sol, diminue la vitesse des vents et la quantité et qualité de lumière transmise, et augmente l'humidité relative de l'air et l'humidité des sols dans le sous-étage (Beer et al., 1997). Tel que proposé par Somarriba (2005), nous emploierons le terme “ombrage" pour désigner l'ensemble de ces altérations microclimatiques. L'altération microclimatique créée par l'introduction d'une diversité végétale peut influencer le bioagresseur directement, en fonction de la niche écologique du bioagresseur étudié, et/ou indirectement en influençant la croissance de la plante hôte et donc la présence de la ressource pour le bioagresseur. La gestion de l'ombrage tient une place importante dans la gestion des bioagresseurs dans les systèmes agroforestiers. La structure spatiale des arbres associés aux cultures en système agroforestiers influence à la fois la quantité et la distribution spatiale de cet ombrage.

Effet de la structure verticale des arbres d'ombrage

L'altération microclimatique créée par l'augmentation de diversité végétale est d'autant plus perceptible dans les agroécosystèmes pluristratifiés où chaque strate agit comme un filtre sur les variables microclimatiques. La hauteur de la strate de végétation influence le microclimat sous la strate.

La hauteur des individus composant une strate de végétation influence à la fois la moyenne et la variance du rayonnement transmis sous canopée (Martens et al., 2000). Plus la strate est haute et plus la moyenne de la lumière transmise est faible. L'effet de la hauteur de la strate sur la variance de la lumière transmise dépend quant à elle du pourcentage de couverture de la strate (Martens et al., 2000). Dans des systèmes forestiers et agroforestiers où le pourcentage de couverture des strates est fort, plus la strate est haute, plus la variance de lumière transmise sous la strate est faible. La hauteur du peuplement végétal influence également l'interception de la ressource hydrique. En particulier, Dietz (2006) a montré que plus le peuplement végétal est haut, plus le pourcentage d'eau interceptée par les feuilles puis rejetée au sol est faible. Enfin, la hauteur des arbres est déterminante dans leur impact sur les vents. En effet, la taille de la zone à l'abri des vents est proportionnelle à la hauteur de la barrière (Vigiak et al., 2003). En particulier, la distance horizontale d'influence de la barrière sur la vitesse des vents s'exprime en fonction de la hauteur de cette barrière. Ainsi, dans des plantations de caféiers, il a été montré que la vitesse des vents pouvait être réduite de 72% du fait de la présence d'arbres en association avec les caféiers (Pezzopane et al., 2010).

L'ensemble de ces effets de la hauteur des strates de végétation sur le microclimat est susceptible d'influencer directement le développement et le déplacement du bioagresseur. Par exemple, la lumière et en particulier les ultraviolets stimulent la sporulation de nombreuses espèces fongiques (Kranz 1974 dans Schroth et al. 2000). La réduction de l'impact des gouttes de pluie peut réduire la dispersion des spores par la réduction des effets des éclaboussures (Evans, 1998). Ainsi, au Cameroun l'introduction d'arbres d'ombrage dans les caféières a été suggérée comme moyen pour réduire l'incidence de l'anthracnose du café (*Colletotrichum kahawae*) *via* l'interception des précipitations et la réduction de l'intensité de l'impact des gouttes de pluie sur les caféiers, et par conséquent la limitation de la dispersion par projection de propagules (Mouen Bedimo et al., 2008). D'autre part, le microclimat peut aussi avoir un effet indirect sur le bioagresseur par le biais de son impact sur la plante hôte. En effet, la réduction de la quantité de tissus sensibles par l'augmentation de l'ombrage dans les plantations de café et cacao est actuellement supposée être le principal mécanisme qui rendrait les caféiers moins sensibles à la rouille des feuilles et les cacaoyers moins sensibles aux mirides ou à la maladie du balai de sorcière (Avelino et al., 2004, 2006; Babin et al., 2010; Evans, 1998).

Effet de la structure horizontale des arbres d'ombrage

La structure horizontale des peuplements végétaux (régulière, aléatoire, agrégée) est le résultat d'un ensemble de facteurs exogènes (pédo-climatique, gestion humaine, etc.) et endogènes (composition des peuplements, mode de dissémination, etc.). Du fait de la di-

versité de composition végétale et d'intensité de gestion des agroforêts, on peut s'attendre à observer des structures horizontales contrastées.

La structure horizontale des arbres altère le microclimat sous canopée. Par exemple, il a été montré que la structure horizontale des arbres influence la variance de lumière reçue sous canopée (Martens et al., 2000). En effet, la variance de la lumière reçue sous canopée augmente lorsque la structure horizontale des arbres d'ombrage varie de régulière à aléatoire, puis d'aléatoire à agrégée. Par contre, la moyenne de la lumière reçue sous canopée ne serait pas affectée par la structure horizontale des arbres (Martens et al., 2000). Ainsi, les variations de structures horizontales des arbres d'un agroécosystème de la régularité vers l'agrégation auraient pour effet de créer une hétérogénéité spatiale du microclimat à l'échelle de la parcelle. Cette hétérogénéité de la distribution spatiale du microclimat serait la source de nombreux mécanismes de coexistence entre espèces (Barot, 2004). En permettant une plus grande coexistence des espèces, l'hétérogénéité spatiale du microclimat pourrait être à la base des mécanismes de régulation au sein des écosystèmes plurispécifiques. En effet, si les maladies et ravageurs ont une probabilité augmentée de trouver une niche appropriée à leur maintien dans un écosystème dont la structure de la végétation crée de l'hétérogénéité microclimatique, la probabilité de présence de leurs ennemis naturels et de leurs vecteurs est également augmentée. De plus, dans les zones où les arbres d'ombrage seraient en faible densité (entre les agrégats), la diminution de la compétition inter-spécifique en plus de l'augmentation des ressources abiotiques (e.g. lumière, pluie) permettrait une meilleure nutrition et donc un meilleur développement des plantes s'installant dans ces zones (Weiner et al., 2001). La conséquence de ce meilleur développement s'il agit sur une plante en culture sous la canopée d'arbres d'ombrage pourrait être une attractivité augmentée vis-à-vis de leurs bioagresseurs. Compte tenu de la multitude des mécanismes induits par l'hétérogénéité microclimatique d'un écosystème, il est difficile de prévoir l'effet net que pourraient avoir des variations de structure horizontale des arbres d'ombrage sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs de culture sous canopée. Cependant, la structure horizontale en tant que promoteur des mécanismes de coexistence pourrait être à la base de la stabilité des écosystèmes et donc de la durabilité attendue des agroécosystèmes plurispécifiques.

Quelques exemples illustrent le rôle de la structure horizontale des arbres de canopée sur la présence de bioagresseurs en agroforêt. Par exemple, il a été montré que les mirides du cacaoyer étaient présents en plus forte densité sur les cacaoyers situés dans les trous de lumière des agroforêts (Babin et al., 2010). Il s'agirait alors d'un effet net de résistance associative (réduction de la densité de mirides par l'introduction d'arbres d'ombrage) que les auteurs supposent être le résultat d'un meilleur développement et donc d'une attractivité augmentée des cacaoyers vis-à-vis des mirides dans les zones lumineuses de

l'agroforêt situées entre les agrégats d'arbres d'ombrage.

L'interaction spatiale entre plantes et structure spatiale de la plante hôte

D'autres caractéristiques de structure spatiale des plantes d'un agroécosystème, telles que l'interaction spatiale entre plantes hôtes et plantes associées ou la structure spatiale de la plante hôte, sont susceptibles d'influencer la présence des bioagresseurs.

On peut distinguer deux zones sous une strate d'arbre d'ombrage pour lesquelles les conditions microclimatiques sont contrastées : la zone sous le couvert de la canopée et la zone entre les couverts (Breshears et al., 1998; Martens et al., 2000). L'influence de l'arbre d'ombrage sur le microclimat du sous-étage diminue donc avec l'augmentation de la distance à l'arbre. A l'échelle du peuplement, on distingue trois motifs d'interaction spatiale entre plantes hôtes et plantes associées : l'indépendance de leurs positions dans la parcelle, l'attraction ou la répulsion (cf. Chapitre II, Figure 11). Dans le motif d'interaction spatiale du type attraction, les distances entre les individus de la plante hôte et les arbres associés sont les plus faibles. La plante hôte est alors majoritairement située dans les zones sous le couvert des arbres d'ombrage. On peut alors faire l'hypothèse que l'intensité des mécanismes de régulation des bioagresseurs liés au microclimat serait augmentée dans cette configuration. A l'inverse, un motif du type répulsion entre les positions des individus de la plante hôte et celles des individus des arbres d'ombrage situe les individus de la plante hôte majoritairement dans les zones entre les couverts et ainsi minimiserait les mécanismes de régulation des bioagresseurs liés aux variations microclimatiques.

La structure spatiale de la plante hôte influence le développement et la transmission de ses bioagresseurs à la fois par son impact sur le mécanisme de diminution de la ressource en influençant le déplacement des bioagresseurs et *via* son action sur le microclimat dans l'agroécosystème. En phytopathologie, il est couramment admis que la transmission d'un pathogène décroît lorsque la distance entre individus hôtes augmente (Aylor, 1990; Ostfeld et al., 2005). Par conséquent, l'agrégation des populations d'hôtes est réputée favoriser la dispersion des bioagresseurs, alors qu'au contraire la régularité la diminuerait (Brown and Bolker, 2004). Cependant, certains auteurs ont montré qu'une agrégation optimisée des individus de la culture pouvait permettre un taux maximum de survie (Watve and Jog, 1997). Si la transmission au sein d'un agrégat augmente avec la taille de l'agrégat, la probabilité d'extinction stochastique du pathogène diminue. De plus, la transmission du pathogène entre les agrégats diminue avec l'augmentation de la distance entre agrégats. L'auteur en conclut que contrairement au postulat habituel, l'agrégation des plantes hôtes suivant un motif précis d'agrégation peut être une stratégie pour minimiser les risques d'infection. Le même principe s'applique dans les études d'entomologie et se rapporte à l'effet de la concentration de la ressource (Stephens and Myers, 2012). Plus la ressource

pour le ravageur va être agrégée et plus on s'attend à ce que la localisation de la ressource soit facilitée et donc que la densité en ravageurs soit augmentée à l'échelle de la parcelle. En plus de son effet sur le déplacement du bioagresseur, la structure spatiale de la plante hôte peut influencer la quantité de tissus sensibles. La diminution de la distance entre individus hôtes augmente la compétition intra-spécifique ce qui peut entraîner une diminution de la croissance des individus et de certains tissus cibles pour les bioagresseurs. Par exemple, la densité en cacaoyers dans une parcelle est négativement corrélée au nombre de cabosses par cacaoyer (Jagoret, 2011). D'autre part, on sait que la structure spatiale de la plante hôte influence le microclimat. Cette modification du microclimat affectera directement le bioagresseur. Par exemple, on sait qu'une augmentation de la densité en cacaoyers, au même titre que la densité en arbres d'ombrage, augmente l'intensité de la pourriture brune dans une parcelle du fait de la réduction de la vitesse des vents et de l'augmentation de l'humidité relative par auto-ombrage (Cilas and Despréaux, 2004).

1.2.4 Conclusion

La diversité végétale peut influencer la présence des bioagresseurs d'un agroécosystème par de nombreux mécanismes (Ratnadass et al., 2012). Les caractéristiques de composition végétale sont davantage liées aux mécanismes d'altération de la ressource (pour le bioagresseur, ses ennemis naturels et/ou ses organismes vecteurs) alors que les caractéristiques de structure spatiale végétale sont davantage liées aux mécanismes d'altération microclimatique. En particulier, les variations microclimatiques influencent directement les bioagresseurs (et potentiellement leurs ennemis naturels et leurs organismes vecteurs) mais également indirectement en agissant sur la croissance des plantes et donc la quantité de ressource pour ces différents organismes. Ces mécanismes ne sont pas exclusifs : en conditions réelles, ils interagissent conduisant à un effet net de réduction ou d'augmentation de l'intensité de bioagresseur *via* l'augmentation de la diversité végétale. Aujourd'hui ces mécanismes sont relativement bien identifiés et de nombreux auteurs s'accordent pour relativiser le paradigme qu'une augmentation de la diversité spécifique est impérativement liée à une diminution des bioagresseurs dans les agroécosystèmes (Malezieux et al., 2009; Ratnadass et al., 2012; Avelino et al., 2011). L'étude conjointe de ces mécanismes est aujourd'hui l'étape à franchir pour déterminer leurs importances relatives dans la régulation naturelle des bioagresseurs dans les agroécosystèmes plurispécifiques. Nous proposons dans ce travail d'étudier ces mécanismes à travers l'interaction entre les caractéristiques de structure de l'association végétale et l'intensité d'attaque des bioagresseurs.

1.3 Des mécanismes dépendants des bioagresseurs

Les bioagresseurs sont plus ou moins sensibles aux mécanismes de régulations liés aux variations de la ressource et à celles du microclimat en fonction de leurs caractéristiques de développement et de propagation.

1.3.1 Caractéristiques des bioagresseurs et variation de la ressource

Garrett (1999) propose de prédire l'impact de l'introduction d'une diversité en plantes hôtes sur l'intensité des maladies par les caractéristiques du couple hôte-pathogène. Son étude est donc appliquée à des agroécosystèmes monospécifiques composés d'une diversité variétale de plantes hôtes. Nous faisons l'hypothèse que les mécanismes d'altération de la ressource sont comparables dans les agroécosystèmes monospécifiques à diversité variétale par rapport à des agroécosystèmes plurispécifiques. L'association d'une variété résistante avec une variété sensible dans un agroécosystème monospécifique correspondrait alors à l'association d'une espèce non-hôte avec une plante hôte (la culture) dans un agroécosystème plurispécifique. En revanche, les mécanismes d'altérations microclimatiques sont probablement moins marqués du fait des architectures en général similaires entre plantes de la même espèce. Nous nous intéresserons ici particulièrement à 3 caractéristiques proposées par Garrett and Mundt (1999) pour prédire l'impact de la diversité végétale sur l'intensité d'une maladie : la capacité de dispersion du pathogène, la surface occupée par un individu hôte et l'intensité de la spécialisation de la relation hôte pathogène. Ainsi, un pathogène se dispersant sur de grandes distances serait plus sensible aux mécanismes d'altération de la ressource qu'un pathogène se dispersant sur de courtes distances (Mundt, 1986). En effet, la diminution de la ressource ou l'introduction d'une nouvelle ressource aura plus d'effet sur un bioagresseur susceptible de se déplacer d'un individu hôte à l'autre plutôt que sur un bioagresseur qui se développe exclusivement sur le même individu hôte, auto-infection. Ainsi, on s'attend par exemple à ce que les pathogènes se dispersant par le vent (souvent sur de grandes distances) soient plus sensibles aux mécanismes d'altération de la ressource que les pathogènes se dispersant *via* l'énergie cinétique créée par la percussion des gouttes d'eau (souvent sur de très faibles distances). Cependant, cet effet de la distance de dispersion est dépendant de la taille des individus hôtes (Garrett and Mundt, 1999). En effet, pour une même distance de dispersion, un bioagresseur infectera une plus grande quantité de plantes hôtes si un grand nombre d'individus hôtes est susceptible d'être situé dans son périmètre de dispersion. Enfin, plus le pathogène est spécialiste de sa plante hôte et plus il sera sensible à l'effet d'altération de la ressource. En fait, c'est le degré de spécialisation de la relation hôte-bioagresseur qui déterminera si le mécanisme d'altération de la ressource sera davantage de la “diminution de ressource"

dans le cas d'un bioagresseur spécialiste, ou de "l'introduction d'une nouvelle ressource" dans le cas d'un bioagresseur généraliste. Dans le cas des bioagresseurs généralistes, la préférence du bioagresseur pour la culture ou pour la plante hôte alternative introduite dans l'agroécosystème déterminera l'équilibre entre les effets de "dilution de la ressource" (la culture) et "introduction d'une nouvelle ressource" (Haas et al., 2011).

1.3.2 Caractéristiques des bioagresseurs et variations microclimatiques

L'impact des altérations microclimatiques induites par la diversité de structure spatiale de la végétation sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs est fonction des réponses des bioagresseurs aux changements microclimatiques. On peut en général distinguer deux phases principales dans le cycle de vie d'un agent pathogène : la dispersion des spores et leur germination. Généralement, la germination des spores des pathogènes est favorisée par des conditions de forte humidité relative et donc par l'ombrage. C'est le cas par exemple de la moniliose et de la pourriture brune du cacaoyer (Evans, 1998). En revanche, la sensibilité de la phase de dispersion du pathogène au microclimat dépend de son mode de dispersion. Par exemple, *Moniliophthora roreri*, l'agent pathogène de la moniliose du cacaoyer, se disperse *via* le vent. Les conditions d'ombrage, c'est-à-dire l'ensemble des variations microclimatiques entraînées par la présence d'arbres en strate supérieure (diminution de la vitesse des vents et de la quantité et qualité de lumière transmise, et augmentation de l'humidité relative de l'air (Beer et al., 1997; Somarriba, 2005)), sont défavorables à la dispersion de *M. roreri* (Evans, 1998). En effet, l'ombrage réduit les mouvements d'air ce qui réduit la dispersion du pathogène. De plus, l'augmentation de l'humidité relative sous ombrage augmente le poids des spores ce qui réduit également la libération des spores et leur dispersion (Evans, 1998). D'autre part, *Phytophthora megakarya*, l'agent pathogène de la pourriture brune du cacaoyer se disperse principalement *via* l'eau libre, y compris la pluie soufflée par le vent. L'efficacité de ce mode de dispersion est diminuée sous ombrage par l'interception des gouttes de pluies par les arbres d'ombrage et la réduction de la vitesse du vent. Cependant, l'efficacité de ce mode de dispersion peut également être améliorée par l'augmentation de l'humidité relative sous ombrage. Globalement, il est possible d'identifier si l'intensité d'une maladie est favorisée ou défavorisée par l'ombrage. Dans le cas de la pourriture brune, il est ainsi établi que l'intensité de la maladie est favorisée par l'ombrage (Mossu, 1990; Schroth et al., 2000). En revanche, dans le cas de la moniliose, la dualité entre l'amélioration de la germination et la diminution de la dispersion sous ombrage ne permet pas de statuer sur un effet positif ou négatif de l'ombrage sur l'intensité de la maladie (Evans, 1998; Schroth et al., 2000). Il est alors recommandé un ombrage modéré afin de lutter contre ce bioagresseur (Mossu, 1990).
Dans le cas des ravageurs des cultures, il est plus difficile d'établir des généralités de l'ef-

fet microclimatique en fonction des caractéristiques des ravageurs. Globalement, dans les cacaoyères, l'ombrage diminue la densité des ravageurs (Schroth et al., 2000). En particulier, il a été observé dans les zones ombragées des cacaoyères, une diminution de la densité en mirides (*Sahlbergella singularis*), en thrips, en Lepidoptera, Hemiptera et Orthoptera (Bigger, 1981; Babin et al., 2010). A l'inverse, l'ombrage augmente la densité des Diptera et Hymenoptera, ce dernier groupe contenant de nombreuses espèces de parasitoides qui sont des ennemis naturels des ravageurs (Bigger, 1981). Dans le cas des mirides de l'espèce *Sahlbergella singularis*, on sait pourtant que l'ombrage améliore le développement larvaire (Babin et al., 2011). Par conséquent, il est supposé que l'augmentation de la densité de mirides dans les zones éclairées est principalement causée par l'augmentation de l'attractivité de l'hôte dans cette zone, les cacaoyers en plein soleil produisant davantage de tissus sensibles aux mirides (Babin et al., 2010).

1.3.3 Conclusion

Les bioagresseurs réagissent avec plus ou moins d'intensité aux mécanismes d'altération de la ressource et du microclimat. Ces réactions sont principalement liées à leur mode de déplacement, à leur spécialisation vis à vis de leur(s) plante(s) hôte(s) et à leurs préférences microclimatiques. Ceci aura pour conséquence de rendre difficile la gestion conjointe de bioagresseurs aux caractéristiques différentes au sein d'une même parcelle.

1.4 Objectif et modèles d'étude

1.4.1 Objectif

Si la composition et la structure verticale des peuplements végétaux des agroforêts à cacaoyers ont été relativement bien décrites au cours des dernières décennies, il n'en va pas de même de leur structure horizontale (régulière, aléatoire agrégée) qui n'a encore jamais été décrite. Nous nous sommes donc posé la question de l'existence d'une diversité de structure horizontale des peuplements végétaux, au sein de parcelles d'agroforêt à cacaoyers d'une même région.

Les variations de ressource et de microclimat engendrées par la complexité de composition et de structure spatiale des peuplements végétaux des agroforêts font partie des mécanismes de régulation des bioagresseurs au sein de ces agroécosystèmes. Ces mécanismes ont été très peu étudiés conjointement dans un agroécosystème et par conséquent leurs effets indépendants et leurs importances relatives sont encore très peu connus. Nous nous sommes donc posé la question des effets indépendants des caractéristiques de composition en hôte, de disponibilité en tissus sensibles (liées aux variations de la ressource) et de structure spatiale (liées aux variations microclimatique) des peuplements végétaux des agroforêts à base de cacaoyer sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs du cacaoyer.

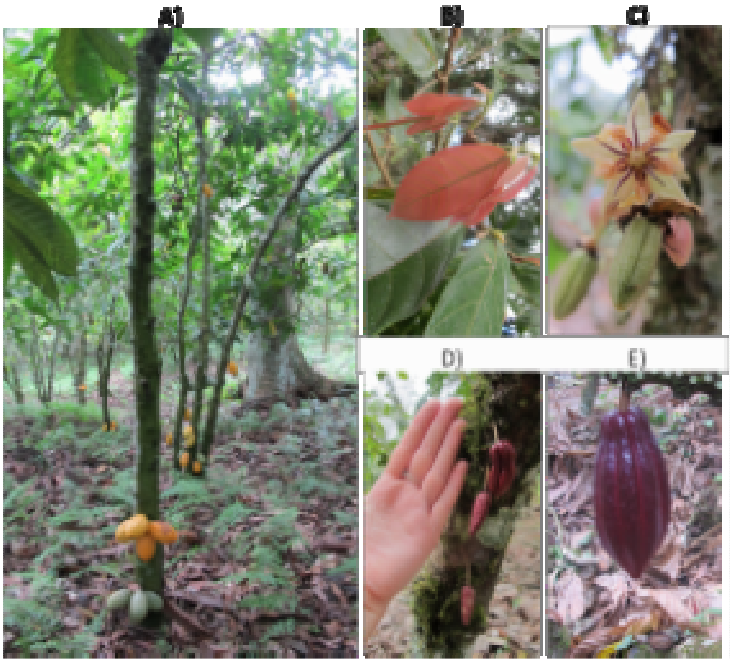


FIGURE 3 – **Le cacaoyer.** A) cacaoyers dans une agroforêt du Cameroun, B) poussées végétatives produisant les nouvelles feuilles identifiables du fait de leur couleur rouge, C) fleur de cacaoyer poussant sur le tronc (cauliflorie), D) chérelles (jeunes fruits) et E) cabosse, fruit ayant atteint plus de 10 cm de long.

L'importance de ces mécanismes de variation de la ressource et du microclimat est fonction des caractéristiques des bioagresseurs étudiés. C'est pourquoi nous avons appliqué ce travail de recherche à trois bioagresseurs du cacaoyer aux caractéristiques contrastées : la moniliose, la pourriture brune et les mirides.

Ainsi, les objectifs de ce travail de thèse sont (1) de décrire la composition et la structure spatiale des peuplements végétaux d'agroforêts à cacaoyers et (2) de quantifier leurs interactions avec l'intensité de deux maladies du cacaoyer, la moniliose (*Moniliophthora roreri*) et la pourriture brune (*Phytophthora megakarya*), et la densité d'un ravageur du cacaoyer, les mirides (*Sahlbergella singularis*).

Les prochains paragraphes décrivent les quatre modèles biologiques étudiés : le cacaoyer, la moniliose, la pourriture brune et les mirides.

1.4.2 Le cacaoyer

Le cacaoyer, *Theobroma cacao*, est un arbre originaire du bassin amazonien (Figure 3). D'abord classé dans la famille des Sterculiaceae (Cronquist, 1981), il est actuellement classé dans la famille des Malvaceae (APG III 2009). La durée de vie du cacaoyer peut aller jusqu'à 80 ans, voire davantage (Montgomery, 1981). Les plants issus de semis développent une tige orthotrope à croissance rythmique. Cette croissance est interrompue vers



FIGURE 4 – **Croissance du cacaoyer.** A) L'ouverture des deux cotylédons d'une jeune plantule de cacaoyer, B) un bourgeon terminal situé au sommet du jeune plant de cacaoyer et C) Vers l'âge de 18 mois, le bourgeon terminal cesse toute activité et est remplacé par un "massif" de 5 bourgeons environ donnant chacun naissance à un rameau plus ou moins horizontal appelé "axe plagiotrope" : une couronne va ainsi se développer.

l'âge de dix-huit mois. L'extrémité de la tige présente alors l'aspect caractéristique d'un massif d'environ cinq bourgeons axillaires disposés en verticille et dont le développement donne naissance aux branches formant la couronne (Figure 4) ; le bourgeon terminal disparaît à ce stade. Les branches et les ramifications secondaires ont un port sub-horizontal (plagiotropie). Les bourgeons axillaires du tronc peuvent donner des rejets orthotropes. La croissance des branches de la couronne, indéfinie et discontinue, se fait par des poussées foliaires successives, appelées "flushes" (Figure 3B), en général au nombre de quatre à cinq par an, séparées par des périodes de dormance des bourgeons terminaux (Mossu, 1990). Le cacaoyer est cauliflore, c'est-à-dire que ses fleurs poussent directement sur le tronc et les branches de l'arbre (Figure 3C). Par conséquent, ses fruits sont situés à la fois sur le tronc et sur les branches (Figure 3D et E). Son fruit est une baie dont la production est soumise à un processus d'autorégulation physiologique appelé wilt physiologique. Le wilt physiologique intervient au cours des dix premières semaines de croissance du fruit et peut entraîner le flétrissement de 20 à 90% des jeunes fruits (Braudeau, 1969). Ce phénomène de flétrissement n'intéresse que les jeunes fruits jusqu'à dix semaines après la pollinisation. Après dix semaines de croissance, le fruit fait environ 10 cm de long et n'est plus soumis au wilt physiologique. Le seuil de 10 cm a donc été considéré ici pour distinguer les jeunes fruits soumis au wilt physiologique et appelés chérelles (Figure 3D), des fruits "adultes" qui devraient arriver à maturité après un total de cinq à six mois de croissance, ces fruits sont appelés "cabosses" (Figure 3E). Les cabosses contiennent généralement entre 30 et 40 fèves (Figure 5). Ces fèves de cacao subiront les deux opérations successives que sont la fermentation et le séchage avant exportation pour être utilisées dans la fabrication du chocolat (Mossu 1990, cf. Figure 6).

De nombreux facteurs microclimatiques interviennent dans la croissance du cacaoyer. Une pluviométrie de 1500 à 2000 mm par an est généralement considérée comme la plus favorable à l'installation du cacaoyer, à condition toutefois qu'il n'y ait pas plus de trois

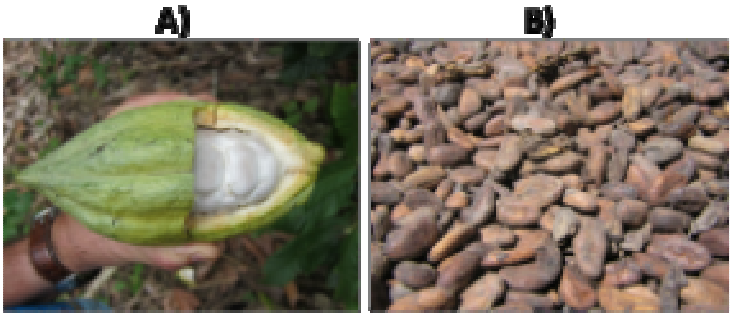


FIGURE 5 – **Les fèves de cacao.** A) une cabosse de cacaoyer ouverte avec, visibles à l'intérieur, les fèves entourées de mucilat, B) des fèves de cacao après fermentation et séchage.



FIGURE 6 – Séchage de fèves de cacao sur une bâche dans le département de la Lékié au Cameroun.

mois de saison sèche, i.e. avec moins de 100 mm de pluie par mois. C'est pourquoi le cacaoyer est exclusivement cultivé en climat équatorial et tropical humide en Amérique, Afrique et Asie. Le cacaoyer est un arbuste de sous-bois originaire de la forêt amazonienne si bien que sa culture traditionnelle a souvent été réalisée sous ombrage (Mossu, 1990). Un ombrage est indispensable pendant les premières années de culture des jeunes cacaoyers. Cet ombrage doit être relativement dense, ne laissant filtrer que 50% de la lumière totale au moins pendant les deux premières années. Le cacaoyer atteint sa taille adulte vers l'âge de 10 ans mais la production de fruits démarre vers l'âge de 3 ans. Lorsque le cacaoyer est productif, l'ombrage constitue un facteur limitant à sa production mais uniquement lorsque tous les autres facteurs de l'environnement sont favorables : la température (moyennes annuelles situées entre 30 et 32°C), l'humidité (100% la nuit et vers 70-80% en journée), un sol riche en humus. L'ombrage en cacaoculture permet principalement de limiter les besoins du cacaoyer et assure ainsi une durabilité de production et un moindre recours aux intrants (engrais et pesticides)(Braudeau, 1969; Mossu, 1990; Johns, 1999).

La première culture du cacaoyer date d'il y a plus de 1500 ans et a été réalisée par la civilisation Maya (Motamayor et al., 2002). Bien que pendant des siècles la cacaoculture était exclusivement américaine, elle est depuis le milieu de XXème siècle devenue principalement africaine (Ploetz, 2007), notamment à cause des bioagresseurs entraînant de nombreuses pertes en Amérique. Aujourd'hui le cacaoyer est donc cultivé en Afrique (Côte d'Ivoire, Ghana, Nigeria, Cameroun, Togo, Ouganda, Guinée, Sierra Léone, etc.), mais aussi en Amérique (Brésil, Équateur, Pérou, République dominicaine, Colombie, Mexique, Vénézuela, Guatemala, Costa Rica, etc.) et en Asie (Indonésie, Papouasie-Nouvelle-Guinée, Malaisie, Vietnam, Inde, etc.). Traditionnellement, les deux principaux groupes génétiques de cacaoyers, basés sur des caractères morphologiques et des origines géographiques, sont les "Criollos" et les "Forasteros" (Cheesman, 1944). Un troisième groupe, appelé "Trinitario", a été reconnu et se compose des hybrides de "Criollo" x "Forastero". Cependant, une étude récente propose une nouvelle classification dans 10 grands groupes sur la base de critères morpho-géographiques et génomiques. Ces dix groupes ont été retenus et nommés en fonction de leur origine géographique ou du nom du cultivar traditionnel, ils se nomment : Marañon, Curaray, Criollo, Iquitos, Nanay, Contamana, Amelonado, Purús, Nacional and Guiana (Motamayor et al., 2008). Les petits exploitants sont responsables d'environ 70% de la production mondiale et on estime que le cacao est la principale source de revenus de 5 à 6 millions de petits exploitants à travers le monde (Franzen and Mulder, 2007). La plupart de ces petits exploitants cultivent le cacaoyer au sein de systèmes agroforestiers (Franzen and Mulder, 2007). Ainsi, le cacaoyer est l'une des rares cultures encore produites au sein de systèmes traditionnels agroforestiers, les agroforêts, dans la majorité des pays producteurs. La culture du cacaoyer au Costa Rica (encadré 1) ou au Cameroun (encadré 2) est par exemple réalisée presque exclusivement en systèmes agroforestiers.

Encadré 1 : Le cacaoyer au Costa Rica

Le Costa Rica est un pays de l'Amérique centrale encadré par la mer Caraïbe à l'est et l'océan Pacifique à l'ouest. Son territoire est divisé en sept provinces composées elles-mêmes de 81 cantons. Le canton de Talamanca, situé dans la province du Limón au sud-est du Costa Rica, est le canton le plus pauvre du pays avec plus d'un tiers de la population qui est sans emploi ou sous-employée. Dans ce canton, la plus forte concentration de pauvreté se situe au sein des communautés indigènes Bribri et Cabécar (Dahlquist et al., 2007). Les principales sources de revenus des habitants de Talamanca sont les productions de bananes et de cacao. La majorité du cacao produit au Costa Rica provient de cette région (Dahlquist et al., 2007). Les Bribris et Cabécars buvaient une boisson cérémoniale à base de cacao bien avant l'arrivée des colons espagnols et certains indigènes continuent à considérer le cacaoyer comme sacré et lui donne le nom de Tsiru (chez les Bribris), déesse et femme du dieu Sibu (Hidalgo Herrera, 2007). Dans la région de Talamanca, les Bribris cultivent le cacaoyer au sein d'agroforêts. Les deux pics de production du cacaoyer dans cette région sont liés aux deux pics de pluviométrie. Le premier pic de production et donc de récolte se situe entre mai et juin et le second pic de production, le plus important en termes de quantité de cabosses produites, se situe entre octobre et décembre (Deheuvels, 2011). Ces deux pics correspondent aux mois les plus pluvieux entre deux saisons sèches, l'une en février mars et l'autre en septembre-octobre.

1.4.3 La moniliose du cacaoyer

La moniliose du cacaoyer est une maladie cryptogamique qui infecte les fruits des espèces des genres *Theobroma*, telles que le cacaoyer (*Theobroma cacao*), et Herrania. L'agent pathogène, *Moniliophthora roreri*, est un basidiomycète de la famille des Marasmiaceae. Cette maladie est considérée comme potentiellement la plus dommageable car si elle est responsable d'une faible perte de production à l'échelle mondiale c'est seulement parce qu'elle n'a pas encore atteint les principaux pays producteurs situés en Afrique (Ploetz, 2007). En effet, cette maladie originaire du bassin amazonien s'est dispersée sur le continent américain mais pas au-delà de son continent d'origine. Elle a aujourd'hui été observée : en Colombie, en Équateur, au Vénézuela (première observation en 1941), au Pérou (1950), au Panama (1956), au Costa Rica (1978), au Nicaragua (1980), en Honduras (1997), au Guatemala (2002), au Bélize (2004) et au Mexique (2005) où elle a atteint la limite géographique Nord de la culture du cacao sur le continent américain (Phillips-Mora and Wilkinson, 2007). La maladie semble n'avoir épargné que le Brésil certainement du fait de la dispersion spatiale des cacaoyers sauvages et plantés au sein du bassin amazonien n'ayant pas permis la dispersion de la maladie du Pérou aux zones de production bré-

siliennes (Evans, 1981). Cependant, la propagation de la maladie pourrait certainement être encouragée par l'augmentation des activités humaines dans cette zone. Si la plupart des rapports mentionnent des pertes moyennes de 30% des fruits des parcelles, les pertes peuvent dépasser les 90% dans des conditions favorables (Phillips-Mora and Wilkinson, 2007).

Le cycle de la maladie (cf. Figure 7) est fortement lié à la pluviométrie et au cycle de production des chérelles et cabosses du cacaoyer. A la reprise des pluies et à partir de l'inoculum primaire resté dans la parcelle sur les cabosses momifiées[5] (Figure 7), le champignon infecte les chérelles du petit pic de production (i.e. d'avril à juin cf. encadré 1). Le processus infectieux débute lorsque les conidies sont en contact avec la surface des chérelles. Ensuite, les conidies germent et pénètrent dans le fruit. La blessure du fruit n'est pas nécessaire à la pénétration du champignon. La période d'incubation, i.e. le délai entre la pénétration du champignon dans les tissus et l'apparition des premiers symptômes (ici des tâches brunes), est de 40 jours sur chérelles de moins de 60 jours au moment de l'infection et augmente jusqu'à 60 jours sur des chérelles et cabosses âgées de 60 à 90 jours au moment de l'infection (Thévenin and Trocmé, 1996). Cette période d'incubation de 40 à 60 jours a certainement conduit au déplacement involontaire de fruits infectés par les agriculteurs. Une semaine après l'apparition des premières lésions, la poudre blanche qui a valu son nom à la maladie (frosty pod rot c'est-à-dire pourriture givrée de la cabosse) apparaît à la surface des fruits infectés. Cette poudre blanche est constituée de millions de conidies qui seront disponibles pour l'infection des fruits du second et plus important pic de production. Ces conidies sont principalement dispersées par le vent (Phillips-Mora and Wilkinson, 2007). Ainsi, il a été montré que les conidies pouvaient être transportées par le vent sur 30 m à partir de cabosses situées à 2 m au-dessus du sol (Green, 1977). L'eau pourrait propager la maladie mais principalement d'une cabosse à l'autre au sein d'un même arbre (Thévenin and Trocmé, 1996). Le rôle des insectes dans la dispersion des spores de moniliose n'a pas été mis en évidence. L'ensemble des symptômes permettant d'identifier l'infection des fruits du cacaoyer par la moniliose est illustrées figure 7 (encadrés verts).

Des conditions microclimatiques contrastées favorisent les différents moments du cycle de vie de cet agent pathogène. La germination des conidies est favorisée par une forte humidité relative de l'air et la présence d'eau libre au sein de la parcelle. En effet, la germination des conidies commence environ 2h après leur mise en contact avec une pellicule d'eau et est complète en 6 à 7h. A l'inverse, la libération et la dispersion des conidies sont plus importantes dans des conditions de faible humidité et de forte vitesse des vents

5. On parle de momification lorsque les cabosses atteintes de moniliose se dessèchent tout en gardant une couleur blanchâtre attestant la présence de spores en grande quantité.

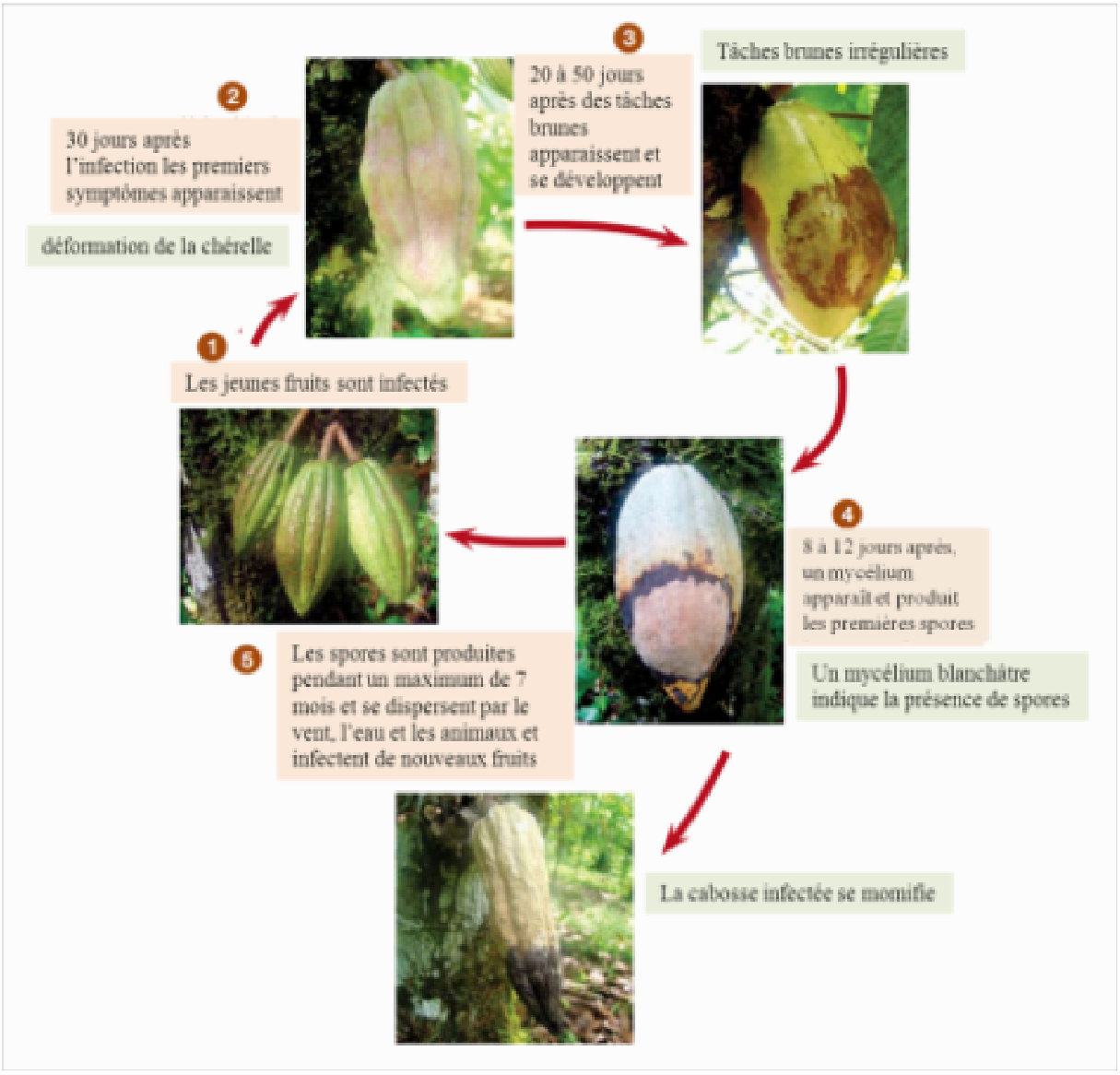


FIGURE 7 – Schématisation du cycle de vie (environ 85 jours) et des symptômes de la moniliose du cacaoyer (d'après Philips-Mora and Cerda 2009).

dans la parcelle du fait d'un séchage de la masse de spores (les rendant plus légères) et du transport des conidies d'un cacaoyer à l'autre principalement réalisé par le vent. Ainsi, l'ombrage associé aux cacaoyers, qui augmente l'humidité relative mais diminue la rapidité des vents au sein d'une parcelle, est généralement considéré comme favorisant la germination mais défavorisant la dispersion des conidies. C'est pourquoi, il est conseillé de fournir un ombrage aux cacaoyers, mais un ombrage modéré et uniforme, afin de maintenir une humidité relative relativement faible et de freiner la dispersion de l'agent pathogène par le vent.

Encadré 2 : Le cacaoyer au Cameroun

Le Cameroun est un pays d'Afrique centrale bordé par le golf de Guinée au sud-est. Son territoire est divisé en dix régions elles-mêmes divisées en 58 départements. Le Cameroun possède de nombreuses ressources agricoles parmi lesquelles la banane et le cacao. En effet, le Cameroun est le cinquième producteur mondial de cacao depuis 2005 avec une production moyenne annuelle de 242 600 tonnes de fèves de cacao (FAO STAT). Le cacao est principalement produit au sein de systèmes agroforestiers dans deux grands bassins de production : le Sud-Ouest et le Centre-Sud. Dans la région Centre du Cameroun, le cacao est cultivé de la zone forestière au Sud du département de Nyong-et-So'o à la zone de transition savanne-forêt au Nord du département Mbam-et-Inoubou. Le département de la Lékié, le deuxième plus important producteur en cacao du pays, se trouve dans la zone forestière de la région centre soumise à une forte pression anthropique (Babin, 2009). Dans le département de la Lékié, les précipitations annuelles moyennes sont comprises entre 1400 et 1600 mm/an et sont principalement réparties entre deux périodes : la petite saison des pluies entre mars et mai et la grande saison des pluies entre septembre et novembre. Dans ce département, la récolte de cacao suit cette climatologie bimodale avec une récolte principale qui a lieu d'août à janvier et une récolte dite "intermédiaire" qui peut avoir lieu d'avril à juin (Jagoret, 2011).

1.4.4 La pourriture brune du cacaoyer

Les Straménopiles[6] du genre *Phytophthora* sont responsables de la pourriture brune de la cabosse du cacaoyer. Cette maladie entraîne les plus importantes pertes de production en cacao à l'échelle mondiale, i.e. environ 11% de perte (Franzen and Mulder, 2007; Guest, 2007) du fait de sa présence dans quasiment toutes les zones de production. Plusieurs espèces sont responsables de cette maladie, parmi celles-ci : (i) *P. palmivora* a la distribution géographique la plus large puisqu'elle s'étend sur l'ensemble des zones de pro-

6. micro-organismes eucaryotypes de la classe des Oomycetes

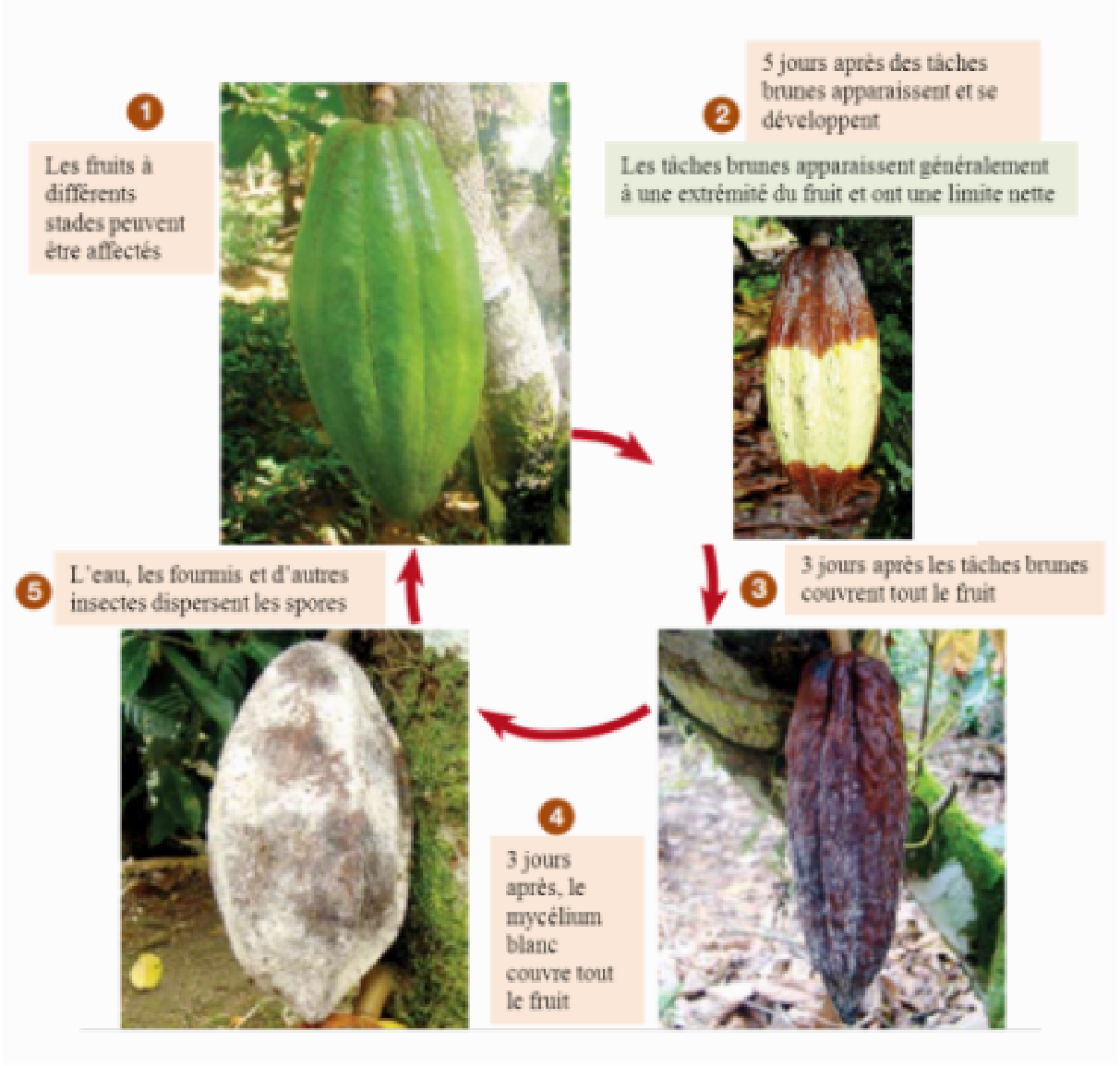


FIGURE 8 – Schématisation du cycle de vie (environ 11 jours) et des symptômes de la pourriture brune de la cabosse du cacaoyer (d'après Philips-Mora and Cerda 2009).

duction du cacaoyer même si elle n'est pas toujours l'espèce dominante de *Phytophthora* dans l'ensemble de ces zones, (ii) *P. megakarya* est une espèce endémique de l'Afrique de l'ouest où elle est responsable de très importantes pertes de production (jusqu'à plus de 50% de la production des pays où elle est l'espèce majoritaire) et (iii) *P. capsici* est l'espèce la plus commune sur le continent américain (Cilas and Despréaux, 2004). Nous nous intéresserons dans cette étude exclusivement à l'espèce *P. megakarya*, du fait de son impact considérable sur la production en cacao du plus important bassin mondial de production : l'Afrique de l'Ouest. L'agent pathogène *P. megakarya* a été observé au Cameroun, au Gabon, à São Tomé, au Nigeria, au Togo, au Ghana et est apparu en 2000 en Côte d'Ivoire (premier pays producteur de cacao). *P. megakarya* est l'espèce dominante de *Phytophthora* au Cameroun et au Nigeria où très peu de *P. palmivora* ont été isolés (Cilas and Despréaux, 2004). On suppose qu'à l'origine, l'hôte de *P. megakarya* était un arbre des forêts primaires de l'Afrique de l'ouest ou du centre, probablement du Nigéria ou du Cameroun, cependant son spectre d'hôtes est encore mal connu (Holmes et al., 2003).

Deux phases permettent de décrire le cycle de vie (cf Figure 8) des espèces de *Phytophthora* : la phase de conservation et de transmission. La phase de conservation a lieu au cours de la saison sèche. Pendant la saison sèche, des chlamydospores sont conservées principalement dans le sol et potentiellement dans des tissus du cacaoyer. Elles constituent l'inoculum primaire. Pendant la saison des pluies, les clamydospores germent du fait de l'apparition de conditions favorables pour donner un thalle mycélien. Un sporocyte se forme à partir du thalle mycélien et germe pour libérer des zoospores qui s'enkystent pendant quelques heures puis germent à leur tour pour donner un nouveau thalle mycélien ce qui marque le début de l'épidémie (Cilas and Despréaux, 2004). L'eau constitue le principal véhicule du pathogène et va transmettre les spores du haut de l'arbre vers le bas en ruisselant le long du tronc et du bas de l'arbre vers le haut par l'énergie cinétique produite par l'impact des gouttes de pluie au pied du cacaoyer. Le vent peut également jouer un rôle dans le transport des spores mais principalement par son action sur la pluie. Les insectes jouent également un rôle dans la transmission des spores. En particulier, il a été montré que les fourmis du genre *Crematogaster* véhiculent des spores de *Phytophthora megakarya* en se déplaçant sur un cacaoyer et en passant d'un cacaoyer à l'autre au sein d'une même parcelle (Evans, 1971). Enfin, les interventions humaines au sein de la parcelle seraient également susceptibles de transporter le pathogène. A l'exception de ces deux derniers facteurs de transmission, la distance de propagation du pathogène serait assez faible, i.e. de l'ordre du mètre.

Les conditions microclimatiques au sein d'une parcelle influencent le cycle de vie de *P. megakarya*. La pluie et l'humidité relative sont des facteurs clés dans le développement



FIGURE 9 – Miride de l'espèce *Sahlbergella singularis* adulte photographié sur une cabosse.

du pathogène. La sporulation du pathogène est favorisée par l'humidité relative et une faible ventilation. La pluie quant à elle permet la transmission des spores produites. Ainsi, on sait qu'une forte densité en cacaoyers ainsi qu'un ombrage dense dans la parcelle sont favorables au développement de la maladie du fait de la forte humidité relative et de la faible ventilation qu'engendrent ces caractéristiques de structure de la végétation (Cilas and Despréaux, 2004). La forte densité en cacaoyers pourrait également permettre une meilleure transmission du pathogène d'un arbre à l'autre en diminuant les distances entre hôtes. Il a également été montré en laboratoire un effet inhibiteur de la lumière sur la croissance du pathogène et un effet de la température sur différentes partie du cycle de vie du pathogène (Blaha, 1983). Cependant, ces connaissances acquises en laboratoire ne permettent pas d'identifier l'impact de ces deux facteurs sur le développement de la maladie au sein d'une parcelle (Cilas and Despréaux, 2004). D'autre part, le rôle des facteurs pédologiques est encore très peu connu, en théorie ces facteurs ne devraient pas jouer un rôle dominant dans le développement de la maladie (Cilas and Despréaux, 2004).

1.4.5 Les mirides du cacaoyer

Les mirides sont les ravageurs du cacaoyer les plus préjudiciables à la production mondiale. Environ 40 espèces de Miridae (de l'ordre des Hemiptera) se nourrissent sur le cacaoyer et se répartissent en deux tribus : les Odoniellini et les Monaloniini (Babin, 2009). Parmi les mirides Odoniellini, seules deux espèces ont un impact économique majeur sur la culture du cacaoyer : *Sahlbergella singularis* et *Distantiella theobroma* (Figure 9). Ce sont des espèces proches à tout point de vue : aire de distribution, biologie, écologie, nature des dégâts et impact économique. *Sahlbergella singularis* est une espèce originaire de la zone forestière d'Afrique de l'ouest et d'Afrique centrale. Son aire de distribution



FIGURE 10 – Photographies des cinq stades larvaires de l'espèce *Sahlbergella singularis* du plus jeune A) au plus âgé E).

comprend : la Sierra Leone, le Libéria, la Côte d'Ivoire, le Ghana, le Togo, le Bénin, le Nigéria, le Cameroun, la République centrafricaine, la République Démocratique du Congo, la République de Congo, le Gabon, la Guinée équatoriale et São Tomé-et-Principe. Au Cameroun, *D. theobroma* est une espèce rare (moins de 1% des mirides observés dans des plantations de la région Centre) en comparaison à *S. singularis* qui représente plus de 90% des espèces observées (Babin et al., 2010). Les plantes hôtes de l'espèce *S. singularis* sont des plantes de la famille des Malvaceae appartenant à plusieurs genres tels que : *Theobroma* (*e.g. T. cacao*), *Cola* (*e.g. C. acuminata* et *C. lateritia*), *Sterculia* (*e.g. S. rhinopetala*) et *Ceiba* (*e.g. C. pentandra*) (Entwistle, 1972).

Le cycle de développement de *S. singularis* comprend un stade adulte (Figure 9), un stade embryonnaire et cinq stades larvaires (Figure 10). La femelle insère ses œufs dans les tissus de la plante hôte. Chez le cacaoyer, les oeufs sont principalement insérés dans le cortex des cabosses ou sous l'écorce des jeunes branches, des gourmands et des pédoncules des feuilles et des cabosses (Babin, 2009). Bien que les données de fécondité soient extrêmement variables, la fécondité moyenne serait comprise entre 30 et 50 oeufs par femelle et la fécondité moyenne journalière serait proche de 4 oeufs par femelle et par jour (Williams, 1954). Cependant, toutes les femelles ne porteraient pas d'oeufs au sein d'une même population (Babin and Bisseleua, 2006). Le développement embryonnaire dure entre 15 et 20 jours avec un minimum de 9 jours (Youdeowei, 1973). Le développement larvaire comprend 5 stades (Figure 10) dont la durée croît sensiblement des jeunes stades aux stades âgés avec une durée totale du développement larvaires d'environ 20 à 25 jours (Babin et al., 2011). La dernière mue larvaire, ou mue imaginale, donne naissance à un adulte ailé, mâle ou femelle. L'espèce *S. singularis* aurait d'importantes capacités de dispersion,

de l'ordre du kilomètre, et de localisation des plantes hôtes (Babin, 2009). *S. singularis* est un insecte piqueur-suceur qui s'alimente sur le cacaoyer en piquant les fruits à tous les stades de développement (chérelles et cabosses), les pousses aoûtées ou semi-aoûtées à l'extrémité des branches et les pousses orthotropes, appelées gourmands (Babin, 2009). Les populations de *S. singularis* sont fortement agrégées au sein des parcelles à cacaoyers ce qui serait en relation avec les conditions microclimatiques au sein de la parcelle (Babin et al., 2010).

Les conditions microclimatiques influencent la survie, l'installation et le développement de l'espèce *S. singularis*. Il a ainsi été montré que la lumière directe et le vent entrainaient des variations en température et en humidité relative qui pouvaient tuer les larves par dessiccation (Nwana and Youdeowei, 1977). Il est généralement admis que *S. singularis* est une espèce photophobique qui s'alimente principalement la nuit (Bisseleua, D H B, Vidal, 2008). En revanche, au sein d'une parcelle, il a été montré que *S. singularis* s'agrégeait sur les cacaoyers qui recevaient la plus grande quantité de lumière (Babin et al., 2010). L'une des hypothèses pour expliquer ce résultat étonnant du fait du photophobisme de l'insecte serait que la présence d'une ressource (cabosse, flushes, gourmands) plus abondante sur les cacaoyers situés dans les trous de lumière qu'à l'ombre attirerait les mirides. Au Cameroun, la présence des mirides suit une variation saisonnière et est à son maximum vers les mois d'août et septembre.

1.4.6 Conclusion

Nous avons choisi d'étudier les relations entre la structure de la végétation d'une parcelle et l'intensité d'attaque des bioagresseurs de la culture principale. Ce travail est appliqué aux cacaoyers et à ses trois bioagresseurs que sont la moniliose, la pourriture brune et les mirides. Le cacaoyer a été choisi puisque c'est l'une des rares cultures encore gérées traditionnellement au sein de systèmes agroforestiers complexes, les agroforêts, dans la majorité des pays producteurs. Les trois bioagresseurs ont été choisis du fait de leurs différences en terme de mode de dispersion, de spécialisation dans la relation avec l'hôte et de préférence microclimatique puisque ce sont les principales caractéristiques qui influencent les relations entre la structure de la végétation et les bioagresseurs. En effet, la moniliose (agent pathogène *Moniliophthora roreri*) est une maladie qui se disperse par le vent sur de grandes distances. C'est un agent pathogène que l'on peut considérer comme spécialiste de son hôte (peu d'hôte alternatif au cacaoyer). L'ombrage favorise la germination du pathogène mais diminue sa dispersion. La pourriture brune (agent pathogène *Phytophthora megakarya*) se disperse *via* l'eau libre sur de courtes distances. Son spectre d'hôte est encore mal connu ; par contre l'intensité de la maladie est globalement favorisée par l'ombrage. Enfin, les mirides (espèce *Sahlbergella singularis*) ont une dispersion active

sur de grandes distances. La spécialisation de *S. singularis* au cacaoyer est faible (nombreux hôtes alternatifs de la famille des Malvaceae) et sa densité est réduite par l'ombrage au sein d'une parcelle.

1.5 Axes de recherche, questions et hypothèses

Notre travail s'articule autour de trois axes de recherche présentés dans les trois prochaines sections avec leurs questions de recherche et hypothèses associées.

1.5.1 Diversité de structure horizontale des arbres des agroforêts à cacaoyers du Costa Rica et lien avec la diversité spécifique végétale et les quantités de cabosses produites et attaquées par la moniliose

La diversité spécifique, la composition et la structure verticale des peuplements végétaux des agroforêts ont fait l'objet de nombreuses études descriptives ces dernières années (Deheuvels et al., 2012; Schroth et al., 2004). En revanche, aucune étude n'a encore décrit les motifs (régulier, aléatoire, agrégé) de structure horizontale des arbres des agroforêts. Pourtant, le modèle d'installation d'une agroforêt à base de cacaoyer (plantation de cacaoyers et d'arbres fruitiers sous ombrage d'arbres forestiers après défriche du sous-bois de forêts naturelles) et les variations d'intensité de gestion entre parcelles suggèrent l'existence d'une diversité de structure horizontale entre peuplement d'une même parcelle et potentiellement entre parcelles d'une même région.

En forêt tropicale, il a été montré que l'hétérogénéité spatiale créée par les structures horizontales agrégées des arbres de canopée explique en partie la coexistence entre espèces végétales observée dans ces écosystèmes (Barot, 2004; Goreaud et al., 2002). Par contre, les plantes d'une même espèce sont théoriquement plus productives dans des structures régulières ou aléatoires que dans une structure agrégée du fait de l'augmentation de la distance entre voisins et donc de la diminution de la compétition intra-spécifique (Lamosova et al., 2010). Enfin, il est couramment admis que la transmission d'un pathogène décroît lorsque les distances entre individus hôtes augmentent et donc lorsque la plante hôte est régulièrement distribuée plutôt qu'agrégée dans l'espace.

Dans ce contexte, nous nous sommes posé les questions de recherche suivantes :

Existe-il une diversité de structure horizontale des végétaux dans les agroforêts à cacaoyers ? Si oui, explique-t-elle la diversité spécifique, la quantité de

cabosses produites et/ou la quantité de cabosses attaquées par la moniliose à l'échelle de la parcelle ?

Les hypothèses sous-jacentes sont les suivantes :

- H1.1. L'agroforêt étant un agroécosystème géré par un agriculteur, on observe seulement des motifs réguliers de structure horizontale des arbres d'une agroforêt et une interaction spatiale du type répulsion entre les cacaoyers et les arbres d'ombrage.
- H1.2. La structure agrégée des végétaux étant à la base des mécanismes de la coexistence des espèces, la structure agrégée des arbres forestiers d'une agroforêt augmente la diversité spécifique végétale de cet agroécosystème par rapport à des structures horizontales aléatoire ou régulière d'arbres forestiers.
- H1.3. La structure horizontale des arbres forestiers affectant la variance et non pas la moyenne de la lumière reçue sous canopée à l'échelle de la parcelle, elle n'affecte pas la production de cabosses des cacaoyers à l'échelle de la parcelle.
- H1.4. Un ombrage léger et uniforme étant recommandé pour lutter contre la moniliose au sein des agroforêts, une structure régulière des arbres forestiers plutôt qu'une structure aléatoire ou agrégée diminue la quantité de cabosses atteintes de moniliose.
- H1.5 La structure régulière des cacaoyers plutôt qu'aléatoire ou agrégée augmente la quantité de cabosses produites à l'échelle de la parcelle.
- H1.6. La structure régulière des cacaoyers plutôt qu'aléatoire ou agrégée diminue la quantité de cabosses atteintes de moniliose à l'échelle de la parcelle.

Ce travail fait l'objet du troisième chapitre de la thèse et correspond à un article publié dans la revue "Basic and Applied Ecology" et intitulé : "Diversity and spatial clustering of shade trees affect cacao yield and pathogen pressure in Costa Rican agroforests"

1.5.2 Relations entre la composition en hôte, la quantité de tissus sensibles, la structure spatiale de la végétation et l'intensité d'attaque de la moniliose en agroforêt à cacaoyers.

La moniliose est considérée comme la maladie du cacaoyer la plus potentiellement dommageable pour la production mondiale de cacao (Ploetz, 2007). Cette maladie est causée par le pathogène *Moniliophthora roreri* qui est spécialiste des fruits des espèces appartenant aux genres *Theobroma* et *Herrania*. Sur le cacaoyer, *Theobroma cacao*, la moniliose s'attaque au fruit quel que soit son stade de développement. Pour son développement cette maladie requiert des conditions microclimatiques contrastées au cours de

son cycle de vie. En effet, si une forte humidité relative est favorable à la germination des spores elle est défavorable à leur dissémination. Cette ambivalence microclimatique rend la gestion de la maladie par le biais de l'ombrage particulièrement difficile au sein des agroforêts à cacaoyers.

Les agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca au Costa Rica sont affectées par cette maladie. Dans cette région, les agroforêts présentent une forte diversité de composition et de structure spatiale de leurs peuplements végétaux. L'identification des variables de composition en hôte, de disponibilité de tissus sensibles et de structure spatiale des agroforêts qui expliquent les variations d'intensité de la moniliose observées à l'échelle de la parcelle serait une première étape dans la conception de systèmes de culture plus résistants à la moniliose. Dans ce contexte, nous nous sommes posé la question suivante :

Quelles sont les variables de composition en hôte, de disponibilité de tissus sensibles et de structure spatiale de la végétation des agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca au Costa Rica qui expliquent les variations d'intensité d'attaque de la moniliose à l'échelle de la parcelle ?

Les hypothèses sous-jacentes sont les suivantes :

- H2.1. La diminution de l'abondance relative et de la densité en cacaoyers à l'échelle de la parcelle diminue l'intensité d'attaque de la moniliose par effet de dilution et de diminution de la ressource.
- H2.2. La diminution des quantités de chérelles et de cabosses à l'échelle de la parcelle diminue l'intensité de la moniliose par diminution de la ressource.
- H2.3. Un microclimat contrasté étant favorable à l'intensité de la moniliose, et l'introduction d'arbres d'ombrage tamponnant le microclimat d'une parcelle, on fait l'hypothèse que l'augmentation de la densité d'arbres d'ombrage diminue l'intensité de la maladie.
- H2.4. Les arbres forestiers (haut, à houppier large et poreux) fournissant un ombrage plus homogène que des arbres fruitiers (bas, à houppier de faible diamètre et dense), plus les arbres d'ombrage sont des arbres forestiers (plutôt que fruitiers) et plus l'intensité de la moniliose est faible à l'échelle de la parcelle.
- H2.5. La forte densité en Musaceae diminuant la vitesse des vents mais augmentant l'humidité relative à l'échelle de la parcelle, n'influence pas l'intensité de la moniliose.
- H2.6. L'hétérogénéité de l'ombrage engendrée par l'agrégation des arbres forestiers augmente l'intensité de la moniliose en créant au sein d'une même parcelle à la fois des zones où les conditions sont propices à la germination (zones de fort ombrage) et des zones propices à la dissémination (zones de faible ombrage).

Ce travail fait l'objet du quatrième chapitre de la thèse et correspond à un article accepté dans la revue "Phytopathology", intitulé : "Shade tree spatial structure and pod production explain Frosty Pod Rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica."

1.5.3 Relations entre la composition en hôte, la quantité de tissus sensibles, la structure spatiale de la végétation et les bioagresseurs du cacaoyer en agroforêt du Cameroun

Les mirides, principalement l'espèce *Sahlbergella singularis*, et la pourriture brune, principalement l'agent pathogène *Phytophthora megakarya*, sont les principaux responsables des pertes de production des agroforêts à cacaoyers du Cameroun. Ces deux bioagresseurs sont particulièrement difficiles à gérer conjointement sur une même parcelle puisqu'ils sont affectés par des conditions microclimatiques contrastées. En effet, un ombrage homogène est préconisé pour réduire la présence des mirides alors que l'ombrage favorise le développement de la pourriture brune. D'autre part, dans les agroforêts du Cameroun il n'est pas rare de voir associées aux cacaoyers des espèces d'arbres d'ombrage de la famille des Malvaceae, connues pour être des hôtes alternatifs des mirides. La complexité des interactions entre végétation et bioagresseurs dans ces agroforêts à structure de végétation complexe nous ont conduit à nous poser la question suivante :

Quelles sont les variables de composition en hôte, de disponibilité en tissu sensible et de structure spatiale de la végétation des agroforêts à cacaoyers de la région Centre du Cameroun qui expliquent les variations de densité en mirides et d'intensité d'attaque de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle ?

Les hypothèses sous-jacentes sont les suivantes :

- H3.1. La diminution de l'abondance relative et de la densité en cacaoyers à l'échelle de la parcelle diminue la densité en mirides et l'intensité de la pourriture brune par effet de dilution et diminution de la ressource.
- H3.2. Les mirides s'alimentant en piquant les jeunes pousses et les fruits du cacaoyer, la diminution de la présence de flushes (poussées végétatives de feuilles) et de cabosses à l'échelle de la parcelle diminue la densité en mirides par diminution de la ressource. Le fruit du cacaoyer étant la principale ressource de la pourriture brune, la diminution de la disponibilité en cabosses à l'échelle de la parcelle diminue l'intensité de la pourriture brune par diminution de la ressource.
- H3.3. La présence d'arbres d'ombrage, hôtes alternatifs des mirides, au sein d'une

parcelle d'agroforêt à cacaoyers augmente la densité en mirides observés dans la parcelle par l'introduction d'une ressource additionnelle.

- H3.4. Les mirides s'installant préférentiellement sur les cacaoyers en plein soleil, l'augmentation de la densité d'arbres d'ombrage d'une parcelle diminue sa densité en mirides. A l'inverse, l'intensité de la pourriture brune étant favorisée par l'ombrage, l'augmentation de la densité d'arbres d'ombrage augmente l'intensité de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle.
- H3.5. La strate haute surplombant un plus grand nombre de cacaoyers que la strate intermédiaire et produisant donc un ombrage et une interception des pluies plus globale à l'échelle de la parcelle : plus les arbres d'ombrage appartiennent à la strate haute (plutôt qu'à la strate intermédiaire) et plus la densité en mirides et l'intensité en pourriture brune sont faibles.
- H3.6. Les mirides s'installant préférentiellement sur les cacaoyers en plein soleil, l'hétérogénéité de l'ombrage créée par l'agrégation des arbres forestiers et/ou fruitiers augmente la densité en mirides. En revanche, on ne s'attend pas à ce que l'hétérogénéité de l'ombrage affecte l'intensité globale de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle.

Ce travail fait l'objet du cinquième chapitre de la thèse et correspond à un article en préparation à soumettre dans la revue “Agriculture, Ecosystems & Environment" et intitulé : “Shade tree spatial structure and sensitive tissue availability explain mirid density and host composition explains black pod intensity in cacao agroforestry plots, Cameroon.".

La liste des publications et communications issues directement de ce travail de thèse est donné en Annexe A.

2 Méthodologie générale

Dans ce chapitre, nous avons pour objectif d'énoncer la méthodologie générale suivie pour répondre à nos deux principaux objectifs : 1) la description des structures spatiales des agroforêts (structures présentées dans le chapitre 3 pour les agroforêts du Costa Rica et dans le chapitre 5 pour les agroforêts du Cameroun) et 2) l'étude de l'interaction entre structure végétale des agroforêts et bioagresseurs (interactions présentées en chapitre 4 pour la moniliose et en chapitre 5 pour les mirides et la pourriture brune).

2.1 Dispositifs de recherche et acquisition des données

Les deux dispositifs de recherche sont des réseaux de parcelles paysannes. Un réseau est installé dans la région de Talamanca au Costa Rica et un autre dans la région Centre du Cameroun. Ces deux dispositifs s'inscrivent dans les dispositifs prioritaires de recherche en partenariat du CIRAD (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement). Ils permettent de concentrer les travaux de recherche des chercheurs du CIRAD et des organismes partenaires sur un nombre limité de dispositif et sur les axes prioritaires et les problématiques stratégiques développés par le CIRAD. D'autre part, le choix de l'utilisation de ces deux dispositifs de recherche s'est imposé du fait de la distribution géographique des trois bioagresseurs que nous souhaitions étudier (cf. Chapitre I, Objectif et modèles d'étude).

2.1.1 Le dispositif du Costa Rica

Au Costa Rica, la moniliose a été observée pour la première fois en 1978 et est actuellement la principale maladie affectant la production de cacao (Phillips-Mora and Wilkinson, 2007). Dans la région de Talamanca qui concentre une grande partie des plantations de cacaoyers du Costa Rica, la moniliose serait responsable d'environ 35% de perte de production (Deheuvels et al., 2012). Dans cette région il a été montré que la composition et

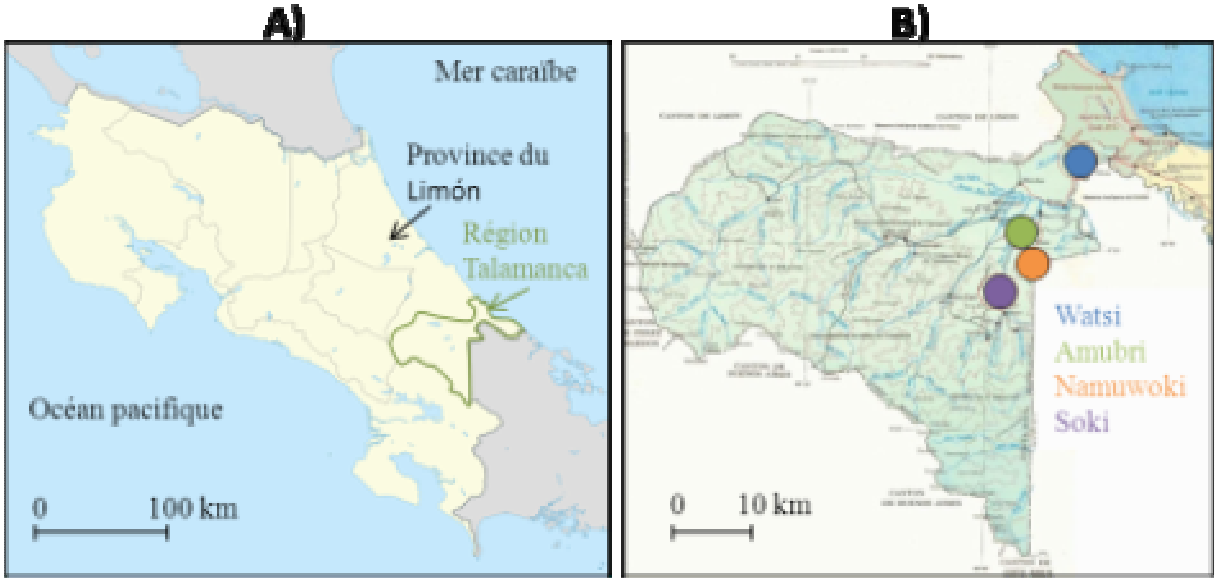


FIGURE 1 – **Zone d'étude et réseau de parcelles dans la région de Talamanca au Costa Rica.** A) Provinces du Costa Rica et région de Talamanca. B) Région de Talamanca et localisation des 4 villages de la réserve Bribri abritant le réseau de parcelles d'agroforêts à cacaoyers.

la structure verticale des agroforêts à cacaoyers étaient variables d'une parcelle à l'autre et que cette variabilité n'affectait que faiblement la production totale en cacao déjà relativement faible à l'échelle de la parcelle (Deheuvels et al., 2012). Cependant, il n'a pas été étudié si cette variabilité de composition et de structure verticale de la végétation était susceptible d'affecter l'intensité de la moniliose. De plus, la structure horizontale des peuplements végétaux de ces agroforêts n'a pas encore été décrite. Cette caractéristique de structure, rarement prise en compte, est pourtant susceptible d'influencer les mécanismes de régulation des bioagresseurs. Nous avons donc étudié la structure horizontale des peuplements végétaux des agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca afin d'identifier son effet sur le fonctionnement agroécologique de l'agroécosystème. Le réseau de parcelles utilisé dans notre étude a été mis en place par Olivier Deheuvels (UMR System) dans le cadre de sa thèse (Deheuvels, 2011).

Choix de la zone d'étude

Les cultures du cacaoyer, de la banane plantain et de la banane constituent les principales activités agricoles de la région de Talamanca située au Sud-Est du Costa Rica (Figure 1). Le cacaoyer y est cultivé exclusivement au sein de systèmes agroforestiers (Figure 2). Les agroforêts prédominent en zone de piémont où les fragments de forêts primaires et secondaires, les pâturages, les cultures annuelles et les jachères constituent le paysage (Schroth et al., 2004). Entre les agroforêts à cacaoyers, les fragments de forêts primaires ou secondaires deviennent de plus en plus denses pour se fermer au-delà de 600



FIGURE 2 – **Photographies de quatre parcelles d'agroforêts à cacaoyers du réseau de Talamanca au Costa Rica.**

m en un paysage uniquement forestier. Il existe un gradient d'intensité de gestion au sein des agroforêts en grande partie lié au gradient d'accessibilité des parcelles (Deheuvels, 2011). En effet, la zone de production de cacao est parcourue par le fleuve Telire, ses quatre affluents principaux et une multitude d'affluents secondaires qui rendent difficile les déplacements et les transports. Ainsi, les productions agricoles destinées à la vente, telles que le cacao, sont acheminées en dehors de cette zone en pirogue ou à pied. En fonction de leur accessibilité, les parcelles sont donc plus ou moins entretenues, certaines ne recevant la visite d'un agriculteur presque uniquement pour la récolte. Toutes les parcelles du réseau sont certifiées en agriculture biologique et il n'est donc fait usage d'aucun fongicide de synthèse pour lutter contre la moniliose du cacaoyer. Les seuls moyens de lutte contre la moniliose sont l'entretien de l'ombrage de la parcelle et la récolte sanitaire. La récolte sanitaire consiste à retirer des arbres les fruits atteints par la maladie pour évacuer une partie de l'inoculum.

Réseau de parcelles

Le dispositif expérimental est constitué de 36 parcelles localisées dans un secteur d'environ 10 x 10 km au sein de la réserve indigène Bribri de la région de Talamanca. Dans ce secteur, les parcelles sont réparties entre 4 communautés du territoire indien Bribri : 5 parcelles sont situées à Watsi, 9 parcelles à Amubri, 16 parcelles à Namuwokir et 6 parcelles à Soki (Figure 1). Ces parcelles ont été sélectionnées afin de rendre compte du gradient d'intensité de gestion de la région. L'hypothèse faite au moment de la construc-

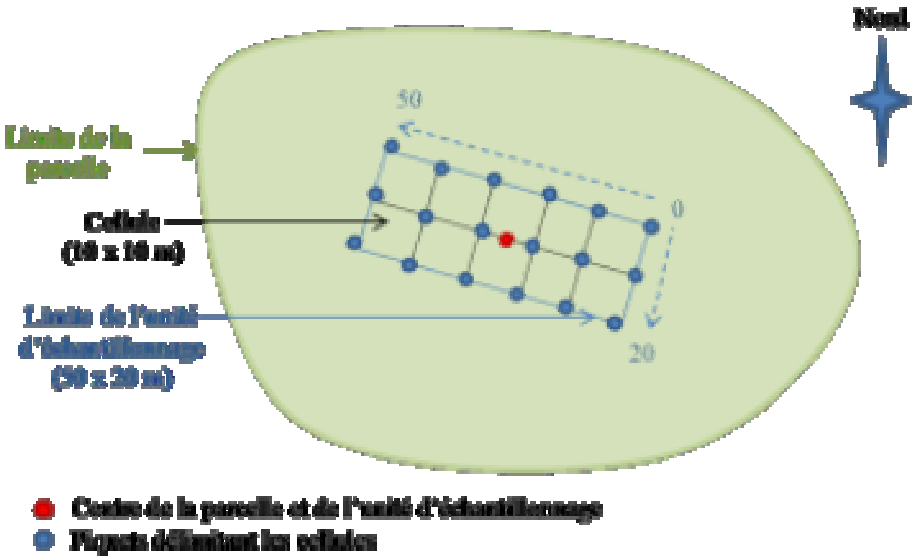


FIGURE 3 – **Schématisation d'une parcelle d'agroforêt du réseau du Costa Rica et de son unité d'échantillonnage.**

tion du réseau est que le gradient d'intensité de gestion révèlera des contrastes en termes de diversité, composition et structure verticale des peuplements végétaux des agroforêts à cacaoyers (Deheuvels, 2011).
L'ensemble des données collectées dans ce réseau de parcelles a été recueilli dans des unités d'échantillonnage de 50 x 20 m installées dans chaque parcelle (Figure 3) . Cette unité d'échantillonnage, portion d'un agroécosystème aux dimensions plus vastes, est supposée représentative du reste de la parcelle et sera considérée dans le reste de l'étude comme une parcelle d'agroforêt à part entière.

Cartographie et données

L'étude de la structure horizontale d'un peuplement végétal requiert l'acquisition de données spatialement explicites indiquant les positions par les coordonnées cartésiennes x,y des individus des peuplements étudiés au sein de l'unité d'échantillonnage. Dans cette partie nous décrivons le protocole utilisé pour cartographier la végétation, i.e. obtenir leurs positions x, y.

Le centre de chaque parcelle est déterminé visuellement suite au traçage par GPS en mode “Track" du contour de la parcelle et matérialisé sur le terrain par un piquet. Ce centre approximatif de la parcelle est également le centre de l'unité d'échantillonnage de 50 x 20 m mise en place dans chaque parcelle (Figure 3). L'orientation de l'unité d'échantillonnage est déterminée de façon à maximiser la distance entre les bords de l'unité d'échantillonnage et les bords de la parcelle. L'unité d'échantillonnage est divisée en 10 carrés de 10 x 10 m qu'on appellera par la suite des cellules (Figure 3). Les piquets délimitant chaque cellule

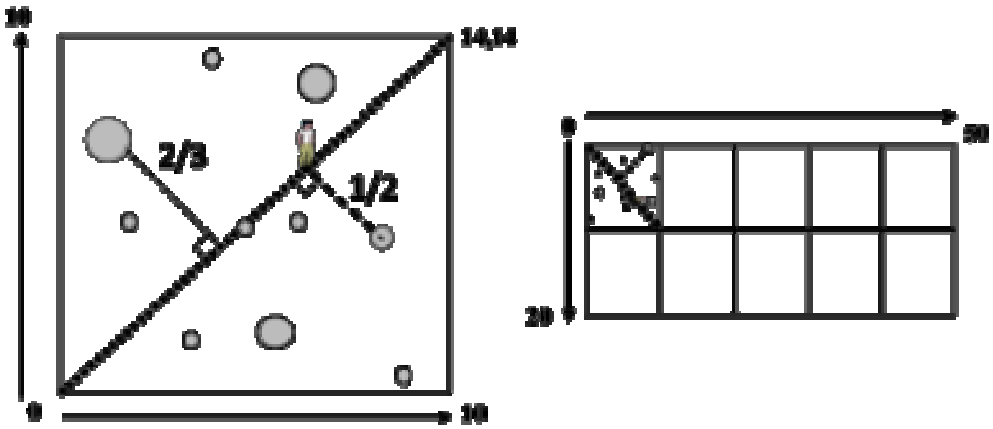


FIGURE 4 – **Schématisation de la méthode de cartographie de la végétation des unités d'échantillonnage construites dans les agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca au Costa Rica.**

sont placés à l'aide d'un mètre ruban en vérifiant la longueur de la diagonale de chaque cellule afin de s'assurer de la forme carrée de la cellule. Les données récoltées sont les coordonnées de tous les végétaux de hauteur supérieure à 2,5 m. Les végétaux d'une hauteur inférieure à 2.5 m appartiennent majoritairement aux herbacées et aux arbustes et arbres juvéniles. Ils ne sont pas étudiés dans notre travail puisqu'ils sont supposés avoir une influence faible sur le microclimat et sur la ressource pour le bioagresseur. Pour rendre pratique la prise de données sur le terrain, les coordonnées sont notées par cellule dans un premier temps. Les coordonnées finales des individus sont ensuite obtenues par translation suivant la position de la cellule dans l'unité d'échantillonnage. Les coordonnées sont mesurées à l'aide de mètre-rubans et de papiers millimétrés. Dans chaque cellule, l'une après l'autre, un mètre ruban est placé le long de la diagonale et les limites de la cellule sont matérialisées à l'aide d'un ruban de signalisation. L'observateur marche ensuite le long de la diagonale avec un papier millimétré où est représentée la cellule (échelle 1/100). Il relève les positions des individus et les reporte sur le papier millimétré : la distance sur la diagonale est parfaitement repérée grâce au mètre ruban et la position de l'individu dans le triangle formé par la diagonale et les deux côtés de la cellule est estimée, selon une échelle visuelle proportionnelle, par rapport à son éloignement des limites matérialisées de la cellule et de sa diagonale (comme représenté sur la Figure 4). Ce protocole de cartographie a été construit par Olivier Deheuvels (UMR System), Jacques Avelino (UR106) et Marie Ange Ngo Bieng (UMR System) et les cartographies ont été réalisées par Ignacio Rodriguez Marquez en 2009. Dans chaque parcelle, les noms vernaculaires de toutes les espèces ont été notés.

2.1.2 Le dispositif du Cameroun

Au Cameroun l'espèce dominante responsable de la pourriture brune est *P. megakarya* et l'espèce dominante de miride du cacaoyer est *S. singularis*. Ils sont dans ce pays la maladie et le ravageur qui font les plus importants dégâts aux cacaoyers entraînant des pertes de production considérables. Au Cameroun, le cacaoyer est principalement cultivé au sein d'agroforêts dans deux bassins de production : le bassin sud-ouest et le bassin centre-sud (Figure 5). Notre étude sur le lien entre structure de la végétation des agroforêts à cacaoyers et les mirides et la pourriture brune a lieu dans la région centre du Cameroun.

Choix de la zone d'étude

Dans la région Centre du Cameroun le cacao est cultivé dans une gamme contrastée de conditions agroécologiques et pédoclimatiques (Babin, 2009; Jagoret et al., 2012). Cette gamme s'étend de la zone forestière au Sud du département de Nyong-et-So'o à la zone de transition savane-forêt au Nord du département Mbam-et-Inoubou. Au nord, les zones de savane ne conviennent pas à la croissance du cacaoyer en raison des conditions écologiques et pédoclimatiques qui les caractérisent : pluviométrie inférieure aux exigences du cacaoyer et inégalement répartie, médiocre qualité des sols notamment en termes de matière organique, etc. (Braudeau, 1969; Jagoret et al., 2012). Nous avons choisi de mener notre étude dans le département de la Lékié, sur les agroforêts proches de la ville d'Obala car sur la gamme de production de cacao de la région centre, les agroforêts de cette zone semblent être dans une situation pédoclimatique intermédiaire (Babin, 2009; Jagoret, 2011). C'est une zone forestière fortement anthropisée. La ville d'Obala est localisée à quelques kilomètres au nord de Yaoundé, la capitale du pays. Le relief est très varié : collines fortement ondulées, plateaux et plaines avec de larges bas-fonds (Babin, 2009). Il s'agit d'une zone de production stabilisée où les plantations adultes sont en pleine production. L'entretien et les traitements phytosanitaires des parcelles sont réguliers. La pression démographique de cette région impose des pratiques culturales plus intensives et une diversification des cultures. Les sols dominants sont ferralitiques moyennement désaturés (Jagoret, 2011).

Réseau de parcelles

Dans le cadre de cette thèse, un réseau de 20 parcelles d'agroforêts à cacaoyers a été installé dans le département de la Lékié, région Centre du Cameroun (Figure 6). Ce dispositif expérimental est localisé dans un secteur de 10 x 10 km dans lequel les parcelles paysannes sont réparties dans 3 villages : 9 parcelles sont situées à Nkolobang, 7 parcelles à Zima et 4 parcelles à Mbakomo (Figure 5). Ces parcelles ont été sélectionnées sur le critère d'une densité minimale de 40 arbres/ha associés aux cacaoyers.
L'ensemble des données prises dans ce réseau de parcelles a été recueilli dans des unités d'échantillonnage de 50 x 50 m installées dans chaque parcelle. Cette unité d'échantillon-

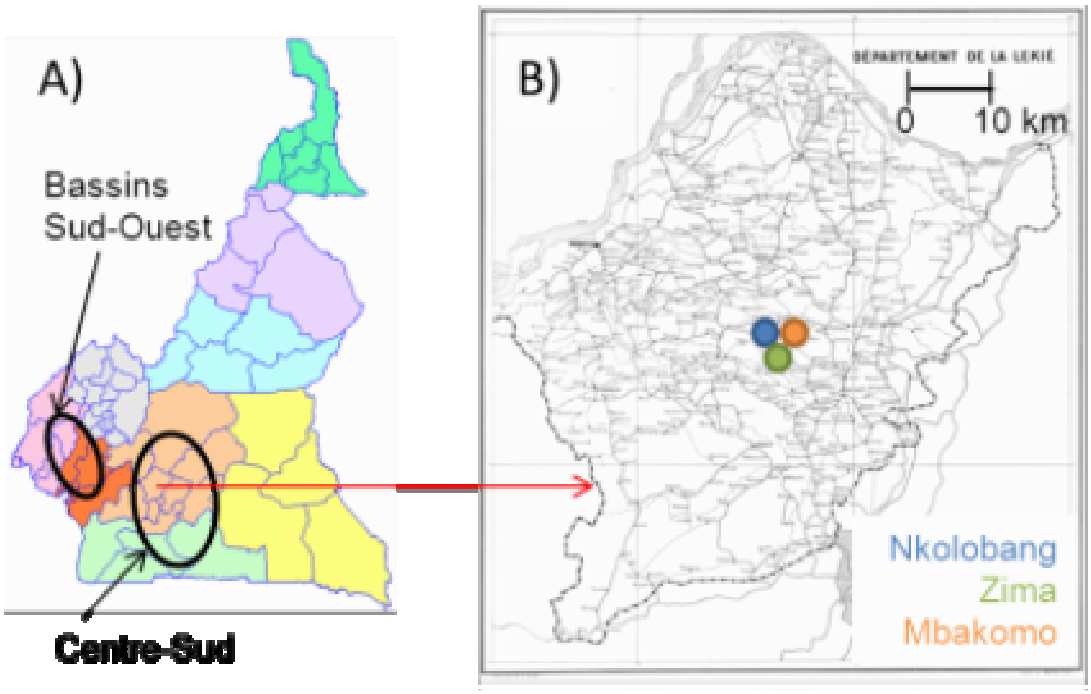


FIGURE 5 – **Zone d'étude et réseau de parcelles du département de la Lékié au Cameroun.** A) Cartographie du Cameroun et de ses deux principaux bassins de production de cacao. B) localisation des villages abritant les parcelles d'agroforêts à cacaoyers du réseau dans le département de la Lékié.

nage est supposée représentative du reste de la parcelle et sera considérée dans le reste de l'étude comme une parcelle d'agroforêt à part entière.

Cartographie et données

De la même manière qu'au Costa Rica, nous avons mis en place une campagne de terrain pour acquérir des données spatialement explicites indiquant les coordonnées cartésiennes (x,y) des individus des peuplements étudiés au sein des unités d'échantillonnage sélectionnées. Dans cette partie nous décrivons le protocole utilisé pour cartographier la végétation, qui est différent du protocole utilisé au Costa Rica.

Au Cameroun, le centre approximatif de la parcelle est déterminé à l'aide de mètre ruban et est matérialisé par un piquet. Le centre de l'unité d'échantillonnage est placé au centre de la parcelle de façon à maximiser la distance entre les bords de l'unité d'échantillonnage et les bords de la parcelle (Figure 7).
La cartographie est réalisée à l'aide d'un théodolite, station totale Leica Builder 409 en mode prisme (mesure infra-rouge) afin d'éviter les phénomènes de réflexion du mode laser. Le mode prisme nécessite que le prisme, porté par une perche de 1.30 m, soit déplacé d'arbre en arbre pour enregistrer leur position. Le théodolite mesure la distance horizontale du point de station (c'est-à-dire l'emplacement du théodolite) à la cible (i.e. l'arbre)



FIGURE 6 – **Photographies de quatre parcelles d'agroforêts à cacaoyers du réseau du département de la Lékié au Cameroun.**

et son angle par rapport à la ligne de base préalablement enregistrée. L'emplacement du théodolite doit respecter autant que possible plusieurs critères : 1) les deux piquets de la ligne de base doivent être visibles afin d'être enregistrés au début de la cartographie, les quatre piquets d'angle doivent être visibles afin d'être implantés au début de la cartographie, le théodolite ne doit pas être situés à proximité d'un arbre à fort diamètre (pour éviter les angles morts générateur d'erreur lors de la cartographie). Si possible un seul point de station est effectué par cartographie au centre de la parcelle. Sinon, deux points de station sont réalisés et la ligne de base est enregistrée à chaque déplacement du théodolite d'un point de station à l'autre. Nous décrirons ici la méthode de cartographie lorsqu'un seul point de station est nécessaire et est situé au centre de l'unité d'échantillonnage à cartographier (comme illustré dans la Figure 7). Les deux piquets matérialisant la ligne de base sont placés à 25 m chacun du théodolite à l'aide de mètre ruban et si possible dans une direction Est-Ouest. La position de ces piquets est enregistrée en tant que ligne de base. Si la forme de la parcelle ne permet pas d'installer un dispositif de 50 x 50 m à partir d'une ligne de base orientée Est-Ouest une autre orientation est donnée à la ligne de base et est notée. Après l'enregistrement de la ligne de base, les quatre piquets d'angle de l'unité d'échantillonnage et les deux piquets restants de milieu de côté sont placés à l'aide de la fonction implantation (Figure 7). Les limites de l'unité d'échantillonnage sont délimitées par un ruban de signalisation tiré entre tous les piquets. Ensuite une personne prend les mesures au théodolite et l'autre déplace le prisme d'arbre en arbre. Les positions de tous les végétaux haut de plus de 2 m sont enregistrées. La hauteur des

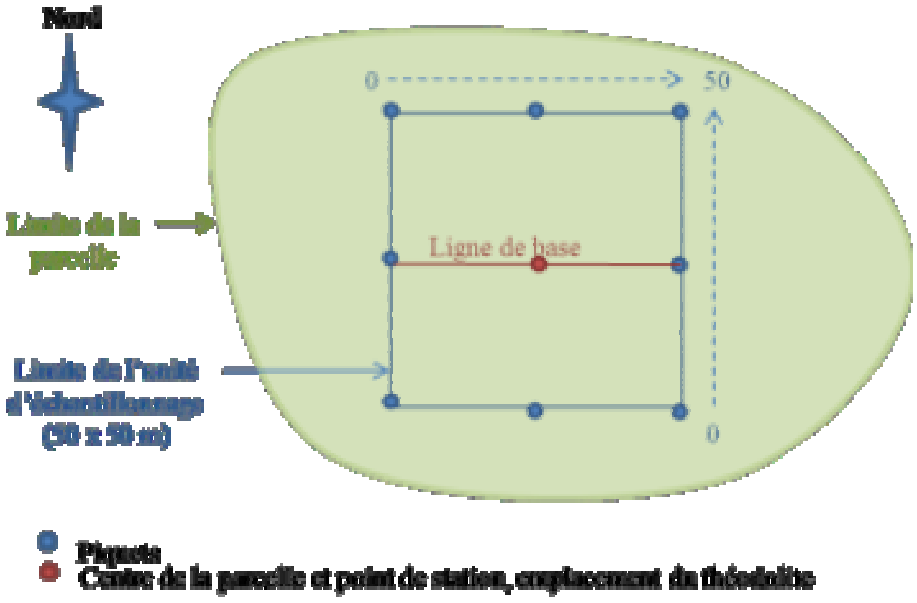


FIGURE 7 – **Schématisation d'une parcelle d'agroforêt du réseau du Cameroun et de son unité d'échantillonnage.**

végétaux considérés dans la cartographie a été abaissée par rapport aux cartographies réalisées au Costa Rica. Il nous a semblé préférable d'abaisser le seuil afin de considérer dans la cartographie les plus jeunes cacaoyers représentant une ressource pour les mirides. Les agroforêts du Cameroun étant globalement beaucoup plus gérées que celle du Costa Rica, la redensification des peuplements et donc la présence des jeunes cacaoyers y étaient plus fréquentes. La personne mobile note dans un carnet de terrain des renseignements sur les végétaux cartographiés : la catégorie (Cacaoyer, Musaceae, Arecaceae, Arbres forestiers, Arbres fruitiers), le nom vernaculaire et pour les arbres forestiers et les arbres fruitiers la circonférence et l'appartenance à une strate "supérieure" entre 15 et 30 m , "intermédiaire" entre 5 et 15 m et "cacaoyer" entre 2 et 5 m. Un code permet de relier les renseignements du carnet de terrain sur chaque végétal à la position de ce végétal pris au théodolite. Une fois cartographiés les végétaux sont marqués par une marque de peinture de façon à ne pas être cartographiés à deux reprises. De plus, pour 80 cacaoyers par unité d'échantillonnage une étiquette numérotée de 1 à 80 est agrafée au tronc. Les étiquettes permettent de repérer les cacaoyers suivis pour les données bioagresseurs et quantité de tissus sensible. Ces cacaoyers ont été choisis de façon à être répartis de façon homogène sur la surface de l'unité d'échantillonnage. Ils ne sont pas juvéniles et aucun obstacle ne gêne l'installation de bâche plastique de 4 x 4 m au pied de ces cacaoyers.

Le protocole de cartographie a été construit avec l'aide de Marie Ange Ngo Bieng (UMR System). Les cartographies ont été réalisés en septembre-octobre 2011 en collaboration avec Marie Ange Ngo Bieng (UMR System), Edgard Ebene (villageois de Nkolobang) et Régis Babin (UR106). De plus, en 2013, d'autres renseignements sur les ligneux associés au cacaoyer ont été relevés par Quentin Rougerot dans le cadre d'un stage réalisé au

sein des Unités de recherche UMR System et UR 106 du CIRAD (Rougelot, 2013). Les renseignements sont la hauteur du tronc (du sol jusqu'à la première branche portant des feuilles) et de la couronne (de la première branche portant des feuilles à la cime de l'arbre) au clinomètre, le diamètre de la couronne depuis le sol dans deux directions (Nord-Sud et Est-Ouest), la forme de la couronne (ellipsoïde, semi-ellipsoïde, conique, conique-inversée et cylindrique), la densité du feuillage (suivant cinq classes de pourcentage attribuées à l'œil nu). Les arbres associés aux cacaoyers étaient alors repérés à partir des cartographies réalisées en 2011.

2.2 Caractérisation de la structure des agroforêts

Comme indiqué dans le chapitre I, nous définissons la structure d'une agroforêt comme un ensemble d'attributs caractérisant la composition et la structure spatiale verticale et horizontale des peuplements végétaux. Dans le paragraphe suivant nous détaillons le calcul de ces attributs. Ces attributs n'ont pas pour objectif de décrire exhaustivement la complexité de structure des agroforêts. Ils sont choisis en fonction des hypothèses que nous faisons des liens entre structure de la végétation des agroforêts et intensité d'attaque des bioagresseurs (cf. Chapitre I, Questions de recherche et hypothèses).

2.2.1 Composition de la végétation

La composition de la végétation est définie par l'identité des populations présentes dans les peuplements étudiés. La composition végétale est décrite afin d'étudier l'hypothèse d'altération de la ressource pour le bioagresseur dans les agroécosystèmes plurispécifiques. Par conséquent, nous nous intéressons exclusivement aux attributs permettant de décrire la composition en hôte pour le bioagresseur c'est-à-dire la composition en cacaoyer et en hôte alternatif s'il en existe pour le bioagresseur étudié.

Pour décrire la composition en plante hôte des bioagresseurs on utilise 3 variables : l'abondance relative des cacaoyers, la densité des cacaoyers et la présence/absence des espèces hôtes alternatives. L'abondance relative des cacaoyers (notée *Abca*) est le pourcentage de cacaoyers au sein de la totalité de la végétation cartographiée de l'agroforêt. La densité de cacaoyers (notée *Dca*, nombre de cacaoyers à l'hectare) est le nombre d'individus cacaoyers observés dans l'unité d'échantillonnage puis exprimé à l'échelle de l'hectare.

Parmi nos bioagresseurs, les mirides ont des hôtes alternatifs connus avec certitude (Entwistle, 1972). La présence des hôtes alternatifs des mirides est évaluée par une variable catégorielle (notée *Alter*) qui décrit la présence/absence de quatre espèces de la famille des Malvaceae dans nos parcelles : *Ceiba pentandra* (Figure 8), *Cola acuminate*,



FIGURE 8 – Photographie d'un fromager (*Ceiba pentandra*)

Cola lateritia and *Sterculia rhinopetala*. Ces quatre espèces sont les espèces présentes dans nos parcelles et connues comme étant des hôtes alternatifs des mirides (Entwistle, 1972; Babin, 2009). La moniliose est une maladie qui a pour hôte les espèces du genre *Theobroma* et *Herrania*. Une très faible quantité d'individus hôtes alternatifs de la moniliose a été observé dans notre réseau de parcelles : 6 individus observés dans le réseau de 36 parcelles. L'influence de la présence de ces 6 individus sur l'intensité de la moniliose nous a semblé relativement négligeable. Par conséquent, nous n'avons pas considéré l'effet de la présence d'hôte alternatif sur l'intensité de la moniliose dans notre étude. Le spectre d'hôte de la pourriture brune de la cabosse au Cameroun, *P.megakarya*, est encore mal connu. Une étude réalisé au Ghana, a montré que quatre espèces d'arbres d'ombrage souvent associées aux cacaoyers pouvaient être des hôtes alternatifs : *Funtumia elastica*, *Sterculia tragacantha*, *Dracaena mannii* et *Ricinodendron heudelotii* (Opoku et al., 2002). Cependant, l'étude montre également que la présence de ces espèces à proximité des cacaoyers n'influence pas l'incidence de la maladie observée sur cacaoyer. De plus, on ne sait pas encore si le cycle de vie de l'agent pathogène peut entièrement avoir lieu sur ces espèces dites hôtes alternatives. Enfin, parmi les quatre espèces identifiées, seulement une a été observé dans nos parcelles du Cameroun, *Ricinodendron heudelotii*, mais y est présente en faible quantité (7 individus répartis entre 6 parcelles). Par conséquent, nous n'avons pas considéré l'effet de la présence d'hôte alternatif sur l'intensité de la pourriture brune dans notre étude.

2.2.2 Structure verticale de la végétation

La structure verticale décrit la hauteur des différentes strates des peuplements végétaux. Dans notre étude, les arbres d'ombrage sont les arbres créant un ombrage pour la strate des cacaoyers et la structure verticale de l'agroforêt est caractérisée par deux variables : la densité d'arbres d'ombrage et la répartition des arbres d'ombrage entre la strate intermédiaire et la strate haute.

Au Costa Rica, nous avons évalué la densité d'arbres d'ombrage par la somme de la densité d'arbres forestiers et d'arbres fruitiers pour chaque unité d'échantillonnage (notée $Dcov$, exprimée en nombre d'arbres à l'hectare). La hauteur des végétaux ne faisant pas partie de nos données, nous n'avons pas été en mesure d'éliminer les arbres forestiers et fruitiers de strate inférieure aux cacaoyers de la variable $Dcov$. Cependant, on suppose le biais homogène et relativement faible d'après nos observations de terrain. La distribution des arbres d'ombrage entre la strate la plus haute, seulement atteinte par les arbres forestiers, et une strate intermédiaire entre cette strate haute et la strate des cacaoyers, a été évalué par le pourcentage d'arbres fruitiers (composant majoritaire de cette strate intermédiaire) au sein de la densité des arbres d'ombrage (variable notée $\%Fu$). De plus, il est apparu au Costa Rica que la présence des Musaceae était un élément de structure important des agroforêts (Deheuvels et al., 2012). Par conséquent, nous avons également pris en compte la densité de Musaceae (Dmu) qui sont les principales plantes associées aux cacaoyers et partageant leur strate de hauteur. Les Musaceae ne font pas d'ombrage aux cacaoyers adultes mais seulement aux plus jeunes plants de cacaoyers qui ne sont pas considérés ici puisque les plantes cartographiées sont celles de plus de 2.5 m. Ils sont par contre susceptibles de réduire la vitesse des vents et d'augmenter l'humidité relative au sein de la parcelle d'agroforêts.

Au Cameroun, en plus de l'appartenance des arbres associés aux cacaoyers, aux peuplements forestiers ou fruitiers, nous possédions l'indication de leur appartenance à trois strates de hauteur : supérieure, intermédiaire et strate dite “strate des cacaoyers". La somme des densités d'arbres associés aux cacaoyers appartenant aux strates “supérieure" et “intermédiaire" a été utilisée pour décrire la densité de la strate d'arbres produisant de l'ombrage aux cacaoyers (notée $Dcov$). Le pourcentage d'arbres de la strate intermédiaire au sein de la strate des arbres d'ombrage est notée $\%Inter$. La densité des Musaceae n'est pas considérée comme un élément de structure verticale important dans le cas des agroforêts du Cameroun. En effet, contrairement au Costa Rica où la culture du cacaoyer n'est pas majoritaire et où la culture des Musaceae fait concurrence, au Cameroun la culture du cacaoyer est prédominante dans la région d'étude.

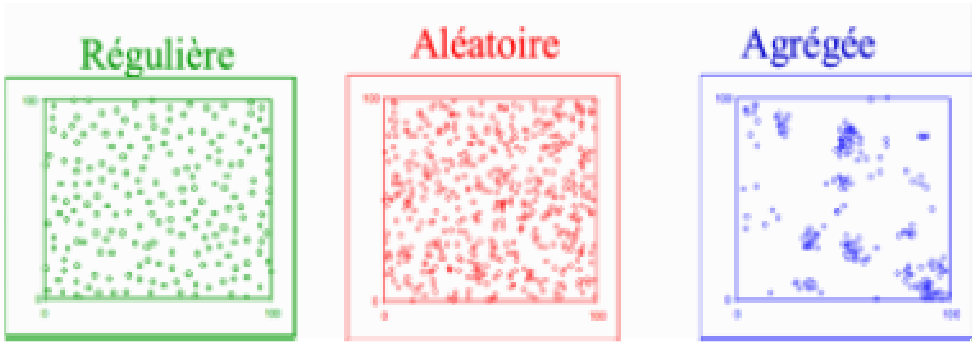


FIGURE 9 – Illustration de distributions régulière, aléatoire et agrégée (d'après Goreaud 2000))

2.2.3 Structure horizontale de la végétation

Notre objectif de l'analyse de la structure horizontale des peuplements végétaux des agroforêts est d'identifier la potentielle diversité des motifs (réguliers, aléatoires, agrégés) de dispersion spatiale des peuplements végétaux (Figure 9). Vis à vis de la complexité des facteurs exogènes (pédo-climatique, gestion, etc.) et endogènes (composition du peuplement, mode de régénération, intensité de gestion, etc.) à l'origine des motifs, nous utiliserons des fonctions statistiques capables de décrire des motifs complexes à plusieurs échelles spatiales : les fonctions de Ripley.

Fonctions de Ripley

La structure horizontale des peuplements végétaux est étudiée *via* le formalisme des processus ponctuels (Illian et al., 2008). L'étude des processus ponctuels se fait à partir d'un semis de points qui représente la position des individus dans l'espace. Chaque point représente un individu. L'utilisation du formalisme des processus ponctuels implique que l'on fait l'hypothèse qu'il existe un processus ponctuel sous-jacent dont la réalisation dans notre domaine d'étude est le semis de points (Goreaud, 2000; Ngo Bieng, 2007). Le fait que nous n'ayons à notre disposition qu'une réalisation du processus ponctuel (notre semis de points) oblige à faire des hypothèses implicites supplémentaires d'homogénéité [1], d'isotropie [2] pour rendre possible l'analyse de la structure spatiale (Goreaud, 2000). Ne connaissant pas le processus ponctuel sous-jacent, nous estimons la fonction $K(r)$ avec l'unique réalisation du processus connue : chacun des semis de points réels dans nos unités d'échantillonnage. Nous approchons le nombre de voisins autour d'un point quelconque du semis par sa moyenne sur l'ensemble des points du semis. Nous obtenons alors un

1. Un processus est dit homogène si ses propriétés ne varient pas d'un point à l'autre de l'espace (Goreaud, 2000).

2. Un processus est dit isotrope s'il est invariant par rotation, c'est-à-dire si ses propriétés ne varient pas avec l'orientation de l'espace(Goreaud, 2000).

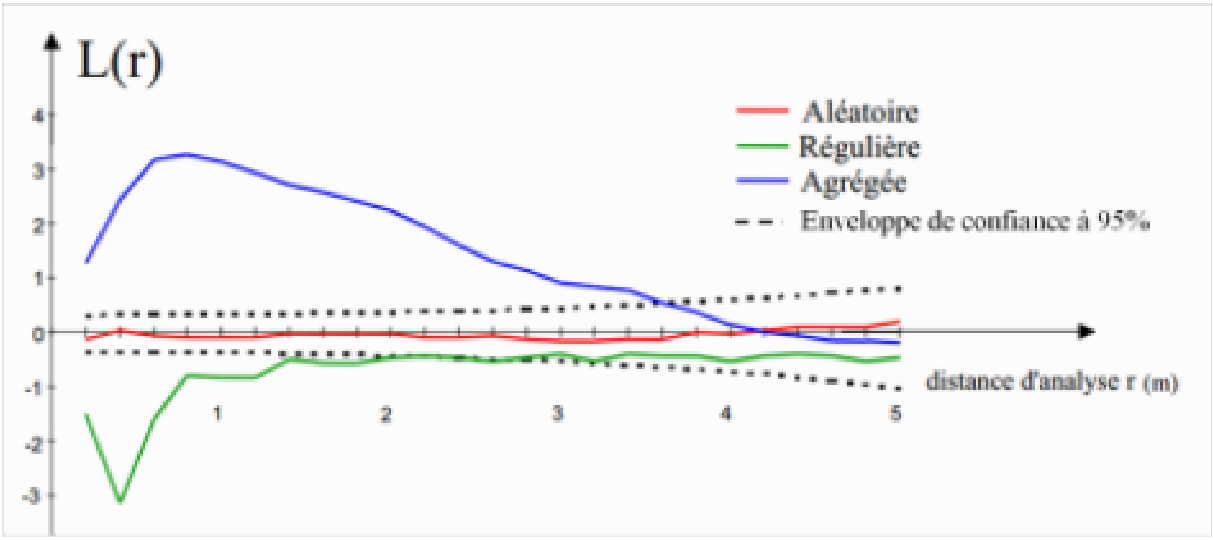


FIGURE 10 – Courbes de Ripley pour les distributions régulière, aléatoire et agrégée (d'après Goreaud 2000))

estimateur de $K(r)$, noté $\hat{K}(r)$:

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{\lambda} \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \cdot \frac{\delta_{ij}(r)}{n}$$

où n est le nombre de points dans le domaine d'étude de surface D (correspondant à 1000 m^2 au Costa Rica et 2500 m^2 au Cameroun), i et j des points du semis dans la parcelle de densité de points $\lambda = \frac{n}{D}$, δ_{ij} (r_{ij} étant la distance entre i et j) est donné par :

$$\delta_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{if} \quad r_{ij} \leq r \\ 0 & \text{if} \quad r_{ij} \geq r \end{cases}$$

Pour une structure aléatoire des individus sur la surface étudiée (processus de Poisson), on a : $\lambda \cdot K(r)_{aleatoire} = \lambda \cdot \pi \cdot r^2$ donc $K(r)_{aleatoire} = \pi \cdot r^2$. Pour un processus agrégé, les points ont en moyenne plus de voisins que sous l'hypothèse nulle d'un processus aléatoire, on a alors $K(r) > \pi \cdot r^2$, et inversement, pour un processus régulier les points ont en moyenne moins de voisins que sous l'hypothèse nulle d'un processus aléatoire, on a alors $K(r) < \pi \cdot r^2$. Du fait de la difficulté à interpréter la fonction $K(r)$, appelé fonction $K(r)$ de Ripley, on lui préfère la fonction $L(r)$ (Besag dans Ripley 1977) qui est une transformation racine carrée de la fonction $K(r)$ dont l'estimateur $\hat{L}(r)$ se calcule de la façon suivante :

$$\hat{L}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}(r)}{\pi} - r}$$

Cette fonction facilite l'interprétation graphique. En effet, pour un processus aléatoire, pour toute distance r, $L(r) = 0$. Pour les processus agrégé et régulier, on a donc respectivement $L(r) > 0$ et $L(r) < 0$ (Figure 10). Par souci de simplification des notations,

nous utiliserons la notation $K(r)$ et $L(r)$ pour désigner leurs estimateurs respectifs décrits ci-dessus $\hat{K}(r)$ et $\hat{L}(r)$. La significativité de la régularité et de l'agrégation des semis de points est interprétée à l'aide d'une enveloppe de confiance constituée de 95% de 1000 courbes de $L(r)$ simulées par méthodes de Monte Carlo à partir d'un processus aléatoire basé sur un semis de points de même densité que le semis de points étudié et sur la surface étudiée (Figure 10). Des effets de bordures peuvent sérieusement dégrader les statistiques basées sur les distances. C'est pourquoi nous utilisons une correction géométrique de l'effet de bordure telle que proposée par Ripley (1977). Elle consiste, pour les points en bordure du dispositif, à considérer qu'il y a un voisinage extérieur similaire au voisinage présent à l'intérieur du dispositif. Cette correction correspond à une pondération de la valeur δ_{ij} qui prend alors des valeurs différentes de 0 ou 1 (cf. Goreaud and Pélissier 1999 pour plus de précision sur la méthode).

Pour limiter l'approximation des valeurs $L(r)$ du fait de l'effet de bord, il est conseillé de restreindre l'interprétation des résultats à ceux obtenus pour des rayons égaux à la moitié ou au quart de la largeur du dispositif étudié (Goreaud, 2000). Au Costa Rica, l'unité d'échantillonnage mesurant 20 x 50 m, les fonctions $L(r)$ sont calculées pour les valeurs de r allant de 1 à 10 m, dix mètres étant la moitié de la longueur du plus petit côté du dispositif et donc la limite maximale d'interprétation de la fonction de Ripley (Goreaud, 2000). Au Cameroun, l'unité d'échantillonnage mesurant 50 x 50 m, nous pourrions analyser les courbes de Ripley jusqu'à une distance r de 25 m. Cependant, nous restreindrons nos interprétations aux distances r allant de 1 à 12 m (soit le quart de la longueur d'un côté du dispositif) afin de rester dans l'analyse des structures à faibles et moyennes distances. Cette restriction nous permet aussi de nous situer dans les mêmes distances d'analyse au Costa Rica et au Cameroun.

Nous avons ainsi calculé la fonction $L(r)$ de Ripley pour les peuplements végétaux “arbres forestiers" d'une part et “arbres fruitiers" d'autre part, au Costa Rica et au Cameroun. La distinction entre ces deux peuplements est particulièrement importante dans l'analyse de la structure horizontale puisque nous faisons l'hypothèse que ces deux peuplements sont soumis à deux processus d'installation différents à l'origine des structures horizontales observées. En effet nous supposons que les arbres forestiers sont soumis à une régénération naturelle à laquelle s'ajoute une sélection des jeunes plants par l'agriculteur alors que nous supposons que les arbres fruitiers sont principalement soumis à une installation par plantation (Schroth et al., 2004). D'autre part, les analyses de structure horizontale d'un peuplement sont d'autant plus significatives qu'elles sont réalisées à partir d'une densité minimale d'individus dans le domaine d'étude (Condit, 2000). Il n'y a pas dans la littérature de seuil fixé, le seuil dépend du modèle d'étude et de la surface analysée. Le seuil de 1 individu à l'hectare (Condit, 2000), utilisé dans les études forestières qui sont réalisées sur de très grandes surfaces (de l'ordre de la dizaine d'hec-

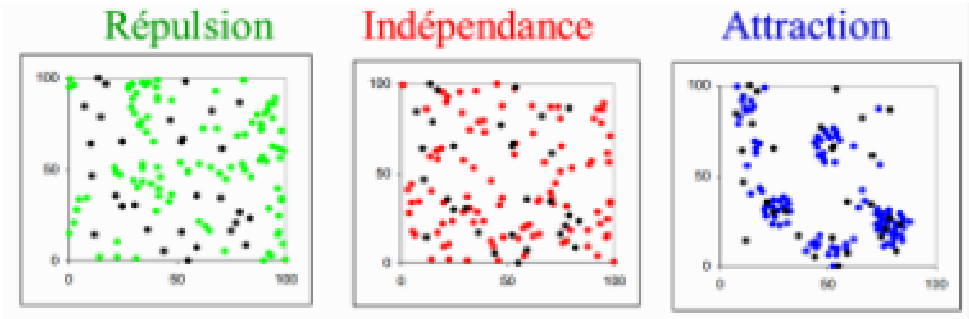


FIGURE 11 – Illustration de structures intertypes de répulsion, d'indépendance et d'attraction entre deux peuplements.

tares), ne peut pas être utilisé pour notre modèle d'étude. Les parcelles d'agroforêt sont généralement de faibles tailles et dépassent rarement l'hectare dans les zones étudiées. Par conséquent, nous utiliserons un seuil de 10 individus par parcelle pour analyser la structure du peuplement (10 points dans le semis). A partir des parcelles présentant des densités suffisantes d'individus d'un peuplement nous analyserons la structure horizontale de ce peuplement en calculant la fonction $L(r)$ de Ripley.

Enfin, la fonction intertype, notée $L_{12}(r)$, permet d'étudier l'interaction spatiale horizontale entre deux peuplements végétaux (Lotwick and Silverman, 1982). Nous l'utilisons dans le chapitre III afin de répondre à une partie de l'hypothèse H.1.1. : L'agroforêt étant un agroécosystème géré par un agriculteur, on observe seulement une interaction spatial du type répulsion entre les cacaoyers et les arbres d'ombrage. La fonction intertype est basée sur le même principe que la fonction $L(r)$ (Besag dans Ripley 1977). $K_{12}(r)$ est un recensement de l'espérance du nombre de voisins du peuplement 2 autour des individus du peuplement 1, et l'hypothèse nulle est l'indépendance dans le positionnement des points des deux peuplements. On a sous l'hypothèse nulle : $L_{12}(r) = 0$. S'il y a dans un cercle de rayon r autour d'un point du peuplement 1 : (i) plus de voisins du peuplement 2 que sous l'hypothèse nulle d'indépendance, on parle d'attraction intertype ($L_{12}(r) > 0$) et (ii) inversement, moins de voisins du peuplement 2 que sous l'hypothèse nulle d'indépendance, on parle de répulsion intertype ($L_{12}(r) < 0$) (Figure 11). D'autre part, on sait qu'en espérance : $E(L_{12}(r)) = E(L_{21}(r))$ (Goreaud, 2000). Le calcul de l'intervalle de confiance est plus fiable quand le peuplement 1 a une forte densité. C'est pourquoi, dans notre étude, les valeurs utilisées sont celles de $L_{12}(r)$ avec 1 la population de cacaoyers et 2 le peuplement d'arbres forestiers.

Typologies de structures spatiales

L'objectif de la création des typologies de structure est de rassembler dans un même "type" les parcelles présentant des structures horizontales similaires pour un peuplement donné. Pour ceci nous utilisons une Analyse en Composantes Principales puis une Classi-

fication Ascendante Hiérarchique dont la représentation graphique est un dendogramme. L'utilisation complémentaire de ces deux analyses est une voie commune pour explorer les relations entre un grand nombre de variables et de faciliter l'interprétation des résultats de l'analyse des correspondances (Lebart, 1994).

Pour chaque pays et chaque peuplement, les variables de la fonction $L(r)$ calculées suivant les conditions précisées ci-dessus sont utilisées dans une Analyse en Composantes Principales (ACP) non normée. L'ACP est non normée car les variables sont toutes de même nature et varient donc dans les mêmes échelles. Une standardisation des variables (ACP normée) risquerait alors de réduire inutilement une partie de la variabilité. Pour chaque ACP, nous retenons les axes qui respectent la règle de Kaiser (Kaiser, 1991), jusqu'à ce que l'ensemble des axes retenus expliquent plus de 80% de l'inertie totale. A partir des coordonnées des parcelles sur les axes retenus, nous avons calculé la matrice des distances euclidiennes entre parcelles. Enfin, des classifications ascendantes hiérarchiques (une par ACP, avec critère d'agrégation de Ward) ont été réalisées à partir de ces matrices de distances afin d'identifier des groupes de parcelles partageant les mêmes caractéristiques de structures horizontales.

En suivant cette méthode, deux typologies ont été réalisées sur les peuplements végétaux des agroforêts du Costa Rica et deux typologies sur les peuplements végétaux des agroforêts au Cameroun.
Au Costa Rica, les deux typologies sont réalisées sur 29 des 36 du réseau installé à Talamanca. Ces 29 parcelles ont été retenues car elles possèdent un nombre d'arbres forestiers supérieur à 10 individus par parcelle. Ce nombre minimal d'individus par parcelle permet l'analyse de la structure horizontale par la fonction $L(r)$, comme indiqué dans la sous-section "Fonctions de Ripley".

- La première typologie a été réalisée dans l'objectif d'identifier les structures horizontales les plus discriminantes entre parcelles. L'analyse en composantes principales a donc été réalisée sur des valeurs de la fonction L(r) calculée sur les cacaoyers [3] (10 variables pour r allant de 1 à 10), sur les arbres forestiers (10 variables) et sur les valeurs de la fonction intertype entre cacaoyers et arbres forestiers (10 variables). Les résultats de cette typologie sont présentés dans le chapitre 3. Il ressort que la structure horizontale des arbres forestiers est la structure la plus variable et donc la plus discriminante entre parcelle. Par conséquent, seule la structure horizontale des arbres forestiers est étudiée dans l'analyse de l'impact des variations des structures végétales sur l'intensité des bioagresseurs (chapitre 4).
- La seconde typologie est donc réalisée dans l'objectif de décrire la variabilité de structure horizontale des arbres forestiers. Pour ceci on utilise seulement les valeurs

3. Le nombre de cacaoyer dans les 29 parcelles est toujours supérieure à 10 individus

de la fonction L(r) calculée sur les arbres forestiers dans une analyse en composantes principales. La classification ascendante hiérarchique distingue trois groupes de structure quasi identiques à ceux de la première typologie (seule une parcelle change de groupe sur les 29 parcelles des typologies). L'appartenance des parcelles aux groupes de la typologie de structure horizontale des arbres forestiers est utilisée comme les modalités de la variable catégorielle décrivant cette structure (notées $HSfo$). La variable $HSfo$ a également une modalité notée "Faible densité". Cette modalité est attribuée aux parcelles de densité en arbre forestiers inférieures à 10 individus par parcelle et n'ayant donc pas été intégrées lors de la construction des typologies. Les arbres fruitiers étant en nombre insuffisant pour l'analyse des structures horizontales dans 80% des parcelles (moins de 10 individus par parcelle), ils n'ont pas été pris en compte dans les typologies du Costa Rica.

Au Cameroun, deux typologies de structure ont été réalisées afin d'identifier la variabilité de structure horizontale des arbres forestiers et des arbres fruitiers. Les résultats de ces typologies sont présentées dans le chapitre 5. Les appartenances des parcelles aux groupes des typologies décrivant les structures horizontales des arbres forestiers et des arbres fruitiers sont respectivement utilisées comme les modalités pour les variables catégorielles décrivant ces structures respectivement notées $HSFo$ et $HSFu$.

Dans l'objectif d'identifier les correspondances entre plusieurs typologies réalisées sur un même réseau de parcelles, par exemple entre la typologie de structure horizontale des arbres forestiers et celle des arbres fruitiers au Cameroun, nous avons également réalisé des Analyses Factorielles de Correspondances. Les résultats de ces analyses sont présentés en discussion générale (Chapitre 6).

2.3 Caractérisation de la présence des bioagresseurs

2.3.1 Intensité de la moniliose et de la pourriture brune

La moniliose au Costa Rica causée par le pathogène *Moniliophthora roreri* et la pourriture brune au Cameroun causée par le pathogène *Phytophthora megakarya* sont les deux maladies étudiées au cours de ce travail de thèse. Ces maladies sont toutes deux des maladies de fruits. L'évaluation de leur présence au sein d'une parcelle est donc réalisée par comptage des fruits sains et des fruits contaminés. Nous détaillerons dans un premier temps les méthodes d'acquisition des données utilisées respectivement au Costa Rica et au Cameroun. Puis nous expliquerons le calcul de l'indice dit "d'intensité de la maladie" utilisé pour l'évaluation à l'échelle de la parcelle de l'intensité d'attaque des deux pathogènes.

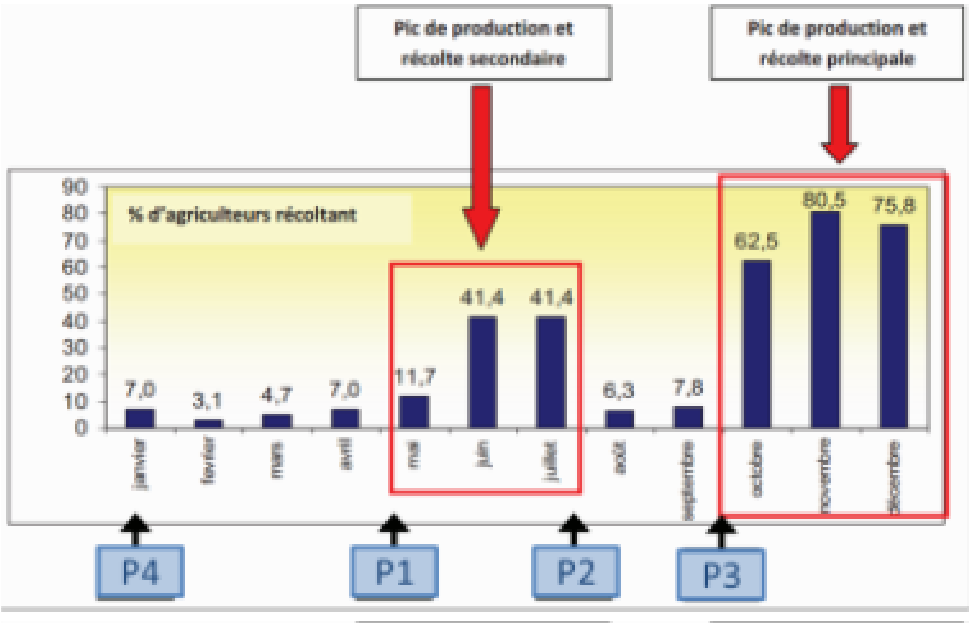


FIGURE 12 – : Pourcentage mensuel d'agriculteurs récoltant à Talamanca et périodes (P1 à P4) de comptage des chérelles et des cabosses saines et pourries (d'après : Projet Carbone-Talamanca, CATIE, 2005 dans Deheuvels et al. 2011)

Acquisition des données

Au Costa Rica, les comptages exhaustifs des fruits sains et atteints de moniliose ont été réalisés sur l'ensemble des cacaoyers à l'échelle de la cellule (carré de 10 x 10 m) et sommés à l'échelle de l'unité d'échantillonnage (50 x 20 m). Les relevés ont été réalisés à quatre périodes : P1 = avril-mai, P2 = juillet, P3 = octobre et P4 = janvier. Les périodes P1 et P3 sont juste avant les deux récoltes principales de cacao alors que les périodes P2 et P4 sont entre les deux récoltes principales de cacao (Figure 12). Ces données ont été acquises sur deux saison de production entre avril 2008 et janvier 2010. Les comptages ont été réalisés en distinguant les jeunes fruits, appelés chérelles et faisant moins de 10 cm de long, des fruits adultes, appelés cabosses et faisant plus de 10 cm de long. Les fruits considérés comme atteints par la moniliose sont les fruits présentant au moins un des symptômes suivants : déformation du fruit, lésion, mûrissement prématuré, tâche de couleur chocolat, lésions sporulantes, cabosses momifiées (Chapitre 1, Figure 7). Si les fruits ne présentent aucun de ces symptômes et s'ils n'ont pas subi d'autres dommages (rongeurs, pourriture brune, etc.) ils sont comptabilisés comme sains. Le protocole d'acquisition de ces données a été construit par Olivier Deheuvels et Jacques Avelino, et ces données ont été acquises par Ignacio Rodriguez Marquez.

Au Cameroun, les comptages exhaustifs des fruits sains et atteints de pourriture brune ont été réalisés sur 80 cacaoyers répartis de façon homogène dans l'unité d'échantillonnage (Figure 13). Les relevés ont été réalisés à quatre périodes réparties sur la durée de temps

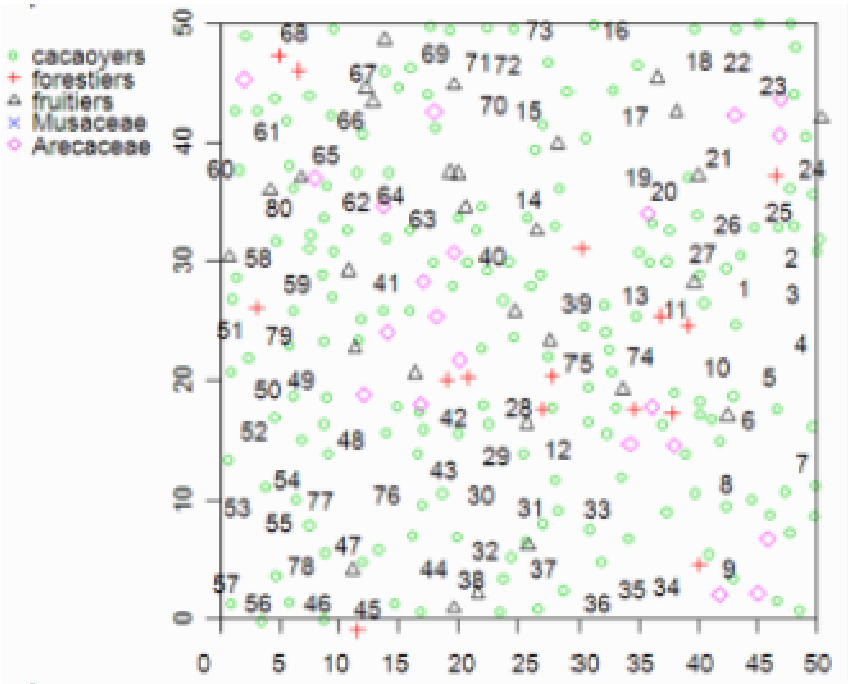


FIGURE 13 – : Cartographie de la parcelle 19 du réseau installé dans le département de la Lékié au Cameroun. La position des 80 cacaoyers choisis pour le suivi des bioagresseurs est indiquée par le numéro du cacaoyer.

de présence des fruits dans une parcelle en 2012. Les périodes sont les suivantes : T1 = mai, T2 = juillet-août, T3 = septembre-octobre et T4 = novembre. Seuls les cabosses, c'est-à-dire les fruits adultes de plus de 10 cm de long, ont été considérées dans ces comptages. Les cabosses considérées comme atteintes sont les cabosses présentant des tâches brunes caractéristiques de la pourriture brune de la cabosse (Chapitre 1, Figure 8). Si les fruits ne présentent aucun de ces symptômes et s'ils n'ont pas subi un nombre trop important de piqûres de mirides ni d'autres dommages (rongeurs, etc.) ils sont comptabilisés comme sains. Ces données ont été acquises par les techniciens Mbarga Joseph Bienvenu, Owona Benoît et Petchayo Tigang Sandrine de l'IRAD (Institut de Recherche Agricole pour le Développement) sous la supervision de Martijn ten Hoopen (UR106 du CIRAD).

Indice d'intensité

Pour chaque parcelle un indice d'intensité d'attaque des fruits a été calculé. Cet indice renseigne sur le niveau de prévalence des maladies au cours d'une période donnée. Pour chaque année et chaque catégorie de fruit (chérelle ou cabosse), l'indice est calculé comme :

$$IN = \frac{DiseaseArea \cdot 100}{TotalArea}$$

, où $TotalArea$ est l'aire sous la courbe en fonction du temps (en jours) du nombre total de fruits entre le premier et le dernier comptage d'une année et $DiseaseArea$ est l'aire sous la

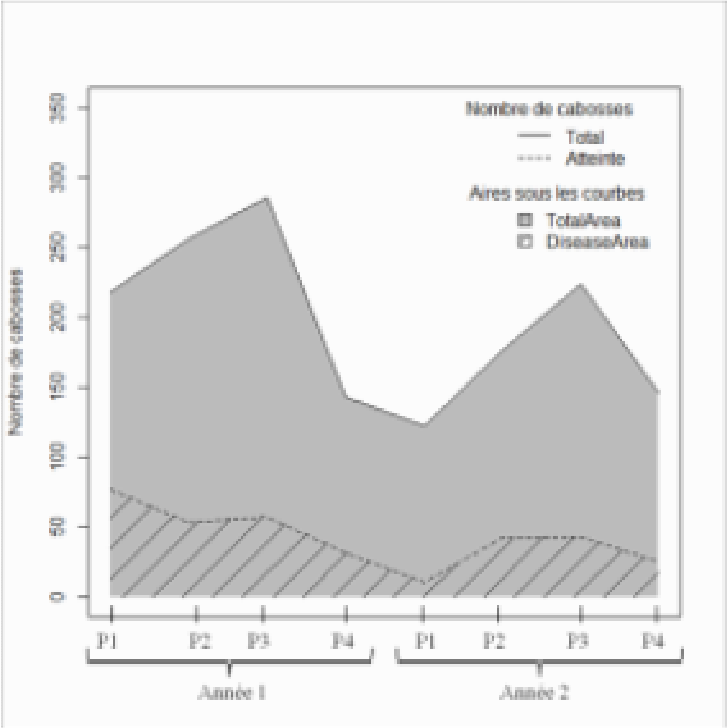


FIGURE 14 – Nombre de cabosses totales et atteintes de moniliose au cours des deux années de données pour la parcelle 1 du réseau installé à Talamanca au Costa Rica.

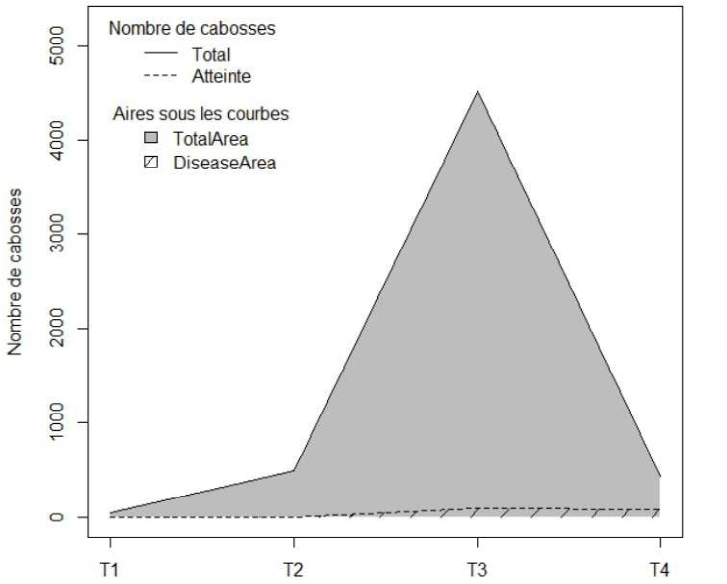


FIGURE 15 – Nombre de cabosses totales et atteintes de pourriture brune au cours de l'année 2012 sur la parcelle numéro 20 du réseau installé au département de la Lékié au Cameroun.



FIGURE 16 – Bâches plastiques installées au pied des 80 cacaoyers choisis pour le suivi des bioagresseurs d'une parcelle d'agroforêt à cacaoyers du département de la Lékié au Cameroun.

courbe du nombre de fruits malades au cours de la même période de temps. *TotalArea* et *DiseaseArea* sont exprimés en nombre de fruit*jours (cf. Figure 14 et 15). Dans le cas du Cameroun, les comptages n'étant pas exhaustifs sur l'ensemble des cacaoyers des unités d'échantillonnage, les nombres de fruits observés sur les 80 cacaoyers ont été ramenés au nombre total de cacaoyer dans l'unité d'échantillonnage considérée.

2.3.2 Densité de mirides

Au Cameroun, la densité de mirides a été évaluée sur 80 cacaoyers par unité d'échantillonnage en septembre 2011 et août 2012, c'est-à-dire autour du pic de présence des populations de mirides au Cameroun. Nous avons utilisé un protocole mis en place par Régis Babin (UR106) dans le cadre de sa thèse (Babin, 2009). Le soir vers 18 h, des bâches plastiques de 4 x 4 m de côté ont été placées au pied des 80 cacaoyers en prenant soin d'être au dessous du tronc et du feuillage des cacaoyers (Figure 16). Le lendemain matin à l'aube, vers 6 h quand les mirides sont peu actifs de façon à limiter les départs des adultes ailés, les 80 cacaoyers étaient aspergés par un insecticide à effet choc. L'insecticide était composé de 20 g/L de Lambda Cyhalothrin et de 20 g/L de imidaclopride pulvérisé à l'aide d'un atomiseur (Stihl SR 420) en utilisant une dose de 25 mL/ha. Sept heures après le traitement afin de lui laisser le temps d'agir, l'ensemble des insectes morts et tombés sur les bâches plastiques était collecté. Les insectes étaient conservés dans de l'alcool à 70% à l'intérieur de tubes portant des étiquettes indiquant le numéro de la parcelle et du cacaoyer (Figure 17). Les tubes étaient conservés au congélateur. Au laboratoire, les mirides étaient triés et identifiés. Parmi les mirides du cacaoyer, les individus observés appartenaient exclusivement à l'espèce *Sahlbergella singularis*. Le stade (cinq stades lar-



FIGURE 17 – Insectes récoltés dans une parcelle d'agroforêt du réseau du département de la Lékié au Cameroun et conservés dans des tubes

vaires et un stade adulte), ainsi que chez l'adulte le sexe, ont été identifiés. Les traitements insecticides et ramassage des insectes ont été réalisé par Régis Babin en 2011 (avec l'aide de techniciens de l'IRAD : Maurice Douandji et Yédé), et avec la collaboration de Marie Ange Ngo Bieng en 2012. Le trie en laboratoire a été réalisé avec l'aide de Régis Babin, Marie Ange Ngo Bieng, Antoine Foucart (UR106), Laurence Blondin (UR106) et Jérémie Balagne (stagiaire Supagro) en 2011 et réalisé et supervisé par Leïla Bagny Beilhe (UR106) avec l'aide des techniciens de l'IRAD : Maurice Douandji, Marie Bénédicta Ndzana et Thérèse Lydie Ngayenne en 2012. Pour chaque année, la densité de mirides à l'échelle de la parcelle a été estimée en sommant le nombre total d'individus de l'espèce *Sahlbergella singularis* et en le ramenant au nombre total de cacaoyer de la parcelle (notée *Dmir*).

2.4 Caractérisation de la quantité de tissus sensibles

2.4.1 Évaluation de la production de chérelles et cabosses

La moniliose et la pourriture brune étant des maladies s'attaquant aux fruits de la plante hôte, la production de fruits de la principale plante hôte, le cacaoyer, a été évaluée.

Au Costa Rica, les productions de chérelles et de cabosses ont été évaluées pour les deux années d'acquisition des données par l'aire sous la courbe du nombre total de fruits entre le premier P1 et le dernier comptage d'une année P4 (notée *Prody* pour les chérelles et *Proda* pour les cabosses et exprimées en nombre de fruits.jours, Figure 14).

Au Cameroun, la production a été évaluée de deux façons différentes, pour expliquer l'intensité de la pourriture brune et la densité des mirides à l'échelle de la parcelle. Pour la

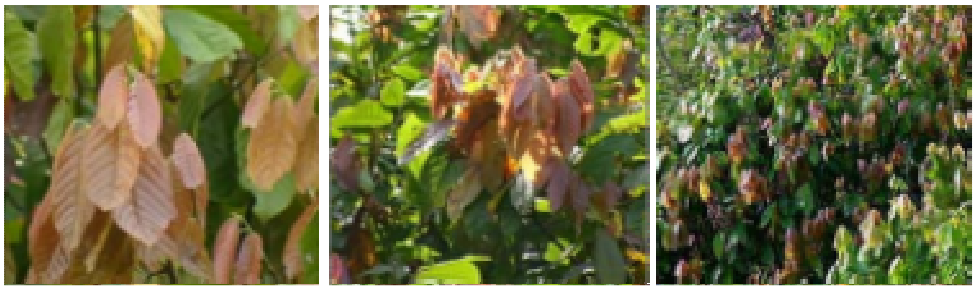


FIGURE 18 – Cacaoyers présentant des poussées végétatives appelées “Flushes" visibles par la présence de jeunes feuilles de couleur rouge.

pourriture brune ou les mirides, le nombre de cabosses total observées sur les 80 cacaoyers par unité d'échantillonnage est exprimé en nombre de cabosse par cacaoyer et multiplié par le nombre total de cacaoyer dans l'unité d'échantillonnage (Dca) pour donner un nombre total de cabosse par parcelles. Pour évaluer l'effet de la quantité de cabosse sur l'intensité de la pourriture brune, la production a été évaluée par l'aire sous la courbe du nombre total de cabosses par parcelle entre T1 et T4. Cette production est notée $Prod2$ et est exprimée en nombre de fruit.jours (Figure 15).
La densité de mirides ayant été évaluée en septembre 2011 et en août 2012, la production permettant d'expliquer les densité de mirides dans le modèle statistique a été évaluée par le nombre de cabosses observé sur les 80 cacaoyers pendant la période septembre-octobre en 2011 et 2012, et ramené au nombre total de cacaoyers. Cette estimation de la production est notée $Prod1$ et est exprimée en nombre de cabosses par parcelle.

2.4.2 Évaluation de la quantité de flushes

La proportion de cacaoyer portant des jeunes pousses a été évaluée en tant que ressource pour les mirides. Les poussées végétatives conduisant à la production de jeunes pousses et de nouvelles feuilles sont appelées “flush" (Figure 18). La présence de “flush" sur les 80 cacaoyers par parcelle a été évaluée en septembre-octobre 2011 et pendant les mêmes périodes que les comptages de cabosses en 2012 (i.e. T1 = mai, T2 = juillet-août, T3 = septembre-octobre et T4 = novembre). L'évaluation a été réalisée de façon qualitative en notant par 1 la présence ou par 0 l'absence de “flush" sur chacun des 80 cacaoyers. La moyenne est calculée sur les 80 cacaoyers correspondant à une proportion de cacaoyer présentant des jeunes pousses et jeunes feuilles à l'échelle de la parcelle pour une période donnée. Puis la moyenne sur les cinq périodes d'observation est calculée pour avoir la proportion de cacaoyer présentant des jeunes pousses et des nouvelles feuilles sur la durée de l'étude. Cette variable est appelée "*Flush*" et elle est utilisée dans le modèle statistique visant à expliquer la densité en mirides.

2.5 Analyses statistiques

L'objectif de la stratégie statistique décrite dans les paragraphes suivants est d'identifier les interactions entre l'intensité d'attaque des bioagresseurs (variables à expliquer, notées Ys) et les variables de structure de la végétation d'agroforêts et de quantité de tissus sensibles (variables explicatives, notées Xs).

2.5.1 Effet année

Le potentiel effet de l'année sur les variables d'intensité d'attaque des bioagresseurs récoltées sur deux ans (moniliose et densité en mirides) est testé par le biais d'une analyse de la variance (ANOVA). Si aucun effet de l'année n'est observé (au seuil $\alpha = 0.05$) alors les données des deux années sont regroupées pour le reste de l'analyse (cas de l'intensité de la moniliose et de la densité en mirides). N'ayant qu'une année de données pour la pourriture brune, le test de l'effet n'avait pas lieu d'être.

2.5.2 Effet de l'auto-corrélation spatiale

L'auto-corrélation spatiale entre observations désigne la probabilité que deux parcelles voisines soient plus semblables que deux parcelles éloignées dans l'espace. Quand les données le permettaient, nous avons évalué l'auto-corrélation spatiale dans notre série d'observations. L'auto-corrélation spatiale est évaluée *via* l'indice I de Moran appliqué sur la variable d'intensité d'attaque du bioagresseur et à partir de la matrice de distances entre parcelles (matrice des distances euclidiennes construite à partir des latitudes et longitudes de chaque parcelle). L'indice I de Moran prend des valeurs qui s'étendent de -1 (indiquant une dispersion parfaite) à + 1 (indiquant une agrégation parfaite). Une valeur nulle est significative d'un modèle spatial parfaitement aléatoire (Moran, 1950). Si une auto-corrélation spatiale est mise en évidence alors les résidus du modèle linéaire expliquant la variable Y par les variables de latitude et de longitude, c'est-à-dire la variabilité de Y non expliquée par la position géographique des parcelles, est utilisée comme nouvelle variable Y à expliquer pour le reste de l'analyse.
Tester l'auto-corrélation spatiale nécessite donc les données de latitude et longitude des positions de chaque parcelle afin de calculer les distances entre parcelles. C'est pourquoi nous n'avons testé l'auto-corrélation spatiale que sur les données du Costa Rica. Nous n'avons pas la géo-localisation précise des parcelles du réseau du Cameroun.

2.5.3 Partition hiérarchique

Notre objectif est d'étudier les liens entre une variable Y et un ensemble de variables Xs. La construction de régressions multiples expliquant Y par Xs peut avoir deux objectifs : la prédiction ou l'explication des relations de causalité (Mac Nally, 2000). En

fonction du choix d'un modèle statistique "prédictif" ou "explicatif" on se dirigera vers une stratégie statistique de sélection du meilleur modèle ou la considération de tous les modèles possibles dans une même analyse (Mac Nally, 2000). Dans notre cas, nous faisons le choix d'étudier les relations de causalité entre nos variables qui sont une voie permettant de discuter sur les mécanismes sous-jacents les relations mises en évidence. D'autre part, certaines de nos variables explicatives sont corrélées entre elles (Annexe B). Par conséquent, nous utilisons le partitionnement hiérarchique pour étudier les effets indépendants des variables Xs sur les variables Ys.

Le partitionnement hiérarchique est une méthode qui considère l'ensemble des modèles linéaires possibles dans le but d'identifier le facteur de causalité (approche explicative) (Mac Nally, 2000). Pour chaque partitionnement hiérarchique, si l'on note k le nombre de variables explicatives (X_1, X_i,..., X_k), $2k$ modèles linéaires peuvent être construits pour expliquer une variable Y. L'effet indépendant, noté I_i, d'une variable explicative X_i sur Y est obtenu en moyennant l'ensemble des augmentations de variance expliquée générées par l'inclusion de X_i dans l'ensemble des $2k$ modèles dans lesquels X_i apparaît. Le coefficient de détermination (R^2) est utilisé pour évaluer les augmentations de variances expliquées. L'effet joint de la variable X_i, noté J_i, causé conjointement avec les $k-1$ autres variables, est obtenu en soustrayant I_i à R_i, avec R_i le coefficient de détermination du modèle expliquant Y avec seulement la variable X_i. Pour chaque variable X_i, les effets indépendants et joints sont exprimés en pourcentage de la variance totale expliquée R_i : $R_i = I_i + J_i$. La significativité de l'effet indépendant est évalué par 1000 randomisation de la matrice de données. Pour chaque randomisation, les effets indépendants de chaque variable explicative de la nouvelle matrice de données sont calculés. Un test Z sur la distribution de ces effets indépendants permet d'identifier les variables explicatives ayant des effets indépendants significatifs (le seuil utilisé est 5% : $Z \geq 1.65$ (Mac Nally, 2002). Il n'existe pas de mesure de la significativité de l'effet joint. Cependant, il est important de ne pas seulement tenir compte de l'effet indépendant (Ii) d'une variable Xi mais d'également tenir compte du ratio entre Ii et Ji. En effet, même si la variable Xi a un fort effet indépendant (fort Ii) sur Y, si elle a également des relations complexes avec les autres variables Xs (fort Ji), alors utiliser Xi seul pourrait ne pas avoir les effets désirés (Mac Nally, 2000).

3

Diversity and spatial clustering of shade trees affect cacao yield and pathogen pressure in Costa Rican agroforests

Marie Ange Ngo Bieng[a*] Cynthia Gidoin[b,e], Jacques Avelino [b,c,d] Christian Cilas [b], Olivier Deheuvels [a,c], Jacques Wery [e]

a CIRAD UMR System : Tropical and Mediterranean Cropping System Functioning and Management 2 Place Viala, Bât. 27, 34 060 Montpellier, France.
b CIRAD, UPR Bioagresseurs analyse et maîtrise du risque, F-34398 Montpellier, France
c CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)Departamento de Investigación y Desarrollo 7170, Cartago, Turrialba, 30501, Costa Rica,
d IICA-PROMECAFE, AP 55, 2200, Coronado, San José, Costa Rica
e SupAgro UMR System 2 Place Viala, Bât. 27. 34060 Montpellier, France
∗ Corresponding author : Marie Ange Ngo Bieng (marie-ange.ngo_bieng@cirad.fr).

3.1 Abstract

The importance of the spatial organisation of individuals in explaining species coexistence within a community is widely recognised. However, few analyses of spatial structure have been performed on tropical agroforests.
The main objective of this study was to highlight the links between spatial organisation of shade trees on the one hand, and shade tree species richness and cacao yield on the other, using data from 29 cacao agroforests in Costa Rica.
A method of spatial statistics, Ripley's K-function, was used to analyse the spatial organisation of shade and cacao trees in the study plots. For each stand, the X and Y coordinates of $\geqslant$ 2.5-m-tall trees were recorded. In each plot we also assessed shade tree species richness and cacao yield (with total number of pods = number of pods damaged by frosty pod rot + number of healthy pods).

Three types of stands were identified : the first was characterised by significant clustering of shade trees, the highest shade tree species richness (S=6), and the highest number of damaged pods (139 pods $ha^{-1}year^{-1}$). The second type was characterised by random spatial organisation of shade trees. The third type showed a trend towards regular organisation. Species richness of shade trees did not differ significantly between the last two types (S=4 for both), nor did the number of damaged pods (56 pods $ha^{-1}year^{-1}$ and 67 pods $ha^{-1}year^{-1}$ respectively).
Although the trends were not statistically significant for all the variables in our data set, the clustered spatial structure appears to favour a synergy between environmental (tree species richness), and provisioning (cacao production) services.

Additional keywords :
Agroforestry ; Clustering ; Costa Rica ; *Moniliophthora roreri* ; Ripley's K-function ; Species interactions ; *Theobroma cacao*.

3.2 Introduction

The potential value of tropical agroforests as a model for sustainable agriculture and ecological intensification is a subject of increasing interest (Sperber et al., 2004; Tscharntke et al., 2011). Tropical agroforests are characterised by complex associations of multifunctional and uneven-aged trees and crops. They are a sustainable alternative to modern intensive agricultural systems in the context of the ongoing destruction of tropical rain forests.

Species richness and the vertical structure of tropical agroforests have been widely studied (Bisseleua, D H B, Vidal, 2008; Deheuvels et al., 2012; Gurr et al., 2003; Kessler et al., 2011; Sperber et al., 2004; Tscharntke et al., 2011). Species richness and vegetation structure are key components of structural complexity and form the basis of biodiversity. The attention paid to the effects of biodiversity on ecosystem processes is warranted, as biodiversity increases the degree of complementary resource use between species (Hooper et al., 2005). Moreover, in agroforest systems, biodiversity increases the range of services they provide (Duelli and Obrist, 2003).

However, among the studies of vegetation structure in agroforests, only a few have dealt with spatial structure, i.e. the horizontal organisation of individuals in space and neighbourhood relations between individuals (Illian et al., 2008; Ngo Bieng et al., 2006). The spatial organisation of individuals in a community may be one of the most important structural characteristics that influence complementarity between species, as well as biodiversity and ecosystem functioning (Mokany et al., 2008; Murrell, 2010; Perfecto and

Vandermeer, 2008; Pringle et al., 2010).

In this context, we analysed the spatial structure of 29 cacao agroforest plots in Costa Rica, to address the three following questions : (i) As these agroforests are managed by farmers, are regular patterns of trees the rule ? (ii) As spatial structure explains species coexistence, is spatial organisation correlated with shade tree species richness ? (iii) As spatial structure influences processes in plant communities, and consequently the functioning and performance of the system, is the spatial pattern correlated with cacao yield ?

To answer these questions, we first built a typology based on tree spatial structure. We then linked the resulting spatial types to tree species richness and to cacao yield, i.e. the main performances of the stands. Finally, we discussed the correlation between structural complexity (botanical composition, spatial structure) and cacao yield.

3.3 Materials and Methods

3.3.1 Study site and data collection

The study was conducted in the Bribri indigenous reserve of Talamanca in south-eastern Costa Rica (9°00–9°50 N, 82°35–83°05 W). Mean daily temperature is 25.9°C and mean annual precipitation is 3 570 mm. The reserve covers an area of around 44 000 ha. It is a complex mixture of natural and secondary forests, cacao, banana and plantain plantations, other subsistence and export crops, and pasture, but also includes roads, human settlements and rivers (Dahlquist et al., 2007).

The region is undulating ; protected forest areas are located at the top of the hills, *Musa spp.* are grown as monoculture in the valley, and the cacao agroforests in the foothills form a buffer zone between forests and monocultures (Dahlquist et al., 2007). In the complex land use pattern in Talamanca, cacao agroforests cover a wide range of systems, and their canopies vary in tree species composition and in the amount of shade they provide. Deheuvels et al. (2012) characterised the composition and the vertical structure of different cacao agroforests in Talamanca, and classified them following the composition and density of their different vegetation layers (as described in Fig. 1). These include systems with scattered shade trees of only one species, inter-crop systems with a variety of timber and fruit species, and “rustic’ systems in which cacao is grown under thinned forest trees as described in Rice et al. (2000). Cacao cultivation declined in the late 1970s due to frosty pod rot (FPR) caused by *Moniliophthora roreri* (Dahlquist et al., 2007; Krauss and Soberanis, 2002). Damaged pods are rotten and discoloured inside. The disease causes partial or complete destruction of the beans. In Talamanca, cacao is grown by small producers and sold only to organic markets, so chemical treatments are not possible.

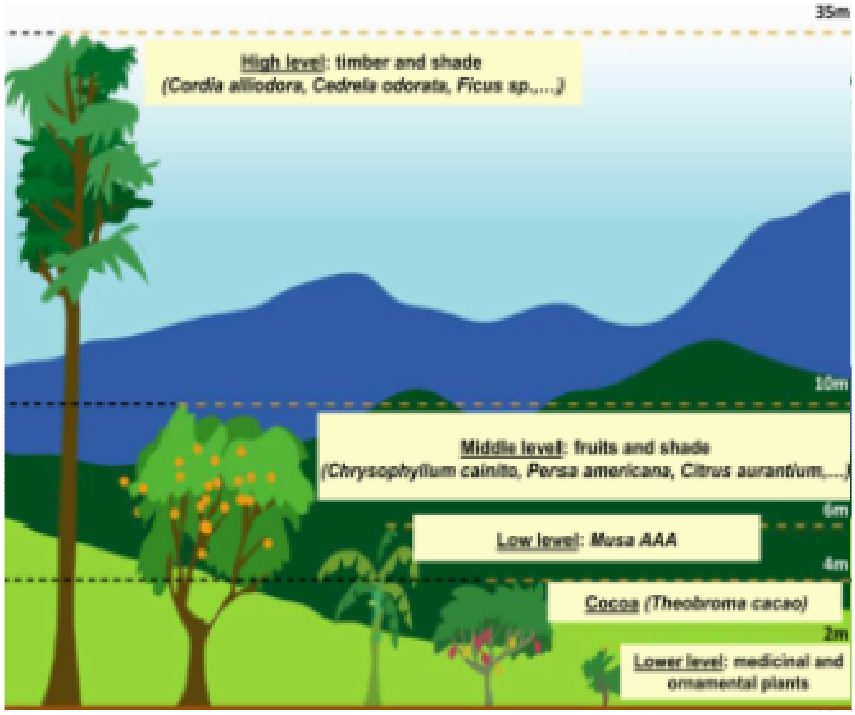


FIGURE 1 – Schematic diagram of the different vegetation layers of the study agroforests. The diagram was designed with the local cacao producers association APPTA (Asociación de Pequeños Productores de Talamanca).

For this study, we selected 29 plots characterised by a significant density of trees in the highest vegetation layer (see Fig. 1) in the set described by Deheuvels et al. (2012). We mapped the 29 plots each 1 000 m^2 in size (50 m x 20 m). The position (obtained by the x and y coordinates in the study area) of all cacao or associated plants $\geq$ 2.5-m-tall was recorded. We identified and recorded the species of all associated plants. The positions of individual herbaceous plants, growing below cacao trees and described in Deheuvels et al. (2012), were not recorded.

3.3.2 Analysis of spatial structure

Defining the vegetation layers to be analysed

Based on the vertical structure of the stands (Fig. 1), we considered five vegetation layers. For statistical reasons, only vegetation layers composed of at least 10 individuals per plot were included in the analysis. As a consequence, only two layers could be included in the spatial analysis : (i) the multi-species native forest trees, which form the top canopy layer and provide the highest level of shade (henceforth : “shade trees"), and (ii) the mono-specific cacao tree layer. The intermediate vegetation layers (fruit trees, *Palmaceae* and *Musaceae* ; see Fig. 1) were not included in the analysis because none of the 29 plots had at least 10 individuals simultaneously in each intermediate vegetation layer.

Ripley and Intertype functions

In each plot, we analysed : (i) the spatial structure of each of the two vegetation layers with the Ripley $K(r)$ function (Ripley, 1977) ; (ii) the spatial interaction between shade trees and cacao trees with the intertype $K_{12}(r)$ function (Lotwick and Silverman, 1982).

For a forest stand, $K(r)$ was defined as the mean number of other trees found within a radius r from a typical tree. Each individual formed the centre of a circle with a radius r, and all other individuals within the circle were counted. For our (1000 m^2) study plot, $K(r)$ was estimated as :

$$\lambda \hat{K}(r) = \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \frac{\delta_{ij}(r)}{n}$$

where n is the number of trees, i and j trees in the study plot with density λ, δ_{ij} (r_{ij} being the distance between i and j) is given by :

$$\delta_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{if} \quad r_{ij} \leq r \\ 0 & \text{if} \quad r_{ij} \geq r \end{cases}$$

When analysing spatial structure, the spatial organisation of trees in the study plot was compared to the classic null hypothesis of complete spatial randomness (CSR) of tree spatial organisation. Under CSR, the expected value of $K(r)$ at any distance r is πr^2, i.e. the area of a circle with radius r. The statistical significance of the difference between the study and the CSR spatial organisations was determined by comparing the plot $K(r)$ function and a 95% confidence envelope of $K(r)$ based on 1000 Monte Carlo simulations of CSR. To simplify the interpretation of results, we used the modified K- function : the L-function proposed by Besag (in Ripley 1977) :

$$\hat{L}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}(r)}{\pi}} - r$$

If the values of $L(r)$ fell below the confidence envelope (negative values), then the spatial pattern of the study plot was considered to be regular. If the values of $L(r)$ were within the confidence envelope (around 0), the spatial pattern was considered to be random. If the values were above the confidence envelope (positive values), the spatial pattern was considered to be clustered.

The $L_{12}(r)$ intertype function is based on the same principle as the $L(r)$ function, considering the spatial interaction between shade trees and cacao trees in the study plot. This allows bivariate pattern analysis and defines different degrees of interspecific independence, attraction or repulsion.

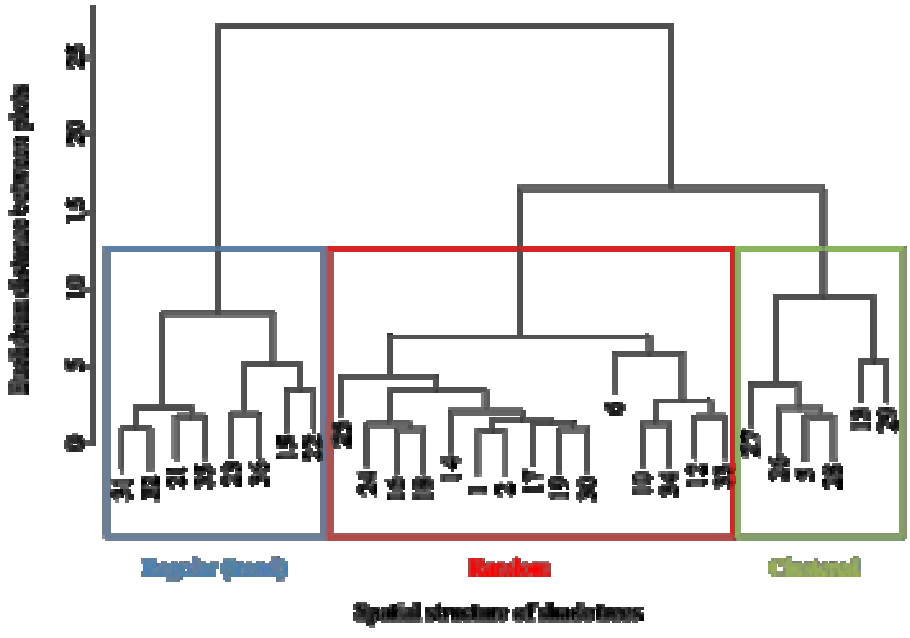


FIGURE 2 – Typology of the spatial structure of cacao and shade trees, based on the spatial structure of shade and cacao trees, and on the spatial interaction between shade and cacao trees.

Typology of spatial structure

For each of the 29 plots, the $L(r)$ function of shade and cacao trees, and $L_{12}(r)$ characterising the spatial interaction between the two groups of individuals were computed for each metre with r ranging from 1 m to 10 m. The r chosen corresponded to the local environment, i.e. the area located at short or medium distances from each individual. In this way we tried to account for inter-tree interactions and to decrease the edge correction effect, which may be significant at greater distances (Ripley, 1977).

For each plot, we obtained a matrix of 30 variables : 10 values of $L(r)$ characterising the spatial organisation of cacao trees, 10 values of $L(r)$ characterising the spatial organisation of shade trees, 10 values of $L_{12}(r)$ characterising the spatial interactions between cacao and shade trees. The 30 variables were used to build a typology based on spatial structure.

The variables were analysed using Principal Component Analysis (PCA) to determine the main axes explaining the variations in spatial structure between plots. A hierarchical cluster analysis based on the Euclidean distance between the $L(r)$ and the $L_{12}(r)$ of each plot was then performed on the selected axes from the PCA. This resulted in clusters of plots with a similar spatial structure, which we termed "spatial types".

Statistically significant differences in $L(r)$ and $L_{12}(r)$ between the spatial types were analysed using the non-parametric Kruskal-Wallis test. When the test revealed significant

TABLE 1 – Values of $L(r)$ and $L_{12}(4)$ indicating the different types of spatial structure of shade trees : the regular (8 plots), the random (15 plots), the clustered (6 plots). The variables $L(1)$–$L(10)$ related to the spatial structure of shade trees, and $L_{12}(4)$ to the spatial interaction between canopy and cacao trees distinguished the spatial types. Within rows, values with the same letter are not significantly different (Dunn test at $p < 0.05$ with Bonferroni correction)

	Spatial structure of shade trees			Overall (29)	H (df=2)
	Regular (8)	Random (15)	Clustered (6)		
$L(1)$ shade trees	-0.28a	-0.37a	1.00b	-0.06	18.56**
$L(2)$ shade trees	-1.18a	-0.13a	1.31b	-0.12	15.35**
$L(3)$ shade trees	-1.54a	-0.03b	1.70c	-0.09	20.18**
$L(4)$ shade trees	-0.98a	-0.06a	1.35b	0.11	18.53**
$L(5)$ shade trees	-1.48a	-0.14b	1.38b	-0.22	17.99**
$L(6)$ shade trees	-1.4a	-0.11b	0.92b	-0.25	18.15**
$L(7)$ shade trees	-1.37a	-0.09b	0.68b	-0.28	18.50**
$L(8)$ shade trees	-1.36a	-0.11b	0.66b	-0.29	14.72**
$L(9)$ shade trees	-1.41a	-0.25b	0.51b	-0.43	16.10**
$L(10)$ shade trees	-1.53a	-0.25b	0.17b	-0.53	9.89**
$L_{12}(4)$ cacao and shade trees	-0.97ab	-0.01a	-0.63b	-0.15	8.57**

** Kruskal-Wallis test significant at $p < 0.01$

differences among spatial types, we compared means with the Dunn test and Bonferonni correction using XLSTAT 2011 software (Addinsoft, 2011).

3.3.3 Shade tree species richness and cacao yield

Each plot was characterised by the species richness of its shade trees. Neither species richness nor its values after log-transformation were normally distributed (Shapiro test, p-value <0.05). We analysed the differences in tree species richness between spatial types using the Kruskal-Wallis test. Cacao yield was assessed in 2008 and 2009 by counting cacao pods ($\geq$ 10 cm in length) in May and in October, i.e. just before the two peak harvests (Somarriba et al. 2011). The sum of the pods counted in these two periods gave the annual fruit load, an indicator of yield. Taking pod quality into account, we then considered three variables : (i) total number of pods, which is the sum of (ii) the number of pods damaged by frosty pod rot (FPR) and (iii) the number of harvestable healthy pods.

The three variables were log-transformed (base e) and the corresponding log-transformed variables had normal distributions (Shapiro test, p-value > 0.05). We analysed the differences between total, damaged and healthy pods between the spatial types using an ANalysis Of VAriance (ANOVA) on the log-transformed variables. In the case of significant differences, means of variables between spatial types were compared using Tukey's HSD test.

3.4 Results

3.4.1 A typology of spatial structure based on the spatial organisation of shade trees

In the PCA performed on the 30 variables of spatial structure in each plot, four axes explained more than 80% of the variation in spatial structure between plots and individually at least 5%. Fig. 2 presents the result of the cluster analysis performed on these four axes. Three spatial types were obtained. Eleven variables distinguished the spatial types; ten were related to the spatial structure of shade trees ($L(1)$ to $L(10)$), and one to the spatial interaction between canopy and cacao trees ($L_{12}(4)$) (Table 1).

The three spatial types (Fig. 3, Table 1) were :

- (i) Regular (trend). Eight plots displayed a trend towards a regular spatial structure of shade trees. Significant negative values of the $L(r)$ function were found in four plots and a trend towards regular distribution in the other four plots, but with non-significant negatives values of $L(r)$ (Fig. 3A).
- (ii) Random. In 15 plots, shade trees displayed a structure that did not significantly differ from random distribution (Fig. 3 B).
- (iii) Clustered. Six plots displayed a clustered structure of shade trees, with positives values of the $L(r)$ function, generally significant at small distances. Aggregates had a radius of around 4 m (Fig. 3C).

3.4.2 Shade tree species richness

Twenty-nine shade tree species were associated with cacao ranging from 1 to 10 in number per plot. The main shade tree species were *Cordia alliodora*, found in 28 of the 29 plots, *Inga edulis* in 19 plots, *Cupania cinerea* in 14 plots and *Cedrela odorata* in 13 plots.

Among the spatial types, we found differences in species richness of the shade trees. The average richness was 6.17 ± 0.79 for the "clustered type", 4.00 ± 0.53 for the "regular type", and 4.47 ± 0.53 for the "random type". The average species richness of shade trees was significantly higher in the "clustered type", at $P = 0.09$ (Table 2).

3.4.3 Cacao yield

In 2008 and 2009, the total number of pods ranged from 2 350 to 12 040 pods $ha^{-1}year^{-1}$; with an average of 5 454 pods $ha^{-1}year^{-1}$ for all the plots. The number of damaged pods ranged from 95 to 2 415 pods $ha^{-1}year^{-1}$, with an average of 761 pods

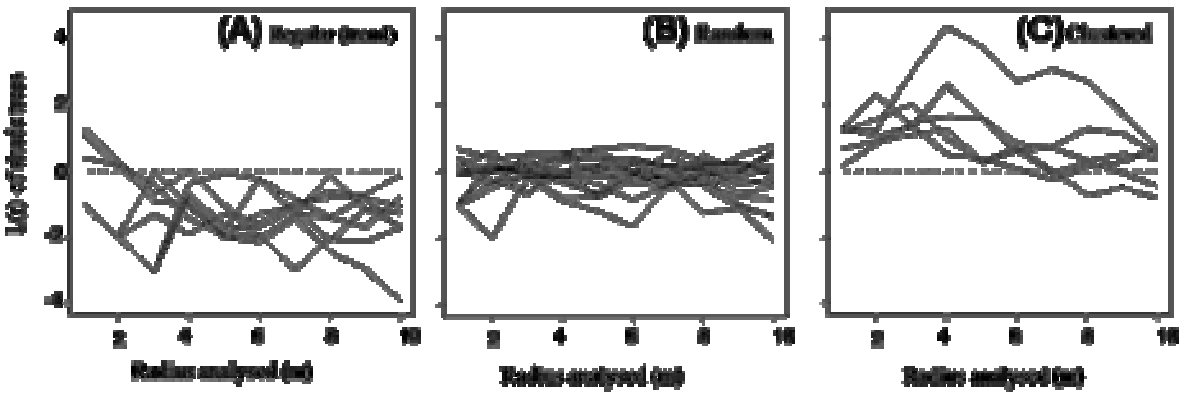


FIGURE 3 – Variation of L(r)-values with size of area analysed for shade trees in groups differing in spatial structure. Each line represents one study plot. Types of spatial structure are (A) a trend towards a regular structure of shade trees (B) random structure of shade trees (C) clustered structure of shade trees.

ha^{-1}year^{-1}1. The number of healthy pods ranged from 2 150 to 9 625 pods ha^{-1}year^{-1}, with an average of 4 694 pods ha^{-1}year^{-1}. We also found some differences in cacao yield among our spatial types. The two-year average number of damaged pods was significantly higher ($P < 0.05$) in the "clustered type" (139 pods ha^{-1}year^{-1}), than in the "regular type" (67 pods ha^{-1}year^{-1}) and the "random type" (56 pods ha^{-1}year^{-1}) (Table 2). The total number of pods also tended to be higher at $P < 0.08$ in the "clustered type" than in the other types. However, no significant statistical correlation was found between the damaged pods and the total number of pods in our sample of 29 plots. No significant differences were found in the number of healthy pods.

3.5 Discussion

3.5.1 Spatial structure and shade tree species richness

Forest tree communities in plots with a clustered spatial structure were the most diverse. This may be explained by the heterogeneous resource distribution driven by the clustered pattern of plant communities at plot scale (De Luis et al., 2008; Mokany et al., 2008; Lamosova et al., 2010; González-Moreno et al., 2011). A clustered pattern in plant communities results in a variety of local environments which favour the coexistence of different functional types. This pattern may also increase the chances of survival of the inferior competitor by limiting interspecific or intertype competition (Franklin and Rey, 2007; Goreaud et al., 2002; Lamosova et al., 2010). In this way, the clustered structure is known to be favourable to biodiversity. This question has been particularly addressed in tropical forests, where trees are found in spatial niches favourable for their development,

Table 2 – Analysis of variance between species richness and cacao yield variables among the different types of spatial structure of shade trees. Variables in bold were significantly different. Within rows, values with the same letter are not significantly different (Tukey HSD test at $p < 0.05$).

Variables tested (pods analysed)	**Spatial structure of shade trees**			**ANOVA/ KW test**	
	Regular	**Random**	**Clustered**	**F-value (df=2)**	**p-value**
Total number of pods					
Year 1 (16774)	**347 ± 120**	**483 ± 59**	**539.00 ± 144**	**3.20**	**0.05**
Year 2 (14256)	**428 ± 49**	**475 ± 38**	**668 ± 149**	**0.88**	**0.43**
Mean years 1 and 2 (15015)	**458 ± 79**	**479 ± 33**	**764 ± 127**	**2.89**	**0.06**
Number of damaged pods					
Year 1 (2519)	**77ab ± 30**	**42b ± 14**	**162a ± 44**	**3.69**	**0.04**
Year 2 (1503)	**56 ± 22**	**39 ± 8**	**115 ± 33**	**2.84**	**0.08**
Mean years 1 and 2 (2206)	**67b ± 25**	**40b ± 6**	**139a ± 37**	**4.49**	**0.02**
Number of healthy pods					
Year 1 (14255)	**469 ± 95**	**421 ± 38**	**497 ± 116**	**2.68**	**0.09**
Year 2 (12853)	**372 ± 30**	**424 ± 32**	**553 ± 121**	**0.57**	**0.57**
Mean years 1 and 2 (13459)	**421 ± 55**	**423 ± 28**	**625 ± 104**	**1.96**	**0.16**
				H-value (df=2)	**p-value**
Species richness shade trees	**4.00 ± 0.53**	**4.47 ± 0.59**	**6.17 ± 0.79**	**4.79**	**0.09**

resulting in a spatial distribution of plants as a function of the distribution of these spatial niches (Ledo et al., 2011). Spatial niches encourage biodiversity and lead to intraspecific aggregation together with interspecific segregation.

By analogy, we can assume that clustering of shade trees encourages the creation of gaps in plots for the regeneration of tree seedlings and functional diversity.

3.5.2 Spatial structure and management

In a group discussion following our study, local experts of Acomuita (Associación Comisión de Mujeres Indígenas de Talamanca), recognised the different spatial types we highlighted as the result of specific management systems and location. Plots belonging to the clustered type were characterised as forest-like agroforests. According to these experts, this agroforest type is located in remote places, at higher altitudes and possibly closer to forests, where farmers are very respectful of nature, and do not wish to disturb the natural process of regeneration. Difficult access to the stand may also explain the extensive management (Deheuvels et al., 2012). The random plots were assumed to be the "BriBri type", where trees are subject to more numerous management measures, yet respecting the natural dynamics of trees. The management is more oriented towards the production of good quality ligneous products (selection after natural regeneration of useful shade

tree species such as *Cordia alliodora*, *Inga edulis*, *Cupania cinerea*, and *Cedrela odorata*). The experts also mentioned that for Bribri farmers, the cacao stand is a system in which each plant has its own importance. The selection applied by farmers is not related to the location of forest or cacao trees. Neighbouring trees are kept if they meet a range of requirements related to production, but also to cultural and environmental concerns. This combination of natural tree dynamics with oriented management may lead to a random structure, which was the main type in our study. Regular plots were characterised as “artificial" plots created during development projects. These were assumed to be located close to flat, more commercial and densely populated areas.

The influence of landscape on internal spatial structure was not investigated in this study. Our focus was on the spatial context within a plot and its influence on plot features. The trend found by Deheuvels et al. (2012) showing that the more diverse plots were located in remote places close to protected forest areas and on steep slopes, remains to be investigated and linked to the internal plot spatial structure. The main difficulty is obtaining accurate landscape descriptions for the complex mosaic of Talamanca.

3.5.3 Spatial structure and cacao yield

Spatial structure is believed to influence agroecosystem productivity, as demonstrated for meadow ecosystems (Lamosova et al., 2010) where a mixture of monospecies clusters enhanced the productivity of inferior competitors. Our results revealed a correlation between spatial structure and cacao yield in tropical agroforests, despite the fact that cacao productivity was relatively low in our study plots. Deheuvels et al. (2012) estimated an average yield of 136 kg $ha^{-1}year^{-1}$ of dry beans in 36 cacao agroforest plots which included our plots. We hypothesize that the trend we highlighted would be stronger in more productive areas. Nevertheless, we consider that stands characterised by high biodiversity should not only be assessed for cacao yield, but also for the ecological benefits (Duelli and Obrist, 2003; Franzen and Mulder, 2007) and other services they provide. As stated by local experts of Acomuita, the whole set of ecosystem services of their plots is a key objective of farmers. The “clustered type" appears to contribute to conservation of shade tree species richness, to cacao production and to other services.
The number of damaged pods was significantly higher in the clustered type. As the clustered pattern is known to promote biodiversity (which was confirmed for shade tree species richness), it may also favour the dynamics of unplanned diversity, such as the diversity of pathogens threatening cacao yield. Consequently, studying the interactions between cacao pests and diseases and the spatial structure of shade trees in tropical agroforests is a promising way to understand and manage trade-offs between ecosystems services.

3.6 Acknowledgements

The authors thank the Bribri indigenous community and Ignacio Rodriguez Arias for their help ; Marina López, Flor Gallardo and Javier Méndez for help with interpreting the data. We also thank Daphne Goodfellow for reviewing the English ; Christian Gary and Cécile Fovet-Rabot for reviewing the manuscript ; the mesoamerican PCP for technical support. Finally, we acknowledge the two anonymous reviewers for their detailed and useful comments which enabled us to significantly improve the quality of this manuscript.

Nota Bene

Cette étude a montré qu'il existe une diversité de structure horizontale des arbres forestiers entre parcelles agroforestières à base de cacaoyer de la région de Talamanca au Costa Rica. Bien que la typologie de structure horizontale présentée dans cette étude soit basée sur des variables décrivant la structure horizontale des cacaoyers, des arbres forestiers, et de leur interaction spatiale, seules les variables de structure horizontale des arbres forestiers ressortent significativement différentes dans les groupes de la typologie (à l'exception d'une variable d'interaction spatiale (Table 1 de l'article). La structure horizontale des arbres forestiers varie de la régularité à l'agrégation. A l'inverse, dans la quasi totalité des parcelles, les cacaoyers sont régulièrement distribués, une seule parcelle fait exception montrant une structure aléatoire des cacaoyers (Annexe C). Nos analyses montrent que les cacaoyers sont en moyenne espacés d'une distance de 2 ou 3 m les uns des autres. L'interaction spatiale entre cacaoyers et arbres forestiers varie de la répulsion significative (7 parcelles) à l'attraction significative (4 parcelles) mais indique que dans la majorité des parcelles la position entre cacaoyers et arbres forestiers est indépendante (18 parcelles)(Annexe C). Les résultats de l'analyse du lien entre : i) la structure horizontale des cacaoyers et l'intensité de la moniliose et ii) l'interaction spatiale entre cacaoyers et arbres forestiers et l'intensité de la miniliose, sont présentés dans l'annexe D. La structure horizontale des arbres forestiers étant la variable de structure horizontale la plus discriminante dans l'analyse présentée dans ce chapitre, nous nous sommes concentrés dans la suite de ce travail sur la relation entre cette variable de structure horizontale et l'intensité de la moniliose dans l'agroécosystème.

4

Shade tree spatial structure and pod production explain frosty pod rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica.

Cynthia Gidoin[1,2*], Jacques Avelino [2,3,4] Olivier Deheuvels [3,5], Christian Cilas [2], Marie Ange Ngo Bieng[5]

1 Supagro, UMR System, 2 Place Viala, Bât.27, 34060 Montpellier, France.

2 CIRAD, UPR Bioagresseurs, F-34398 Montpellier, France.

3 CATIE, 7170, Cartago, Turrialba, 30501. Costa Rica.

4 IICA-PROMECAFE, AP. 55, 2200 Coronado, San José, Costa Rica.

5 CIRAD, UMR System, 2 Place Viala, Bât.27, 34060 Montpellier, France.

∗ E-mail : gidoin@supagro.inra.fr

4.1 Abstract

Vegetation composition and plant spatial structure affect disease intensity through resource and microclimatic variation effects. The aim of this study was to evaluate the independent effect and relative importance of host composition and plant spatial structure variables in explaining disease intensity at the plot scale. For that purpose, frosty pod rot intensity, a disease caused by *M. roreri* on cacao pods, was monitored in 36 cacao agroforests in Costa Rica in order to assess the vegetation composition and spatial structure variables conducive to the disease. Hierarchical partitioning was used to identify the most causal factors. Firstly, pod production, cacao tree density and shade tree spatial structure had significant independent effects on disease intensity. In our case study, the amount of susceptible tissue was the most relevant host composition variable for explaining disease intensity by resource dilution. Indeed, cacao tree density probably affected disease intensity more by the creation of self-shading rather than by host dilution. Lastly, only regularly distributed forest trees, and not aggregated or randomly distributed forest trees, reduced disease intensity in comparison to plots with a low forest tree density. A regular

spatial structure is probably crucial to the creation of moderate and uniform shade as recommended for frosty pod rot management. As pod production is an important service expected from these agroforests, shade tree spatial structure may be a lever for integrated management of frosty pod rot in cacao agroforests.

Additional keywords : Biodiversity and ecosystem functionning, plant community, *Theobroma cacao*, fungal pathogen, host composition, plant patterns, Ripley's function.

4.2 Introduction

A well supported hypothesis in epidemiology is that greater plant species diversity decreases the intensity of diseases, particularly those caused by specialist plant pathogens (Burton et al., 1992; Keesing et al., 2010; Moore and Borer, 2012). This decrease is due to a reduction in host abundance or density and thereby disease resource dilution (Knops et al., 1999; Mitchell et al., 2002). Conversely, for generalist pathogens an amplification effect, due to the introduction of alternative hosts when diversity increases, may be added to the dilution effect arising from the dilution of the more competent host (Keesing et al., 2006). Dilution and amplification effects depend on pathogen characteristics and have mainly been studied by comparing monospecific and multispecies agroecosystems (Boudreau and Mundt, 1994; Gaba et al., 2010; Mitchell et al., 2002).

However, monospecific agroecosystems are less diverse but also spatially more uniform than multispecies agroecosystems suggesting that other mechanisms may also influence disease intensity in multispecies agroecosystems as microclimatic alterations (Boudreau and Mundt, 1994; Malezieux et al., 2009; Ratnadass et al., 2012). Indeed, one of the main characteristics of multispecies communities is the wide range of spatial structures of species mixture (Malezieux et al., 2009). The vertical (height) and horizontal (regular, random, aggregated) structure of plant associations determines the microclimatic conditions for the crop and its diseases. The mean transmitted light under a plant cover decreases with increasing plant height and is probably not affected by plant horizontal structure (Martens et al., 2000). However, the variance of transmitted light is affected by horizontal structure, with an increase when spatial patterns progress from regular, to random, to aggregated (Martens et al., 2000). Moreover, the shade trees in multispecies communities reduce wind speed, buffer temperature and increase moisture (Beer et al., 1997; Souza et al., 2010). Variations in the mean and variance of transmitted light, and of ventilation, temperature and moisture under a plant cover due to variation in plant spatial structure, affect the propagation and development of plant pathogens (Schroth et al., 2000; Trenbath, 1993).

These two pathways explaining pathogen attack intensities in a multispecies agroeco-

system, namely host composition effects related to the “resource hypothesis” and vegetation spatial structure effects related to the "microclimatic hypothesis”, are combined and interact under natural conditions (Avelino et al., 2007; Babin et al., 2010; Cheatham et al., 2009; Lopez-Bravo et al., 2012; Ratnadass et al., 2012). Indeed, microclimatic alteration can affect the vegetative growth of the host and thereby the amount of resource for the disease and the microclimatic conditions themselves (Calonnec et al., 2013; Tivoli et al., 2012). However, these two pathways are rarely studied together so their independent effects and relative importance in disease intensity on a plot scale are still unknown.

Consequently, this work set out to test two hypotheses based on a case study and to evaluate their independent effects and their relative importance in explaining disease intensity on a plot scale in a complex agroecosystem. Amount of pathogen resource and microclimatic conditions interact and affect pest and pathogen intensity in agroecosystems. Therefore, it is important to untangle these two pathways in order to improve the natural regulation of pest and disease in agroecosystems. The model system was cacao agroforests in the Talamanca region of Costa Rica. Cocoa production in that region is mainly affected by frosty pod rot, caused by *Moniliophthora roreri*, a fungal pathogen specific to the fruit of species belonging to *Theobroma* and *Herrania* genera (Evans, 1981). Spores are wind-dispersed over distances ranging from dozens of meters to more than a kilometer (Green, 1977; Leach et al., 2002). Plot ventilation and a low relative humidity are conducive to dispersal (Evans, 1981; Phillips-Mora and Wilkinson, 2007) while low ventilation, free water and high relative humidity are propitious to the germination and infection processes (Thévenin and Trocmé, 1996; Evans, 1998).

Overall, this research addressed one question : On a plot scale, what share of variation in disease intensity is explained by the host composition variables related to the “resource hypothesis" and/or by the spatial structure variables related to the “microclimatic hypothesis" ? To answer this question, disease intensity and key variables related to vegetation spatial structure and composition were characterized in 36 cacao agroforest plots in the Talamanca region of Costa Rica. Then, the independent contributions of key explanatory variables explaining disease intensity variance was examined using a hierarchical partitioning protocol. Finally we discussed the joint and independent effects of each explanatory variable, that we related on the two pathways considering the knowledge on the studied pathogen.

4.3 Materials and Methods

4.3.1 Study site and plot sampling

The study took place in the Bribri Indigenous Reserve (9°00–9°50 N, 82°35–83°05 W) in the Talamanca region of Costa Rica. In that region, mean annual precipitation is 3,570 mm with two slight decreases in rainfall in March-April and September-October. The Talamanca region is characterized by a mixture of primary and secondary forests and cropping systems. Cacao trees and Musaceae are the main crops. The cacao agroforests sampled were characterized by cacao trees and various other plants grown for either production (Musaceae, Arecaceae and fruit trees) and/or for shade (fruit and forest trees).

Thirty-six cacao agroforests previously described for their structural attributes were selected (Deheuvels et al., 2012; Ngo Bieng, Gidoin, Avelino, Cilas, Deheuvels and Wery, 2013). All the agroforests were sampled in the same geographical and cultural area in order to minimize possible effects of environmental conditions and agronomic practices. In this research, disease intensity was characterized in a sampling unit of 1,000 m2 (20 m by 50 m) for each cacao agroforest, and disease intensity was related to host composition and vegetation spatial structure variables (Table 1).

4.3.2 Frosty pod rot intensity

Disease intensity was evaluated by a disease index defined as the percentage of infected pods weighted by time. Young pods were defined in our study as fruits of cacao trees $<$ 10 cm in length while adult pods were defined as fruits of cacao trees $>$ 10 cm in length. Counts of healthy and damaged pods were carried out four times a year in 2008-2009 and 2009-2010, between April and May (P1), July and August (P2), October and November (P3), and in January (P4). For all dates pooled together, the number of young pods varied from 25 to 627 with a mean of 186 and the number of adult pods varied from 26 to 1244 with a mean of 283 at the plot scale. For each plot and category of pods, the disease INdex (IN) was defined as :

$$\frac{DiseaseArea.100}{TotalArea}$$

where $TotalArea$ is the area under the total number of pods curve from P1 to P4 and $DiseaseArea$ the area under the number of diseased pods curve over the same period. IN was calculated separately for the two years and for young pods (INy) and adult pods (INa).

4.3.3 Variables related to the vegetation structure of the studied agroforests

The x,y cartesian coordinates and the species (or family) of each plant 2.5 m tall or over were recorded within the sampling unit of each agroforest. Species richness of the vegetation was characterized by the number of plant species (2.5 m tall or over) per sampling unit (Div).

To study the “resource hypothesis", the following host composition variables were quantified : the density (Dca) and abundance of cacao trees ($Abca$) were respectively the number of cacao trees and the relative cacao tree abundance with respect to all the vegetation observed in the sampling unit (plants 2.5 m tall or over). The resource of frosty pod rot is mainly cacao tree (i.e. *Theobroma cacao*) pods due to the very low presence of other species belonging to *Theobroma* and *Herrania* genera in our sampled plots (i.e. only six individuals in the 36 plots). Two variables describing the sensitive tissue amount by the cacao tree young pod production ($Prody$) and the adult pod production ($Proda$) were calculated for each year using the area under the curve of the total number of young or adult pods of cacao trees from P1 to P4.

To describe the plant spatial structure of the agroforests a vertical classification previously described for these agroecosystems (Deheuvels et al., 2012; Ngo Bieng, Gidoin, Avelino, Cilas, Deheuvels and Wery, 2013) was used, which refers to at least four levels : forest trees that form the top canopy level, fruit trees that form the intermediate canopy level, cacao trees that form a low level and Musaceae that form a level approximatively at the same height or below the cacao tree level. The sum of forest and fruit tree densities was used to describe the shade tree cover ($Dcov$). The distribution of shade trees between upper and intermediate strata was estimated by the percentage of fruit trees in the shade trees ($\%Fu$). Lastly, the density of Musaceae individuals was used to describe the density of the low stratum (Dmu). To describe the shade tree horizontal structure of the agroforests, we used Ripley’s function to characterize the forest tree horizontal pattern (35). Ripley’s function $L(r)$ is based on the calculation of the expected number of neighbors in a distance lower or equal than r of any point of the point pattern, i.e. of tree positions in a plot. $L(r)$ function allows to distinguish three types of tree patterns : regular ($L(r) < 0$), random ($L(r) \approx 0$) and aggregated ($L(r) > 0$).Due to a minimum tree density required to use Ripley’s function only the horizontal structure of the forest trees was analyzed because forest tree was the only stratum with a minimum of 10 individuals in more than 75% of the agroforests sampled. Then a Principal Component Analyse (PCA) was performed on $L(r)$ function (r from 1 to 10 m) and only the axes that respected Kaiser’s rule were kept for a hierarchical cluster analysis (Euclidean distance and ward aggregation criterion) to

TABLE 1 – List of variables describing cocoa agroforests.

Categories	Variables	Code	Unit	Type	Transfomation
Disease intensity	INtensity on young pods	*INy*	%	Continuous	Squared
	INtensity on adult pods	*INa*	%	Continuous	Squared
	INy after controlling spatial autocorrelation	*resINy*	-	Continuous	
	INa after controlling spatial autocorrelation	*resINa*	-	Continuous	
Diversity	Plant species richness	*Div*	Number of species	Continuous	Squared
Host composition					
Resource hypothesis	Cacao tree density	*Dca*	Number of trees/ha	Continuous	
	Cacao tree abundance	*Abca*	%	Continuous	
	Young pod production	*Prody*	Number of pods x days	Continuous	Log
	Adult pod production	*Proda*	Number of pods x days	Continuous	Log
Plant spatial structure					
Microclimatic hypothesis	Shade tree density	*Dcov*	Number of trees/ha	Continuous	
	Percent fruit tree in shade trees	*%Fu*	%	Continuous	Squared
	Musaceae density	*Dmu*	Number of ind/ha	Continuous	Log
	Forest tree structures	*HSFo*		Categorical	-
	Low density		LowFo		
	Aggregated structure		AgFo		
	Random structure		RaFo		
	Regular structure		ReFo		

obtain a typology (Ngo Bieng, Gidoin, Avelino, Cilas, Deheuvels and Wery, 2013). The categorical variable that describes the horizontal structure of forest trees ($HSFo$) had four modalities that corresponded to the result of the typology : 1) low forest tree density ($LowFo$), which were the seven agroforests with fewer than 10 forest trees in the sampling unit, 2) significant or tendency towards aggregation ($AgFo$, 6 plots), 3) random ($RaFo$, 14 plots) and 4) significant or tendency towards regular ($ReFo$, 9 plots) forest tree distribution.

Overall, we used seven explanatory variables related to the vegetation structure of the studied agroforests ($Prody$ or $Proda$, Dca, $Abca$, $\%Fu$, $Dcov$, Dmu, $HSFo$) that we linked to disease intensity (INy or INa).

4.3.4 Statistical analyses

Firstly, the differences in disease intensity on young and adult pods between 2008-2009 and 2009-2010 were examining using ANOVA. Disease intensity was squared-transformed. Given that there were no statistical significant differences related to disease intensity on young pods ($F = 1.87$, $P = 0.18$) and on adult pods ($F = 0.05$, $P = 0.83$), data were pooled for further analyses.

Secondly, the spatial autocorrelation was assessed within our set of observations to avoid confounding effects due to higher or lower similarity in disease intensity in neighboring plots than would be the case in a random set. Latitude and longitude of the central point in the sampling unit were used to construct a matrix that described distance bet-

ween plots. Spatial autocorrelation was tested with the Moran index on this matrix. Moran index is a measure of global spatial autocorrelation with values that ranged from -1, indicating perfect dispersion, to $+1$, indicating perfect correlation. Due to significant positive Moran index indicating that disease intensity on young and adult pods is higher in neighboring plots than it would be in a random set, two linear models were built to explain squared-transformed INy and INa with latitude and longitude variables. The residuals of these two models had a normal distribution. They were used as new dependent variables (noted $resINy$ and $resINa$) in the rest of analysis.

Thirdly, correlations between the seven explanatory variables ($Prody$ or $Proda$, Dca, $Abca$, $\%Fu$, $Dcov$, Dmu, $HSFo$, log or square-root transformed as needed for normality) were tested using the Spearman rank correlation test (between the continuous variables) and the Kruskal-Wallis test with the Dunn correction for the pairwise comparison (between continuous and categorical variables). Given that the seven explanatory variables were not independent (Spearman's correlation coefficients ranging from -0.78 to 0.75), a hierarchical partitioning (HP) protocol was used to examine the independent effects of the seven key structure variables ($Prody$ or $Proda$, Dca, $Abca$, $\%Fu$, $Dcov$, Dmu, $HSFo$) on disease intensity on young and adult pods after controlling for the spatial autocorrelation effect ($resINy$ and $resINa$) (27). For each structure variable, "explanatory" power was segregated into independent effects, I, by comparing goodness-of-fit (R^2) for all possible models involving the explanatory variable and joint effects, J, which described the complex inter-relationship with other explanatory variables. The significance of independent effects was evaluated by Mac Nally's Z-scores (Mac Nally, 2002) using a randomization test with 1,000 iterations.

Finally, the form and the significance of the relationship between the dependent variables ($resINy$ and $resINa$) and each explanatory variable were explored by studying the link between the explanatory variables of a hypothesis and the residuals of the model explaining the dependent variables ($resINy$ and $resINa$) with the explanatory variables of the other hypothesis (Gaba et al., 2010; Leprieur et al., 2008). For example, to test the "resource hypothesis", we analyzed the form and the significance of the relationship between each host composition variable related to the "resource hypothesis" (pod production, cacao tree density and abundance) and the residuals of a linear model explaining $resINy$ (or $resINa$) by the explanatory plant spatial structure variables related to the "microclimatic hypothesis" ($Dcov$, $\%Fu$, Dmu and $HSFo$). The same procedure was applied to study the "microclimatic hypothesis". To test the relationship between the model residuals and each explanatory variable, Pearson's correlation test or ANOVA with Tukey's range test (for categorical explanatory variable) were performed because the residuals of all the models were normally distributed.

TABLE 2 – Spearman rank correlation (rs) between continuous variables and Kruskal-Wallis test with pairwise comparison (Dunn correction) between continuous and categorical variables[z]

Codes	*Div*	*Proda*	*Dcov*
rs			
INy	-0.20	**0.52**	**-0.36**
INa	-0.21	**0.59**	**-0.41**
Prody	-0.22	**0.80**	**-0.31**
Proda	**-0.33**		**-0.34**
Dca	-0.02	0.14	0.26
Abca	-0.26	0.19	-0.08
%Fu	0.17	-0.18	-0.09
Dcov	0.30	**-0.34**	
Dmu	0.20	-0.06	-0.17
K			
SSFo	6.61	**9.31**	**9.32**
Abs	8.00	79,084	15.71 a
Re	10.33	53,347	24.00 ab
Ra	9.64	53,633	27.00 b
Ag	13.17	89,52	22.00 ab

[z]Significant differences ($P < 0.05$) are in bold or indicated by different letters. Table 1 provides variable meaning.

Several packages of the software R 2.15.0 (R Development Core Team, 2013) were used : “stats" for statistical hypothesis testing (*e.g.* ANOVA, Spearman rank correlation test, Kruskal-Wallis test), “ads" for point pattern analyses ($L(r)$ function), “FactoMineR" for Principal Component Analyse and “hier.part" for Hierarchical Partitioning protocol (42).

4.4 Results

Species diversity

The species diversity of cacao agroforest vegetation (above 2.5 m in height) varied from 4 to 19 species on the sampling unit scale (1,000 m^2). Species diversity was negatively correlated with young and adult pod production (with significant correlation only for adult pod production, Table 2). Adult pod production was positively correlated with young pod productivity, disease intensity and was negatively correlated with shade tree density. Moreover, adult pod production was correlated with forest tree spatial structure. Specifically, adult pod production was higher in plots with aggregated forest trees than in plots with regularly distributed forest trees. Lastly, shade tree density was negatively correlated with disease intensity and pod production, and was lower in plots where forest trees were at a low density than in plots where forest trees were randomly distributed.

4.4.1 Independent and joint contributions of variables on disease intensity explanation.

Pod productions ($Prody$ and $Proda$) and forest tree horizontal structure ($HSFo$) had significant independent effects on disease intensity variance on young and adult pods, after controlling for the effects of spatial autocorrelation (Fig 1). Cacao tree density (Dca) had also a significant independent effect on disease intensity on adult pods but not on young pods (Fig. 1), while the cacao tree abundance ($Abca$), the percentage of fruit trees in shade trees ($\%Fu$), the shade tree density ($Dcov$), and the *Musa spp.* density (Dmu) had no significant independent effects on disease intensity variance on young or adult pods (Fig. 1). The sums of the independent contributions of all the variables, i.e. 28.3% of the explained disease intensity variance on young pods and 44.3% on adult pods, were higher than the sums of the joint effects, i.e. respectively 12.8% and 2.8% of the explained variance. Pod productions and forest tree horizontal structure variables had the higher positive joint contributions while cacao tree density had the lowest negative joint effect indicating antagonistic interactions with the other variables in the explanation of disease

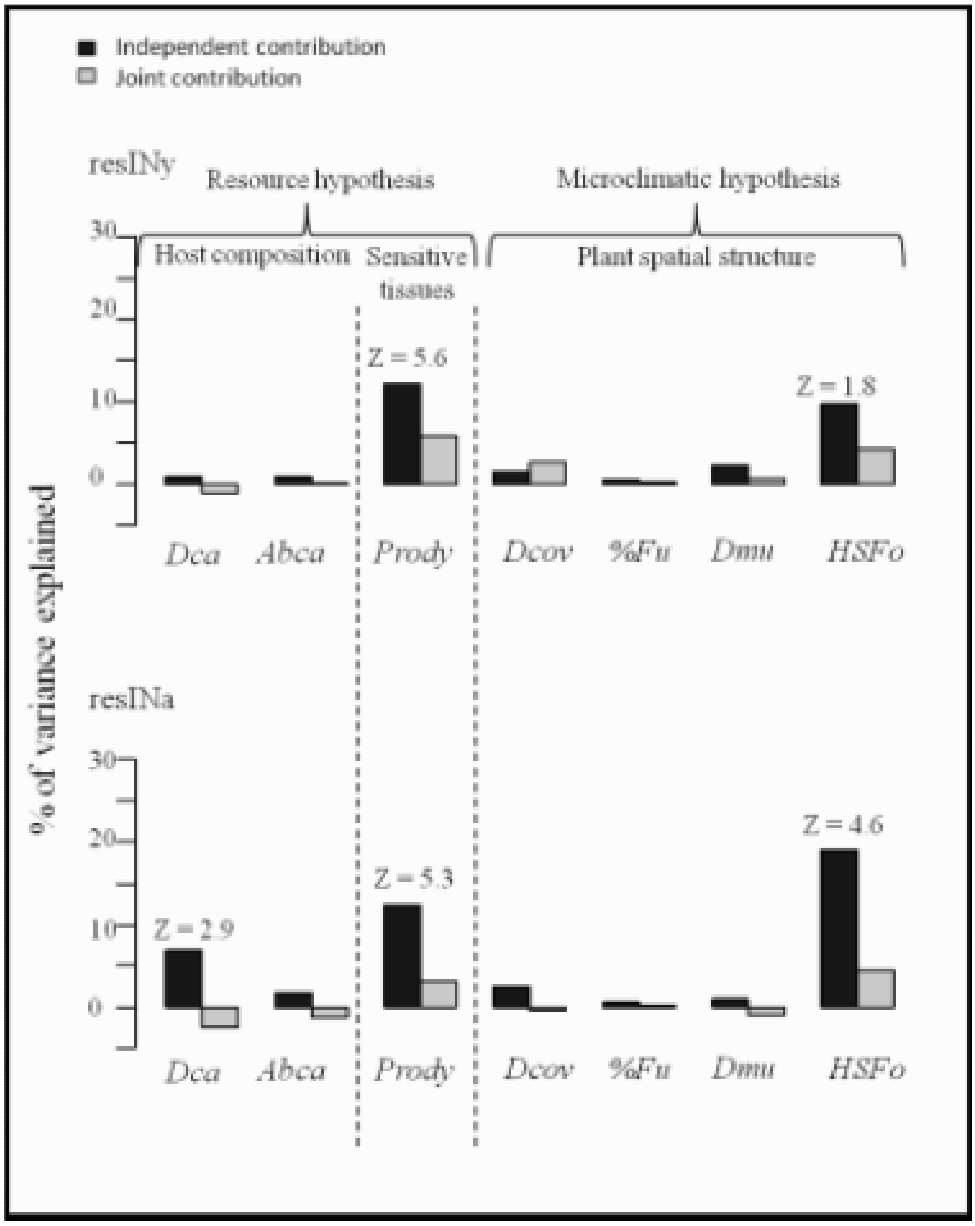


FIGURE 1 – Independent Contribution and Joint Contribution (% of variance explained) of explanatory variables in the models developed for A) disease intensity on young pods and B) adult pods. Significant independent contributions are indicated with their Z-score values (determined by randomization tests with 1000 iterations, significance based on upper 95% confidence limit).

intensity.

4.4.2 Host composition variables affecting disease intensity

Pod production, studied here to assess the "resource hypothesis", explained 12.1% and 12.3% of the disease intensity variance on young and adult pods, respectively, independent of the other variables (Fig. 1). Disease intensity was underestimated in plots with high pod production in the model controlling for spatial autocorrelation and plant spatial structure. Indeed, pod production was found to be positively correlated to the residuals of models explaining disease intensity on young pods (P = 0.04) and adult pods (P = 0.06) by spatial autocorrelation and plant spatial structure variables (Table 3). In addition, cacao tree density explained a significant 6.87% share of disease intensity variance on adult pods, independent of other variables (Fig. 1B). Disease intensity on adult pods was overestimated in plots where the cacao tree density was high in the model controlling for spatial autocorrelation and plant spatial structure. Indeed, cacao tree density was found to be negatively correlated (P = 0.06) to the residuals of models explaining disease intensity on adult pods by spatial autocorrelation and plant spatial structure effects (Table 3).

4.4.3 Plant spatial structure variables affecting disease intensity

Forest tree spatial structure, studied here to assess the “microclimatic hypothesis", explained 9.7% and 19.1% of the disease intensity variance on young and adult pods, respectively, independent of the other variables (Fig. 1). In the model controlling for spatial autocorrelation and host composition effects, disease intensity on adult pods was underestimated in plots where shade trees were at low density or aggregated, and overestimated in plots where shade tree were randomly or regularly distributed (with significant differences between plots with low density and regular distribution). Indeed, the mean pairwise comparison showed a positive and significantly higher mean of residuals in plots with a low forest tree density than in plots where forest trees were regularly distributed (Table 3).

4.4.4 Relative importance of host composition and plant spatial structure variables

Young pod production explained significantly 24% of disease intensity variance on young pods after controlling for plant spatial structure effects, while the forest tree spatial structure did not have a significant effect on disease intensity on young pods after controlling for host composition effects (Table 3). Conversely, the forest tree spatial structure explained significantly 12% of disease intensity variance on adult pods after controlling for host composition effects, while adult pod production did not have a significant effect on

TABLE 3 – Pearson test coefficients and analysis of variance (ANOVA) coefficient of determination (R^2) between residuals of models for disease intensity on young and adult pods and explanatory variables after controlling spatial autocorrelation and the effect of the variables of the other hypothesis[z]

Test	Code	*INy*	*INa*
Host composition			
Pearson coefficients	*Prody*	**0.24**	
	Proda		0.22
	Dca	-0.04	-0.22
	Abca	0.00	-0.04
Spatial structure			
Pearson coefficients	*%Fu*	-0.06	0.04
	Dcov	0.01	0.11
	Dmu	-0.08	-0.04
ANOVA R^2 (*HSFo*) Tukey	*SSFo*	0,07	**0,12**
HSD (modalities)	*LowFo*	0.03	0.34 a
	AgFo	0.40	0.28 ab
	RaFo	-0.10	-0.10 ab
	ReFo	-0.13	-0.30 b

[z]Significant differences ($P < 0.05$) are in bold or indicated by different letters. Table 1 provides variable meaning.

disease intensity on adult pods after controlling for plant spatial structure effects (Table 3).

4.5 Discussion

Disease intensity tended to be lower in plots with high species diversity. This result is in accordance with many studies on the relationship between plant diversity and specialized pathogen abundance (Keesing et al., 2010; Mitchell et al., 2002). However, a difference in this study was that disease intensity decreased as a result of resource dilution as well as shade tree spatial structure variations that probably affected the microclimatic conditions to which the pathogen is sensitive. The resource dilution and spatial structure effects interacted and had a relative importance depending on pod maturity.

Pod production was positively correlated with disease intensity. Based on the “resource hypothesis" and *M. roreri* characteristics, we expected that an increase in species diversity would result in a decrease in cacao tree abundance and density and, thereby, a decrease in pod production and disease intensity due to resource dilution (Garrett and Mundt, 1999; Keesing et al., 2006). However, only pod production was negatively correlated with species diversity and positively correlated with disease intensity, as expected by the resource dilution effect. Pod production therefore was deemed to be the best host composition variable that explained disease intensity by resource dilution. Previous studies have shown that

host density and/or abundance were more relevant for explaining the effect of an increase in species diversity on disease intensity than species diversity per se (Knops et al., 1999; Mitchell et al., 2002). Here, the amount of susceptible host tissue was more important than host density and/or abundance in explaining the decrease in disease intensity by resource dilution. Indeed, the fruits of the *Theobroma* and *Herrania* species are the only organs susceptible to the disease (Evans, 1981; Phillips-Mora and Wilkinson, 2007). The amount of susceptible host tissue is critical in epidemic dynamics and the simultaneous development of both host and pathogen has many ramifications in the resulting plant disease epidemic (Ferrandino, 2008). However, the amount of susceptible host tissue is dependent on host growth, which can be affected by microclimatic conditions, as well as affect these conditions (Cheatham et al., 2009; Lopez-Bravo et al., 2012; Tivoli et al., 2012). This reciprocal relationship between host composition and microclimatic conditions is also illustrated elsewhere in our results. For example, pod production was decreased as shade tree density, and therefore shaded conditions, increased. This result agrees with previous studies that described a positive correlation between cacao yields and light availability when nutrient availability is not limiting growth (Almeida and Valle, 2007; Vernon, 1967). Moreover, we showed that cacao tree density was not correlated to species diversity and it was negatively correlated to disease intensity on adult pods. This result was unexpected since cacao tree density, considered here as a host composition variable, and therefore as an indicator of the resource hypothesis, was expected to be positively correlated to disease intensity. However, a change in host density also influences the microclimate including radiation interception, temperature, moisture and wind (Pangga et al., 2011). More precisely, we assumed that cacao tree density was also an indicator of the self-shading induced by the cacao tree cover. The increase in self-shading, induced by an increase in cacao tree density, may explain the negative relationship observed between cacao tree density and disease intensity. Indeed, in our case study, a significant negative correlation between shade tree density and disease intensity on a plot scale reflected the fact that disease intensity was mitigated under shaded conditions.

Contrasted microclimatic conditions are conducive to spore dispersal and to spore germination of the pathogen. Introduction of shade tree in a plot reduces wind speed that decreases spore dispersal and could reduce disease intensity (Evans, 1981; Phillips-Mora and Wilkinson, 2007). However, shaded conditions increase air humidity that promotes spore germination and could increase disease intensity (Thévenin and Trocmé, 1996). Consequently, it is generally advisable to provide shade but moderately and uniformly at the plot scale to control frosty pod rot development (Mossu, 1990; Schroth et al., 2000). Based on these requirements, we speculate that the increase in shade tree density was able to provide moderate and uniform shade that reduced both the dispersal and the germination processes. This result might be explained by the architectural characteristics

of the shade trees in these agroforests. Shade is mainly provided by forest trees that are approximately 30 m tall and with generally large and porous crowns that could reasonably be expected to reduce wind speed without necessarily increasing relative humidity (Souza et al., 2010). This interpretation was supported by the fact that forest tree spatial structure, rather than shade tree density, was the spatial structure variable that most explained disease intensity. We found that disease intensity was lower in plots with a regular forest tree structure than in plots with a low forest tree density. Overall, results indicated that a reduced disease intensity was not automatically achieved by introducing shade trees. This reduction was improved if the shade trees were forest trees and was only effective if they were regularly distributed over the plot area. It has been shown that canopy tree aggregation introduces microclimate heterogeneity, for example Martens et al. (2000) demonstrated that the variance of understory light was dependent on the spatial pattern of trees, with an increase in understory light variance when the spatial pattern of canopy trees progressed from regular to aggregated. Our results back up the recommendation to provide moderate and uniform shade in order to reduce frosty pod rot intensity and show that regularly distributed forest trees are the best plant spatial structure to achieve that goal. Corroboration was provided based on discussions with local experts of ACOMUITA (Asociación Comisión de Mujeres Indígenas de Talamanca), recognizing the potential benefit of forest tree regularly distributed to provide moderate and uniform shade in order to reduce frosty pod rot intensity at the plot scale.

Pod production and forest tree spatial structure had direct effects on disease intensity that were specific to each of them and dependent on fruit maturity. Indeed, disease intensity on young pods was mainly determined by the quantity of young pods available while disease intensity on pods throughout its lifespan was mainly determined by the forest tree spatial structure effect. The disease life cycle may explain this result. Specifically, pods are more susceptible to disease when they are under three months old and actively growing (Evans, 1981). Infection initiation is determined by the amount of young pods. Indeed, at the beginning of the year from the first rain, the pathogen infects young pods of the small production peak from the primary inoculum usually formed by mummified pods remaining in agroforests (Thévenin and Trocmé, 1996). Once the infection is initiated, the microclimatic conditions are decisive in pathogen dispersal and in the infection of new young pods and adult pods from the second production peak. Consequently, disease intensity on young pods is mainly explained by the amount of resource and disease intensity throughout its lifespan is mainly affected by microclimatic conditions.

Many studies on the relationship between plant diversity and disease intensity have focused on resource dilution. However, the pathogen resource is also generally the main financial resource for farmers and reducing its quantity to reduce disease intensity is not

an adequate disease management option. We show that forest trees regularly distributed in the plot are the most appropriate vegetation structure for reducing frosty pod rot intensity by providing moderate and uniform shade. Moreover, the forest tree spatial structure is not correlated to plant diversity. Plant spatial structure management could be an interesting lever for sustainable disease management.

4.6 Acknowledgements

The authors thank the Bribri indigenous communities for their welcome and Ignacio Rodriguez Arias for data gathering and his help. We thank the Mesoamerican Scientific Partnership Platform on Agroforestry Systems with Perennial Crops and ATP “SAFSE” for funding. We should also like to thank Laurence Dedieu and Peter Biggins for reviewing the manuscript. Finally, we acknowledge the three anonymous reviewers for their detailed and useful comments which enabled us to significantly improve the quality of this manuscript.

5

Shade tree spatial structure, sensitive tissue availability and host composition explain mirid density or black pod intensity in cacao agroforests, in Cameroon.

Cynthia Gidoin[1,2*], Régis Babin[2,3] Leïla Bagny Beilhé[2,4], Christian Cilas[2], Gerben Martijn ten Hoopen[2,4], Marie Ange Ngo Bieng[5]
1 Supagro, UMR System, 2 place Viala, Bât. 27, 34060 Montpellier, France.
2 CIRAD, UPR Bioagresseurs, F-34398 Montpellier, France.
3 icipe, Plant Health Division, Coffee Pest Project, P.O. Box 30772-00100, Nairobi, Kenya
4 IRAD, Yaoundé, Cameroon.
5 CIRAD, UMR System, F-34070 Montpellier, France.
∗ E-mail : gidoin@supagro.inra.fr

Abstract

Combining crop plants with other plant species in agroecosystems is a way to promote ecological pest and disease regulation mechanisms. While resource availability is one of the main hypotheses proposed to explain the impact of plant diversity on pest and disease intensity, other mechanisms linked to plant diversity, such as microclimatic variation, can affect processes related to pests and pathogens life cycles. In this context, the aim of this study was to assess the independent effects and the relative importance of different variables related to resource availability and microclimatic variation that explain pest and a disease occurrence at plot level in a complex agroecosystem. This project was implemented in cacao agroforests in Southern Cameroon, where cocoa production is mainly impacted by the mirid bug, *Sahlbergella singularis*, and the black pod disease, caused by *Phytophthora megakarya*. Vegetation structure, resource availability and pest and disease occurrence were characterized in 20 plots and hierarchical partitioning was used to identify the most causal variables for vegetation structure explaining mirid density and black pod intensity.

The results of this study show that cacao agroforests can be differentiated on the basis of vegetation composition and spatial structure. Mirid density decreased when a minimum number of randomly distributed forest trees were present compared with an aggregated distribution or when forest tree density was low. Moreover, a decrease in sensitive tissue availability was also related to a decrease in mirid density, independently of the forest tree structure effect. Black pod intensity was explained by cacao tree abundance only, and decreased with increasing cacao tree abundance, contrary to expectations. This study, by showing the effects of vegetation composition and spatial structure on mirids and black pod, opens new perspectives for the agroecological management of cocoa pests and diseases at the plot scale, through the optimization of vegetation structure and composition.

Keywords : *Theobroma cacao*, *Sahlbergella singularis*, *Phytophthora megakarya*, Ripley's function ; hierarchical partitioning ; resource dilution ; microclimatic alteration, pest and disease ecological regulation.

5.1 Introduction

Maintaining productivity of agroecosystems while simultaneously reducing the dependence on external inputs such as pesticides and fertilizers is a major challenge in agriculture (Tilman et al., 2002). In this context, concepts such as agroecology have appeared. Agroecology involves biodiversity and complexity of agroecosystems and the valuation of their multiple ecosystem services, such as for example regulation capacities (Dore et al., 2011; Griffon, 2010). More specifically, with regard to pest and disease regulation capacities, combining crop plants with other plant species is known to have an impact on pest and disease regulation mechanisms (Trenbath, 1993). The ecological mechanisms involved in these processes are many and often complex (Ratnadass et al., 2012).

Variability in resource availability is one of the main hypotheses proposed to explain the impact of plant species diversity on pest and disease intensity in agroecosystems (Avelino et al., 2011; Ratnadass et al., 2012). This hypothesis includes two primary mechanisms which are related to changes in pest and disease attack intensity which vary with increasing or decreasing plant diversity. The two mechanisms are : (i) The "resource dilution" mechanism which consists in a reduction of pest and disease intensity due to a decrease in host abundance and density (Keesing et al., 2006) and (ii), the "alternate resource introduction" mechanism which consists of an increase of pest and disease intensity due to the introduction of alternative hosts (Schroth et al., 2000). In general, the "resource dilution" holds true for specialized pests and diseases with only one or a few hosts plants (Mitchell et al., 2002) ; whereas the "alternate resource" mechanism holds true for non-specialized pests and diseases.

At the plot scale, another mechanism involved in pest and disease regulation processes in multispecies agroecosystems is linked to variation in microclimatic conditions (Avelino et al., 2011). These microclimatic variations are determined by several factors, among which we are particularly interested in plant spatial structure. Vegetation spatial structure is determined by horizontal and vertical structural characteristics (e.g. number of strata and horizontal distribution, Malezieux et al. (2009)). Multispecies agroecosystems are characterized by a wide range of spatial structures of species mixture (Malezieux et al., 2009). The vertical (height) and horizontal (regular, random, aggregated) structures of plant associations have an influence on key factors related to potential microclimatic variations : (i) they determine the mean and variance of transmitted light for the crop and its pests and diseases in the understory ; but also (ii) Shade trees in multispecies agroecosystems reduce wind speed, buffer temperature and increase moisture in the understory (Beer et al., 1997). These microclimatic variations due to plant spatial structure can directly affect processes related to pest and pathogens life cycles (Schroth et al., 2000; Avelino et al., 2011).

The microclimate and resource alteration mechanisms are also linked and interact under natural conditions. For example, microclimatic variations affect vegetative growth of host plants and thus the availability of sensitive tissue resources for pests and diseases (Calonnec et al., 2013; Ngo Bieng, Perot, Coligny and Goreaud, 2013). Depending on their biology, pests and diseases are differentially impacted by each of these mechanisms (Garrett and Mundt, 1999; Schroth et al., 2000). However, the microclimate and resource alteration mechanisms, have rarely been studied together in order to explain pest and disease impact for a set of pests and pathogens occurring in the same agroecosystems (Lopez-Bravo et al., 2012). Therefore, their independent effects and relative importance in pest or disease intensity on a plot scale are still unknown. In a previous work, we studied the effects of variables related to microclimatic variation and resource availability on the intensity of one disease : *Moniliophthora roreri*, a fungal pathogen threatening cacao production in agroforests in Costa Rica (Gidoin et al., in press.) ; showing the importance to identify the independent effects of these mechanisms in order to disentangle the impact of plant diversity.

In this paper, we are focusing on cacao agroforests in Cameroon, which is currently the fifth cocoa (*Theobroma cacao* L.) producer of the world. Cocoa production in Cameroon is primarily affected by mirid bug *Sahlbergella singularis*, which is a generalist pest of several host species belonging to the Malvaceae family (Entwistle, 1972), and Black Pod (BP) disease, caused by *Phytophthora megakarya*, whose host range is currently not well known (Evans, 2007). The impact of mirids and black pod disease on cocoa production

varies between regions and between farmer fields. One of the factors that explain this variability is shading, i.e. the microclimatic variation due to tree presence. In the case of mirids and black pod, the balance of shade effects on their regulation is complex (Schroth et al., 2000; Malezieux et al., 2009). Firstly, heavy shade reduces mirid density (Babin et al., 2010), probably by reducing cacao vegetative growth, i.e. the availability of young shoots and pods which are a primary food resource for mirids. At the same time, the introduction of shade trees belonging to the Malvaceae family, known to include alternative host plants for mirids, e.g. *Cola spp.*, can reduce the positive impact of shade tree association. In the case of BP, shading is considered to provide microclimatic conditions favorable to the spread and development of BP (Evans, 1998). However, the introduction of shade trees may result in a resource dilution trough a decrease in cacao tree abundance, density and potentially sensitive tissue availability (pod amount), which then reduces the negative impact of shade tree introduction on BP regulation. Therefore, assessing the effects of shade tree spatial structure, host composition and sensitive tissue availability is particularly important as it could improve the joint integrated management of mirid pests and Black Pod disease in cacao agroforests.

In this study, two questions were therefore addressed : 1) What is the composition and spatial structure of the studied agroforest plots and 2) which part of the variation in mirid density and BP intensity between plots is explained by plant spatial structure, host composition and resource availability ?

5.2 Materials and methods

5.2.1 Study site and sampling plots

In the Centre region of Cameroon, cacao is cultivated from the forest zone in the south to the forest savanna transition zone towards the north of the Centre region. The selected cacao agroforest study plots were located in the forest zone close to the town of Obala in the Lékié department. This department is characterized by a relatively high human population density (Babin, 2009). The soils of the area are moderately desaturated ferrallitic soils (Jagoret, 2011). Mean annual precipitation is between 1400 and 1600 mm $year^{-1}$ and is distributed over two periods, the small rainy season from March to May-June and the main rainy season from August to November (Babin, 2009). Twenty cacao agroforests, selected on the basis of a minimal shade tree density of 40 trees per hectare, were located in an area of approximately 10 x 10 km, and spread over three villages : Nkolobang (n=9), Zima (n=7) and Mbakomo (n=4). In each plot, data was recorded in a sampling unit of 2,500 m^2 (50 x 50 m, Figure 1).

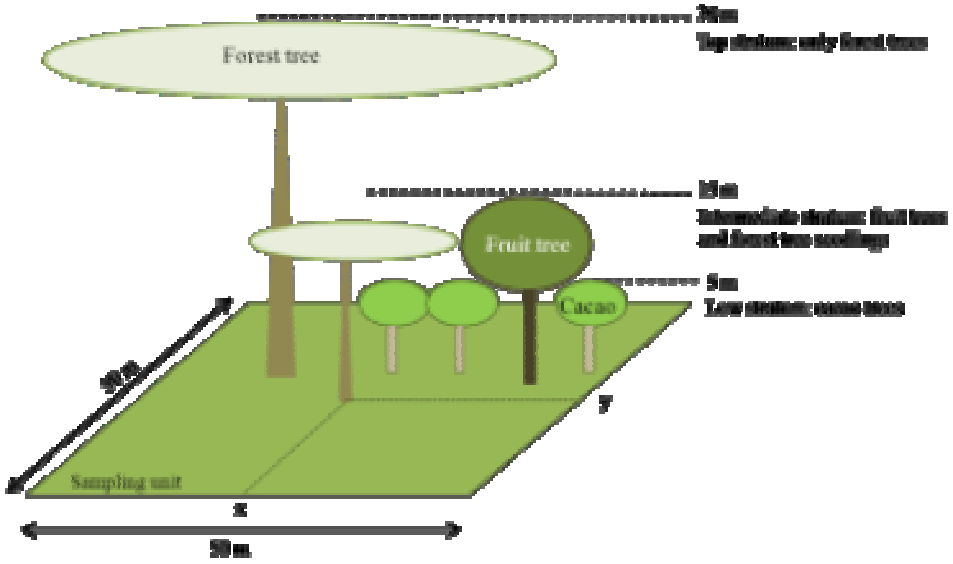


FIGURE 1 – : Schematic representation of vertical structure of a cacao agroforest plots sampled in the Lékié department, Cameroon.

5.2.2 Characterization of vegetation structure

First, vegetation composition and spatial structure were characterized in each study plot. Within each sampling unit, the x,y cartesian coordinates of each plant 2.5 m tall or over were recorded using a theodolite (Leica Builder 409, Leica Geosystems, Heerbrugg, Swizerland). The cacao agroforests sampled were characterized by cacao trees and various other plants grown for either production (Musaceae, Arecaceae, and fruit trees) and/or for shade (fruit and forest trees). Plants were identified to either species or family level, or in a few cases non-identified trees were only classed into stand categories (forest or fruit trees).

Host composition was characterized using the following variables : i) the cacao tree density (*Dca*), which corresponds to the number of cacao trees per sampling unit ; ii) the relative abundance of cacao trees (*Abca*), which was their abundance with respect to all the mapped vegetation observed in the sampling unit and iii) the presence of alternative mirid hosts (*Alter*), which was evaluated by a categorical variable that describes the presence/absence of four species of trees of the Malvaceae family : *Ceiba pentandra*, *Cola acuminata*, *Cola lateritia* and *Sterculia rhinopetala*. These were the four species known as host plants of cocoa mirids present in our plots (Entwistle, 1972). For black pod pathogen, due to the very low presence of species identified has potential alternative host in our sampled plots (i.e. only one species, *Ricinodendron heudelotii*, with seven individuals distributed among six plots), we estimated that the main resource of the pathogen is cacao tree pods (Opoku et al., 2007).

Vertical spatial structure was characterized using three strata : the top canopy (ap-

proximately 30 m in height) ; the intermediate canopy level (approximately 15 m in height) and the low canopy level with vegetation in the same stratum or lower than cacao trees (Figure 1). Top and intermediate canopy levels provide shade for the cacao trees. The shade tree cover ($Dcov$) was estimated by the sum of tree densities for the top and intermediate canopy levels. The proportion of shade tree cover due to intermediate stratum was estimated by the proportion of shade trees in the intermediate stratum compared with the total number of shade trees ($\%Inter$)

The horizontal spatial structure was characterized using the $L(\mathrm{r})$ function (Besag in Ripley (1977)). The $L(\mathrm{r})$ function is based on the calculation of the expected number of neighbors within a distance below or equal to r of any point of the point pattern, i.e. in our study, of tree positions in a plot. The $L(\mathrm{r})$ function allows to distinguish three types of tree distribution patterns : regular ($L(\mathrm{r}) < 0$), random ($L(\mathrm{r}) \approx 0$) or aggregated ($L(\mathrm{r}) > 0$). The statistical significance of the regular or aggregated pattern compared to a random pattern was determined by comparing the observed $L(\mathrm{r})$ value to a 95% confidence envelope based on simulated $L(\mathrm{r})$ values of a complete spatial randomness (CSR) of tree horizontal structure, simulated by 1000 Monte Carlo simulations. To use the $L(\mathrm{r})$ function, we assumed that the individuals of the studied stands were submitted to the same process of spatial distribution. To check this assumption horizontal structure was calculated independently for two shade tree stands : forest and fruit trees. Forest trees are considered to be remnant forest tree species and to be at least partly submitted to natural regeneration. Fruit trees are supposed to be introduced by farmers (Schroth et al., 2004). In order to mitigate edge correction effects (taken into account in our analyses by the isotropic edge correction as proposed in Ripley (1977)), the outcome of the $L(\mathrm{r})$ function should be interpreted for r values lower than half, or a quarter of the width of the sampling unit. Thus, $L(\mathrm{r})$ was calculated for r values lower than 12 m, i.e. less than 1/4 of 50 m. For statistical reasons, the $L(\mathrm{r})$ function may not be used on patterns at low stand densities (Condit, 2000). Therefore, the $L(\mathrm{r})$ function was calculated only in plots with at least 10 forest trees or 10 fruit trees in the sampling unit. The 12 values of $L(\mathrm{r})$ calculated for forest trees and the 12 values of $L(\mathrm{r})$ calculated for fruit trees were used in two distinct Principal Component Analyses (PCA). We retained PCA axes, in respect with the Kaiser rule, that explained at least 80% of the inertia (Kaiser, 1991). Subsequently, the observation coordinates on these axes were used in two different hierarchical cluster analyses based on the Euclidean distance and Ward's criterion. This resulted in clusters of plots with a similar horizontal spatial structure (regular, random or aggregated) for forest trees ($HSFo$) and for fruit trees ($HSFu$). Plots not included in the typologies due to low density of forest or fruit trees were attributed a modality named “Low density" in the $HSFo$ and $HSFu$ categorical variables.

5.2.3 Pest and disease assessment

In each sampling unit, 80 cacao trees were selected for observations for pest and disease monitoring and on the presence of sensitive tissue.

The number of mirids was evaluated on the selected cacao trees in September 2011 and August 2012, i.e. during the usual period of mirid outbreak for the region (Babin et al., 2010). For each year, plots were not treated with insecticide from January onwards until the evaluation period, either in September (2011) or August (2012). For sampling, selected cacao trees were sprayed with an insecticide composed of 20g/L of Lambda Cyhalothrin and 20 g/L of imidaclopride using a motorized mistblower (Stihl 420, Stihl AG, Waiblingen, Germany) equipped with a formulation pomp, a 0.8 restrictor and fitted with by Stihl provided baffle plate at 25 mL/ha. Treatments were carried out at 6 : 00 AM, when mirids are not yet very active, this in order to limit the risk of winged adults escaping. Seven hours after the treatment, dead insects were collected on 4 x 4 m plastic sheets that were put under the cacao trees before spraying. The collected insects were preserved in glass haemolysis tubes containing 70% alcohol and they were sorted in the laboratory. Mirid individuals belonging to *Sahlbergella singularis* were counted for each cacao tree. For each year, the mean number of mirids per tree was calculated for the 80 selected cacao trees and multiplied by the number of cacao trees present in the sampling unit (Dca). This estimation of mirid density per plot was noted $Dmir$.

Data on disease damage were collected at four dates : T1 : May 2012, T2 : July-August 2012, T3 : October 2012, T4 : November 2012. For each dates, healthy and diseased pods (infected by black pod) were counted on the 80 selected cacao trees. Only pods of at least 10 cm length were considered. For each plot, the mean of the total number of pods (healthy and diseased pods) and the mean of the diseased number of pods per tree was calculated for the 80 selected cacao trees and multiplied by the number of cacao trees present in the sampling unit (Dca). Based on these values, we plotted the curves of the total number of pods at the plot scale from T1 to T4 and the diseased number of pods at the plot scale over the same period. Then, we defined the Black Pod Intensity index as the percentage of infected pods weighted by time black. Black Pod Intensity (BPI) was calculated with the formula :

$$BPI = \frac{DiseaseArea.100}{TotalArea}$$

, where $TotalArea$ is the area under the total number of pods curve and $DiseaseArea$ the area under the number of diseased pods curve. Use of fungicide treatments by farmers was homogenized between plots with a recommended rate of 50 g bag of Ridomil Gold plus 66 WP (Active ingredient : Metalaxyl-M 6% and Copper(1)oxide 60%) with a hand

operated knapsack sprayer containing 15 L water, four time between T1 to T4.

5.2.4 Assessment of sensitive tissue availability

To estimate the sensitive tissue amount to mirid attacks we evaluated the proportion of cacao trees with young branches and leaves (called flushes) and the number of pods. For each plot, the variable flush presence ($Flush$) was the mean proportion of the 80 selected cacao trees with flushes for the studied period, i.e. from T0 = September 2011 to T4 = November 2012). The pod amount available for mirid was estimated as the total number of pods, healthy and diseased, at T0 and T3 (the two periods of mirid presence as mentionned earlier), at the plot scale. This pod production variable is noted $Prod1$.

To estimate the sensitive tissue amount to *P. megakarya*, we evaluated the number of cacao tree pods. For each plot, to determine the pod amount available for the black pod pathogen and noted $Prod2$, we used the value of the area under the total number of pods from T1 to T4. Therefore, $Prod2$ is expressed in fruit x day.

Overall, nine explanatory variables related to the host composition (Dca, $Abca$, $Alter$), shade tree spatial structure ($Dcov$, $\%Inter$, $HSFo$, $HSFu$) and sensitive tissue amount ($Flush$, $Prod1$ or $Pord2$) were calculated to explain the mirid density ($Dmir$) variance and the black pod intensity (BPI) variance at the plot scale (see table 1 for the list of variables).

5.2.5 Statistical models

Statistical models were developed to explain Ys variables, i.e. mirid density and black pod intensity, by explanatory variables Xs for host composition, sensitive tissue availability and shade tree spatial structure (see Table 1 for the list of variables). Host composition and sensitive tissue availability variables are related to the resource variation hypothesis while the shade tree spatial structure variables are related to the microclimatic variation hypothesis. The used approach consisted of three main steps.

- (1) Ys and Xs variables were log or square-root transformed in order to respect the normal distribution assumption (see Table 1 for more information). Moreover, the variation in mirid density between 2011 and 2012 was tested using an ANalysis Of VAriance (ANOVA). No significant effect was found (F = 2.10, P = 0.16). Consequently, the data for 2011 and 2012 were pooled for the rest of the analysis.
- (2) Correlations between the Xs explanatory variables were tested using the Spearman rank correlation test for correlations between the continuous variables and the Kruskal-Wallis test with the Dunn correction for pairwise comparisons for correla-

TABLE 1 – List of variables used in describing the 20 cocoa agroforests.

Categories	Variables	Codes	Units or modalities	min	max	mean	Transf.
Mirid pest	Mirid density 2011/12	Dmir	nbr.ind/ha	0.00	842	117	log
Black Pod disease	BP Intensity	BPI	%	0.00	4.91	1.04	sqrt
Host composition "resource hypothesis"	Cacao abundance	Abca	%	73.93	93.53	84.12	
	Cacao tree density	Dca	nbr.tree/ha	540	1532	1017	
	Alternative host presence/absence	Alter	Presence Absence				
Sensitive tissue "resource hypothesis"	Pod amount 2011/12	Prod1	nbr pod/year	78	22177	8496	sqrt
	Pod amount 2012	Prod2	nbr pod. day	802289	3102653	2097879	
	Flush presence	Flush		0.16	0.53	0.35	sqrt
Spatial structure "microclimatic hypothesis"	Shade tree density	Dcov	nbr tree/ha	40	168	94.8	log
	% intermediate trees	%Inter	%	17.9	92.3	51.2	sqrt
	Forest tree spatial structure	HSFo	Low density Aggregated Random				
	Fruit tree spatial structure	HSFu	Low density Random Regular				

NB: Density and pod amount variables are presented at the hectare scale but are used at the plot scale (1/4ha) in statistical analyses.

tions between continuous and categorical variables. Some explanatory variables were not independent, with Spearman's correlation coefficient values ranging from -0.54 to 0.58. Therefore, a hierarchical partitioning protocol (Mac Nally, 2000) was used to examine the independent effect of each explanatory variable on mirid and black pod variables. Two hierarchical partitioning protocols were used : (i) one to explain mirid density ($Dmir$) with the explanatory variables of the resource and microclimatic alteration hypotheses Dca, $Abca$, $Alter$, $Prod1$, $Flush$, $Dcov$, $\%Inter$, $HSFo$ and $HSFu$ and (ii) one to explain black pod intensity (BPI) with the explanatory variable of the resource and microclimatic alteration hypotheses Dca, $Abca$, $Prod2$, $Dcov$, $\%Inter$, $HSFo$ and $HSFu$ (see Table 1 for variable details). Hierarchical partitioning is a method that considers all possible models in a multiple regression setting in order to identify the most likely causal factors (explanatory approach). In hierarchical partitioning, if we consider k the number of explanatory variables ($X1$, Xi,..., Xk), a total of $2k$ possible linear models are built including the null model with no explanatory variable. The independent influence (noted Ii) of an explanatory variable Xi on Y is then obtained by averaging all of the increases in fit generated by including the variable Xi into all of the $2k$ models in which Xi appears. R-squared, which expresses the Y variance explained by a model, was used as goodness-of-fit measure. The joint effect Ji of the Xi variable (effect caused jointly with the $k\check{}1$ other variables) is obtained by subtracting Ii from Ri, with Ri the R-squared of the model explaining Y with only Xi. For each Xi variable, the independent and joint contributions are expressed as a percentage of the total explained variance Ri, with $Ri = Ii + Ji$.

The significance of independent effects is evaluated by Mac Nally's Z-scores using a randomization test with 1,000 iterations (Mac Nally, 2002). There is no measurement of the significance of joint effects. However, it is important to not only look at the independent "explanatory" power (I) of variables but also the ratio between I and J. Because, even if Xi had apparently high independent effect on Y (great Ii), if Xi appeared to have complex inter-relationships with other explanatory variables (great Ji), then manipulating Xi alone may not have the desired outcomes (Mac Nally, 2000).

– (3) Hierarchical partitioning does not provide information on the direction of the relationship (positive or negative) between the Y variable and each explanatory variable. Therefore, to test the microclimatic hypothesis, the direction of the relationship between each shade tree spatial structure variable related to the microclimatic hypotheses (i.e. $Dcov$, $\%Inter$, $HSFo$ and $HSFu$) and the residuals of the model that controls the resource variable effects on Y was analyzed (Leprieur et al., 2008; Gaba et al., 2010). This model was the model with the smallest AIC that explained the Y variable with the variables related to the resource hypothesis (i.e. the host composition and the sensitive tissue availability variables). The same procedure was applied to study the resource hypothesis after controlling the microclimatic effect. To analyze the direction of the relationship between the model residuals and each explanatory variable, Pearson correlation test (for continuous explanatory variables) or ANOVA (for categorical explanatory variable) were performed.

Statistical analyses were performed with the packages "stats" for statistical hypothesis testing (e.g. ANOVA, Spearman rank correlation test, Kruskal-Wallis test), "ads" for the point pattern analyses (L(r) function), "FactoMineR" for the Principal Component Analyses and "hier.part" for the Hierarchical Partitioning protocol of the R software 2.15.0 (Walsh & Mac Nally 2009 ; R Development Core Team 2013).

5.3 Results

5.3.1 Vegetation composition and spatial structure

Cacao tree density ranged from 540 to 1532 cacao trees per hectare with a mean of 1017 cacao trees per hectare (Table 1). Their relative abundance ($Abca$) was on average 84% with respect to all plants 2 m tall or over. In eleven plots, at least one the alternative mirid hosts ($Alter$), i.e. *Ceiba pentandra*, *Cola acuminata*, *Cola lateritia* or *Sterculia rhinopetala*, was present (Table 1). Shade tree density ($Dcov$) ranged from 40 to 168 shade trees with a mean of 94.8 shade trees per hectare (Table 1). The percentage of shade trees belonging

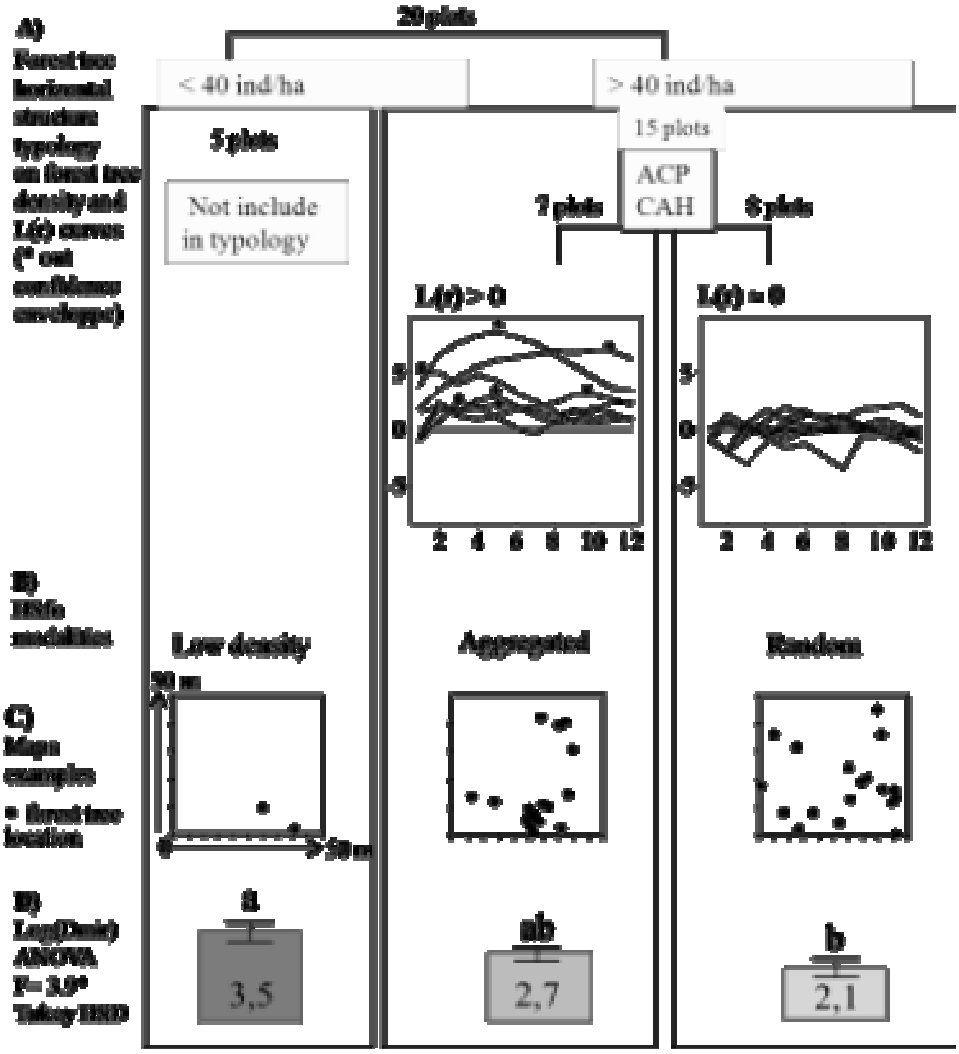


FIGURE 2 – : Illustration of the forest tree horizontal structure typology and mean mirid density ($Dmir$) in the three modalities of the categorical forest tree horizontal structure ($HSfo$) variable. A) Illustration of the forest tree horizontal structure typology construction, B) forest tree horizontal structure ($HSfo$) modalities, C) Maps examples of forest tree location in three plots belonging to different $HSfo$ modalities, D) Mean mirid density at the plot scale in the $HSfo$ modalities with ANOVA results (means with different letters are significantly different, TukeyHSD test, $P < 0.05$).

to the intermediate stratum ($\%Inter$) was 51.2% on average. Concerning the forest tree horizontal structure ($HSFo$), five plots had a forest tree density lower than 40 trees per hectare (Table 1) and were classes as “low density". In the 15 other plots, forest tree density ranged from 48 to 156 individuals per hectare. Seven of these plots displayed a significant aggregated structure of forest trees, with positive values of the L(r) function higher than the 95% confidence envelope for at least one r value (Figure 2). In the eight other plots, forest trees displayed a structure that did not significantly differ from a random distribution. Concerning fruit tree horizontal structure ($HSFu$), eight plots had a fruit tree density lower than 40 trees per hectare (Table 1) and were classed as “low density". In the 12 other plots, fruit tree density ranged from 40 to 104 individuals per hectare. Seven of these plots displayed a regular structure of fruit trees (Table 1). Of these seven, three had significant negative values of the L(r) function and a trend towards a regular distribution was observed in the other four plots. In the five remaining plots, fruit trees displayed a structure that did not significantly differ from a random distribution.

5.3.2 Factors affecting mirid density

Mirid density ranged from 0 to 842 *Sahlbergella singularis* individuals per hectare with a mean of 117 mirids per hectare (Table 1). Sensitive tissue availability and shade tree spatial structure variables partially explained mirid density at the plot scale (Figure 3 A). The presence of flushes ($Flush$) and the amount of pods ($Prod1$) had significant independent effects on mirid density ($Dmir$). They explained respectively 11.8% and 8.5% of the mirid density variance independently of the other variables (Figure 3 A). $Flush$ presence and pod amount were significantly positively correlated with mirid density (Table 2), after controlling for the effects of shade tree spatial structure variables. The forest tree horizontal structure ($HSFo$) had a significant independent effect on mirid density ($Dmir$) explaining 13.6% of the mirid density variance independently of the other variables (Figure 3 A). Mean of mirid density at the plot scale decreased when $HSFo$ went from “Low density" to “Aggregated", and then from “Aggregated" to “Random" structure, after controlling for the effects of host composition and sensitive tissue availability (Table 2). None of the host composition variables had a significant independent effect on mirid density (Figure 3 A).

The joint effects of $Flush$, $Prod1$ and $HSFo$ with the other explanatory variables on mirid density were lower than their independent effects (Figure 3 A).

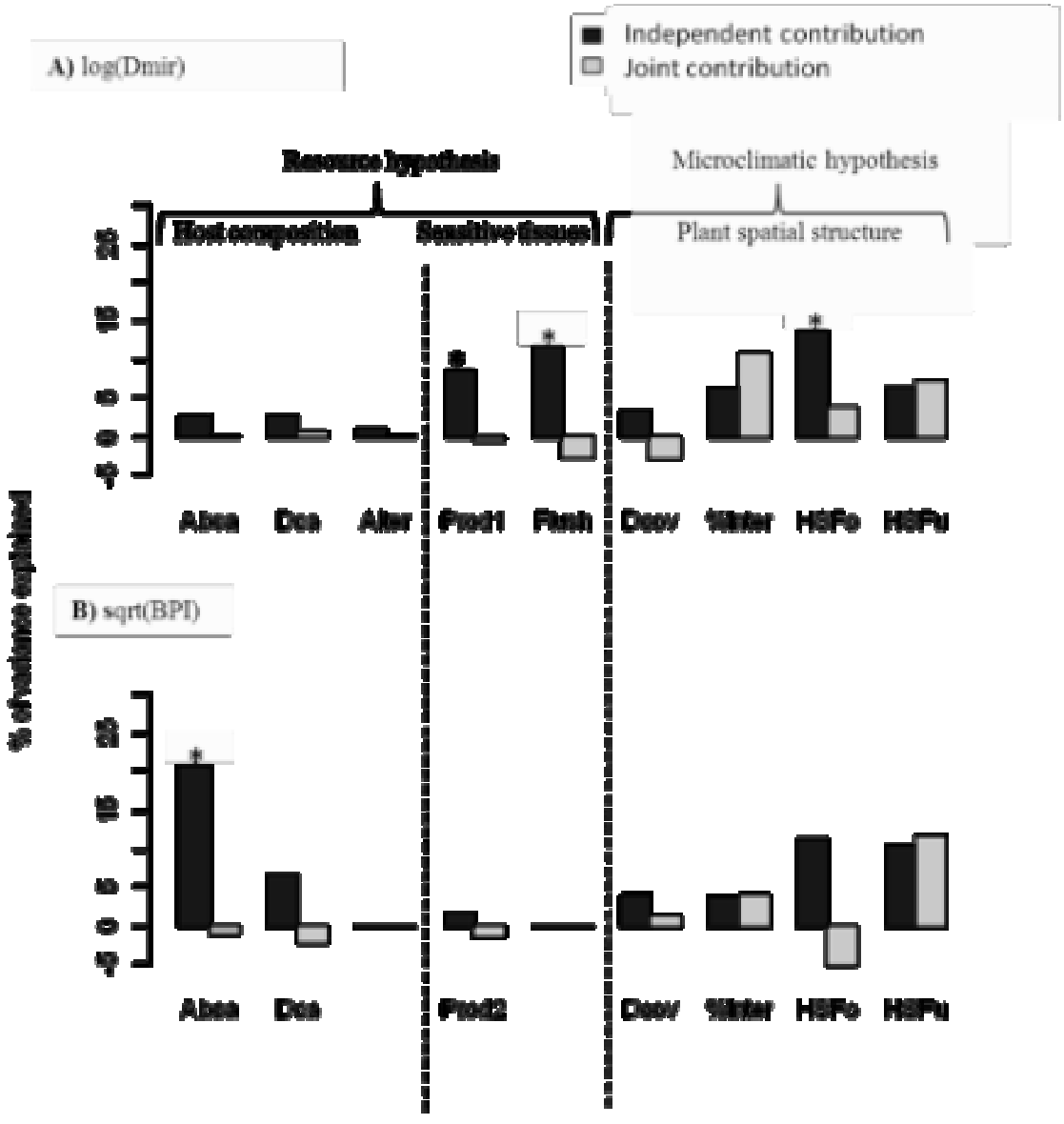


FIGURE 3 – : Independent and joint contribution (% of variance explained) of explanatory variables in the hierarchical analyses developed for A) mirid density ($Dmir$) and B) Black Pod Intensity (BPI). Significant independent contributions of explanatory variables are indicated by * (Z-score value > 1.65, determined by randomization tests with 1000 iterations). See Table 1 for variable meaning.

TABLE 2 – Pearson coefficients and R^2 ANOVA values respectively between continuous or categorical explanatory variables and residuals of models for mirid density (*Dmir*) or Black Pod Intensity (*BPI*) after controlling the effects of the other hypothesis. In modalities of categorical explanatory variables the mean of residual values are indicated. Significant relationship are in bold.

	Dmir	BPI
Host composition		
Dca	0.11	0.07
Abca	-0.02	-0.37
Alter	0.00	-
Abs	-0.05	-
Pre	0.04	-
Sensitive tissues		
Flush	0.27	-
Prod1	**0.34**	-
Prod2	-	-0.01
Spatial structure		
Dcov	0.13	-0.16
*sInter	0.27	0.11
HSFo	0.09	0.19
Abs	0.48	0.32
Ag	0.08	-0.21
Ra	-0.37	-0.02
HSFu	0.09	0.09
Abs	-0.38	-0.12
Ra	0.06	-0.06
Re	0.39	0.18

See Table 1 for variable meaning

5.3.3 Factors affecting black pod intensity

Black Pod intensity ranged from 0 to 4.9% of the total number of pods in 2012 infected by black pod disease at the plot scale with a mean of 1.04% (Table 1). Among the host composition variables, cacao tree abundance (*Abca*) had a significant independent effect on Black Pod Intensity (*BPI*) and explained 20.7% of the Black Pod Intensity variance independently of the other variables (Figure 3 B). Cacao tree abundance was negatively correlated with Black Pod Intensity (Table 2), after controlling for the effects of shade tree spatial structure variables. The joint effects of *Abca* with the other explanatory variables on black pod intensity was lower than its independent effect (Figure 3 B). Neither sensitive tissue availability, i.e. pod amount, nor the variables related to shade tree spatial structure had a significant independent effect on the Black Pod Intensity (Figure 3 B).

5.4 Discussion

Our study showed a diversity of vegetation composition and spatial structure among cacao agroforests in Centre region of Cameroon. Moreover, we show that different vegetation structure variables explain pest and disease intensity within the study plots.

5.4.1 Diversity of vegetation structure

The studied agroforest plots presented different spatial arrangements of shade trees associated with cacao trees. Three different classes were identified for forest trees : low density, i.e. less than 40 forest trees per hectare ; an aggregated horizontal structure and a random horizontal structure (Figure 2). Concerning fruit trees, three different classes were identified : low density ; a random and a regular horizontal structure.

In forest literature, the spatial arrangement of trees provides information on the ecological and anthropic processes involved in the dynamics of ecosystems (Goreaud, 2000). Indeed, several studies provide a detailed description of forest stands linked to underlying mechanisms and dynamic stages (Picard et al., 2009; Condit, 2000). In forest systems, it has been shown that regeneration is most successful in gaps where the influence of canopy trees is lowest, and where light and nutrient conditions are favourable (Batista and Maguire, 1998). Seedlings cluster in canopy gaps and regeneration occurs in clusters. As the trees in the clusters increase in size, they compete with their immediate neighbours for resources. This competition, and a more important vulnerability to biotic attack in aggregate, results in the death of the least fit competitors, thins the clusters and increases the distance between neighbouring trees (Bagchi et al., 2011; Goreaud et al., 2002). This self-thinning tends to drive the stand spatial pattern from clustering towards a more random structure, rarely towards regular spacing (Ngo Bieng et al., 2011). The regular spacing is thus seen as the consequence of human management (planting, thinning) (Ngo Bieng, Gidoin, Avelino, Cilas, Deheuvels and Wery, 2013).

In that study, we focused on tree spatial structure to describe the study stands, but also to deduce information on their functioning and dynamics. In cropping systems, spatial structure may involve the processes described above, but farmer practices may have an essential impact. As a consequence, farmer strategies can be hypothesized based on our analysis of shade tree spatial structure. Cacao agroforests are usually established by selective thinning within natural forests and introduction of perennial ligneous crops as fruit and cacao trees (Schroth et al., 2004). Forest trees in agroforest systems are often submitted to natural regeneration processes and/or spontaneous regrowth is selectively spared or eliminated by the farmer. Fruit trees however, are mainly introduced by farmers. Therefore, the observed forest tree aggregation is likely to be an indicator of low farm management and thus a natural regeneration process of forest trees. An increase in farmer management can lead to a random structure for forest trees and then to low forest tree density observed at the plot scale through selective elimination of forest trees by the farmer. In contrast, the introduction of fruit trees by farmers may lead to a more regular structure, which progresses from random to a low fruit tree density with a decrease

in management. A survey on farmer practices may confirm these hypotheses, but it is already known that active planting of useful fruit trees in agroforest is an indicator of increased management intensity in cacao agroforest in Cameroon (Sonwa et al., 2007). As we already found in Costa Rica (Ngo Bieng, Gidoin, Avelino, Cilas, Deheuvels and Wery, 2013), difference in spatial structure of forest and fruit trees could be a good indicator of the strength in management of agroforest systems.

5.4.2 Shade tree spatial structure and sensitive tissue availability impact mirid density

Mirid density is independently impacted by forest tree horizontal structure and sensitive tissue availability. In shade tree spatial structure, only forest tree horizontal structure impact mirid density independently to other variables. Mirid density decreases when forest tree horizontal structure progresses from “Low density" to “Aggregated" to a “Random" structuration. These results may be related to the interaction between shade tree structure and microclimatic conditions in the understory, particularly light resource availability. Indeed, Babin et al. (2010) found that mirid pockets were generally located in the sunniest zones of plots. Moreover, in cacao agroforests, large forest trees, unlike fruit trees, tend to homogenize the distribution of the light resource and consequently limit the development of mirid pockets, which are areas highly infested by mirids (Babin et al., 2010). Our results corroborate the fact that the presence of forest shade trees is related to decreases in mirid density. Several architectural characteristics distinguish forest trees and fruit trees. The clearest difference is the height, only forest trees reach the top canopy level. However, this difference is not the only involve in our result otherwise the vertical structure variable ($\%Inter$) was significant rather than the forest tree horizontal structure variable ($HSFo$). Thus, the difference in architecture of forest trees with larger and more porous canopy than fruit trees canopy would also be involved and make forest trees most likely to provide a uniform shade. Moreover, here we showed that the reduction of mirid density is not only achieved when preserving forest trees in cacao agroforests, but this reduction seems more effective when forest trees are randomly distributed rather than aggregated. The interaction between spatial organization of individuals and light resource distribution has rarely been studied in complex plant ecosystems. Using simulations, Martens et al. (2000) showed that the variance of understory light is dependent on the spatial patterns of trees, with an increase in the understory light variance when the horizontal structure of canopy trees progresses from random to aggregate. Thus, forest tree aggregation is likely to introduce heterogeneity in light distribution, with an alternation of shaded (under aggregates) and sunny (out of aggregates) environments, with sunny environments favorable to mirid pocket development. Regular pattern of forest trees have not been observed in our study while it was observed for fruit trees. However, here, we could expect that forest

trees regularly distributed will be the better shade tree spatial structure in order to reduce mirid infestation. A previous study have shown that regular forest tree rather than other forest tree structure or low density, decrease frosty pod rot intensity on cacao pods in agroforest in the Talamanca region in Costa Rica (Gidoin et al., in press.). Our result on mirid density and this previous result on frosty pod rot intensity, caused by the pathogen agent *Moniliophthora roreri*, show the potential rule of forest trees horizontal structure in agricultural management of pest and disease of cacao trees in agroforests. A study on the precise interaction between spatial organization of shade trees and shade distribution in the understory is currently underway in order to strengthen our results

This study also aimed at disentangling the effects of the "microclimate" and the "resource" hypotheses on pest and disease intensity in these cacao agroforests. This is especially interesting in the case of mirids. Indeed, mirids are photophobic insects (Bisseleua et al., 2011), yet at the plot level, they are often located in sunny environments (Babin et al., 2010). Therefore, the authors supposed that higher resource availability, related to flush intensity and pod amount which are greater on cacao trees exposed to sunlight, may attract mirids. Our results indicate that both resource amount and shade tree spatial structure had independent effects on mirid density. Firstly, plots with important cacao tree flush proportion and pod amount were the most infested by mirids. Our statistical analyses show that this result is independent to forest tree structure. Moreover, there are no significant differences in cacao tree flush proportion or pod amount between plots with different forest tree horizontal structures (data not shown). This result does not invalidate the hypothesis of mirid attraction on the cacao trees that are located in the sunniest zones of plots due to the accumulation of sensitive tissue. Indeed, we show that there is no difference in average of sensitive tissue amount between cacao trees of plots with different forest tree horizontal structure. However, a difference in the repartition of tissue amount between cacao trees may exist and explain the attractiveness of some cacao trees and therefore of some plots. Our results are particularly interesting in terms of tradeoff between pest regulation and pod production services because they show that a plot with forest trees randomly distributed produce in average as much as a plot with forest trees aggregated structure or in low density while reducing the presence of mirid. Our study shows the importance to take into account several pathways of pest and disease regulations when addressing the mechanisms of natural regulation in complex agroecosystems and to identify a tradeoff between pest and disease regulation and production services.

5.4.3 Host composition impact Black Pod Intensity

Black Pod Intensity (BPI) was very low in the set of study plots due to use of fungicide. Indeed, Cilas and Despréaux (2004) reported more important losses due to black

pod in cacao plots in Cameroon. The low percentages of BPI in our study plots, due to the homogenized treatment with fungicides, preclude any definite conclusions. However, this host composition effect is significant despite the use of fungicides treatment in plots that show that this effect is probably a particularly strong effect. Therefore, we discuss this effect, as we believe that it may be exaggerated in cacao plots not under fungicide treatment and in more extensive data set (several year data).

In our study plots, Black Pod Intensity (BPI) was only explained by cacao tree abundance independently of other variables and BPI increased when cacao tree abundance decreased. Based on the "resource dilution" mechanism the opposite result was expected, i.e. a decrease in host tree abundance would have led to a decrease in disease intensity (Keesing et al., 2006). Other hypotheses could be formulated to explain our result. Firstly, the relation that exists between the age of cacao agroforests and vegetation structure linked to farmer management. On one hand, old cacao trees that die are not systematically replaced with another cacao tree, but are rather replaced with a non-cacao tree (Jagoret, 2011). This causes a decline in cacao tree density but also in cacao relative abundance. On the other hand, an increase in cacao agroforestry plot age may also lead to an increase in the amount of primary inoculum of *P. megakarya* in the plot due to an accumulation over the years. The negative relationship between cacao tree abundance and black pod intensity could thus be partly explained by both effects of the age of the plantation. Secondly, we could also expect that the increase in cacao tree abundance leads to a decrease in fauna associated to non-cacao trees like ants at the plot scale. Indeed, ants of the genus *Crematogaster* live in trees associated with cacao trees in agroforests and play a determinant role in black pod propagation by moving from the ground, where the pathogen is conserved during the dry period, into the foliage of the cacao trees (Evans, 1971).

All in all, neither cacao tree density nor shade tree cover density, both known to be propitious to disease development, due to lack of aeration in the plot caused by such conditions (Cilas and Despréaux, 2004), have an independent effect on disease intensity in our study. Mfegue (2012) did not find neither a relationship between shade classes and black pod intensity. However, a previous study has shown "that plots with very tall and well-spaced shade trees had lower levels of disease incidence compared to plots with short shade trees and thick canopies" (Akrofi et al., 2003). In this study, observations reveal that "infections normally started on cocoa trees beneath shade trees with thick canopies and then spread out to adjacent trees" (Akrofi et al., 2003). Consequently, the preservation of forest trees, taller and with more porous canopies than fruit trees, in cacao agroforests for the reduction of mirid infestation does not seem inappropriate in order to reduce also Black Pod intensity. Further studies are needed to bring out natural mechanisms of black pod regulation involved in our results. However, our results show that, in addition to

fungicide treatment, the optimization of vegetation structure could be a lever to decrease black pod intensity and have implications for joint management of mirid and black pod disease.

5.4.4 Implications for the joint management of mirids and black pod disease in cacao agroforests

Many studies on the relationship between plant diversity and pest or disease intensity have focused on the resource dilution mechanism. However, the resource for the pests and diseases is often also the main financial resource for farmers. Reducing its quantity to reduce pest and disease intensity is thus often not an adequate management option. In our study we show that shade tree native to forest are better shade trees than fruit trees introduced by the farmers in order to reduce mirid density on cacao trees without increase black pod intensity on pods. However, we observe also that forest trees aggregation, probably due to low management, needs to be reduced in order to homogenise light under canopy. In our study case, it seems that an agroecological mirid and black pod management could be the preservation of natural resource, the forest tree, but under farmer management. Our study shows that diversity in terms of vegetation composition and spatial structure of cacao agroforests opens new perspectives for the joint agroecological management of mirid and black pod by optimizing the vegetation structure of agroforests. We also show the importance of taking into account several regulatory mechanisms in order to highlight the major lever and to optimize the natural regulation of pest and disease in complex agroecosystems.

5.5 Acknoledgements

The authors thank the cacao farmers of Nkolobang, Zima and Mbakomo for their welcome in plots and their help, and particularly Nga Marcus. We thank IRAD-Cameroon technicians Mbarga Joseph Bienvenu, Owona Benoît and Petchayo Tigang Sandrine for data gathering. We thank the West African Scientific Partnership Platform on diversity of production systems and agroecological management of pest and diseases and ATP “SAFSE" for funding.

6 Discussion générale

Dans cette section, nous discutons nos résultats au regard des connaissances sur la structure végétale des agroforêts, des modèles biologiques étudiés et des mécanismes de régulation des bioagresseurs présentées dans le chapitre 1. Nous discutons ces résultats en revenant sur les hypothèses énoncées à la fin du chapitre 1, de manière à synthétiser les éléments de réponses à ces hypothèses apportés par nos résultats.

6.1 Diversité de structure horizontale de la végétation

Notre analyse de structure horizontale des arbres des agroforêts à cacaoyers confirme la situation intermédiaire des agroforêts, situées entre agroécosystèmes gérés et écosystèmes naturels.

On observe une diversité de structures horizontales qui dépend du peuplement végétal étudié et des parcelles considérées. Les agroforêts étant des agroécosystèmes gérés par l'homme, nous avions fait l'hypothèse d'une régularité de structure horizontale des différents peuplements des parcelles d'agroforêt (H.1.1.). Cette hypothèse a été confirmée pour la population des cacaoyers (*Theobroma cacao*) et infirmée pour les peuplements végétaux d'arbres forestiers et d'arbres fruitiers. En effet, au Costa Rica, si les arbres forestiers présentent une diversité de structure horizontale entre parcelles allant de l'agrégation à la régularité, ce n'est pas le cas des cacaoyers qui sont régulièrement distribués dans la quasi-totalité des parcelles étudiées (une seule faisant exception sur les 36 parcelles étudiées). D'autre part, au Cameroun, la même tendance a été observée : la structure horizontale des arbres forestiers varie de l'agrégation à des structures aléatoires (aucune structure régulière des arbres forestiers n'a été observée au Cameroun) alors que les cacaoyers sont toujours régulièrement distribués à l'échelle de la parcelle (20 parcelles étudiées). Les cacaoyers étant régulièrement distribués dans la presque totalité des parcelles du Costa

Rica et du Cameroun, nous n'avons pas été en mesure de tester les hypothèses d'une augmentation de la production de cabosses (H.1.5) et d'une diminution de l'intensité de la moniliose (H.1.6) dans les parcelles à structure régulière en comparaison aux parcelles à structure aléatoire ou agrégée des cacaoyers. Toutefois, une nuance doit être apportée quant aux résultats de structures horizontales des cacaoyers. La régularité de structure est présente dans la presque totalité des parcelles, avec des cacaoyers distants les uns des autres d'environ 2 à 4 m (Annexe C). En revanche, aux distances d'analyse supérieures à 5 m, on observe une rupture de régularité dans certaines parcelles. Ainsi, on relève dans certaines parcelles des motifs qui correspondent à des agrégats à l'intérieur desquels les cacaoyers sont régulièrement distribués (Annexes C). L'influence de ces motifs de structure horizontale des cacaoyers a été testée sur l'intensité de la moniliose à l'échelle de la parcelle et les résultats ne montrent pas d'effet significatif de ces motifs (Annexe D). Nous n'avons pas testé l'influence de ces motifs de structure horizontale des cacaoyers sur la densité en mirides ou l'intensité de la pourriture brune au Cameroun. L'influence de la structure horizontale de la plante hôte sur le déplacement du bioagresseur au sein de la parcelle est une perspective envisagée à la suite de notre travail (cf. section 6.4. Perspectives). Enfin, la structure horizontale des arbres fruitiers des agroforêts à cacaoyers du Cameroun montre une structure que l'on pourrait qualifier d'intermédiaire entre celle des arbres forestiers et des cacaoyers puisqu'elle varie de la régularité à des structures aléatoires. Les faibles densités en arbres fruitiers dans les agroforêts du Costa Rica n'ont pas permis l'analyse des structures horizontales de ce peuplement végétal.
Les structures horizontales des peuplements végétaux sont depuis longtemps reconnues comme le reflet des processus qui guident leur dynamique (Picard et al., 2009). Nous verrons que les structures horizontales observées dans les agroforêts permettent de révéler un gradient de gestion de l'agriculteur d'un peuplement à l'autre au sein d'une même parcelle ainsi qu'un gradient de gestion entre parcelles d'une même région.

De nombreuses études ont porté sur la structure spatiale des arbres en écosystèmes forestiers (Condit, 2000; Fangliang et al., 1997). Ces études permettent généralement de faire des hypothèses sur les processus écologiques régissant leur dynamique. En forêt tropicale, la structure agrégée des espèces végétales est souvent rencontrée. Par exemple, dans les forêts tropicales de Malaisie, Fangliang et al. (1997) montrent que parmi les 745 espèces étudiées, 80.4% avaient une répartition agrégée, 19.5 % étaient aléatoirement distribuées et seulement une espèce présentait une répartition régulière. D'autre part, à l'échelle du peuplement végétal, il a été montré des structures communes en fonction des classes de diamètre des arbres. Ainsi, des études ont montré que les arbres de petit diamètre avaient tendance à être agrégés alors que les arbres de grand diamètre avaient tendance à être aléatoirement ou régulièrement distribués (Pélissier, 1998; Picard et al., 2009). De nombreux facteurs et processus sont avancés pour expliquer les structures observées au sein

des écosystèmes naturels : l'hétérogénéité des facteurs édaphiques, microclimatiques et topographiques et les modes et distances de dissémination des espèces végétales étudiées jouent des rôles déterminants (Collinet, 1997; Condit, 2000). En règle générale, l'hétérogénéité de l'environnement entraîne une agrégation des jeunes plants. Au cours de la croissance des individus, les phénomènes de compétitions conduisent à une mise à distance des individus. Au sein de l'agrégat, seuls les meilleurs compétiteurs survivent. Ainsi, les structures agrégées tendent vers l'aléatoire voire la régularité avec la croissance des individus et donc l'augmentation en taille de diamètre (Fangliang et al., 1997; Goreaud et al., 2002; Stoll and Bergius, 2005; Ngo Bieng et al., 2011). Un autre mécanisme, mais celui-ci intra-spécifique, de mise à distance des individus, résulte de la vulnérabilité d'un individu entouré de voisins de la même espèce aux organismes nuisibles présents chez ses voisins. Ainsi, l'individu concerné souffre d'une réduction de sa croissance voire de sa survie ce qui aurait tendance à mettre à distance les individus d'une même espèce (Janzen, 1970). Ce mécanisme, appelé hypothèse de Janzen, rappelle le mécanisme que nous avons appelé dans ce travail “diminution de la ressource" et qui explique la diminution des bioagresseurs des cultures par diminution de l'abondance et/ou de la densité de sa plante hôte dans les agroécosystèmes plurispécifiques (cf. Chapitre 1). Dans les systèmes gérés par l'homme, en foresterie ou en agriculture, la gestion tend également à planter ou à gérer les arbres de façon à respecter une distance minimale entre les individus. Cette gestion conduit à des structures généralement régulières afin de limiter la compétition des plantes pour leurs ressources. Les processus d'installation des agroforêts à cacaoyers sont abordés dans la littérature (Schroth et al., 2004). Généralement, on suppose que les agroforêts à cacaoyers sont installées suite au défrichage du sous-bois des forêts naturelles, l'abattage éventuel de quelques arbres forestiers et par la plantation de cacaoyers et d'arbres fruitiers (Schroth et al., 2004). Dans ces agroforêts, le cacaoyer est la culture dont l'agriculteur attend son principal revenu (Jagoret, 2011). La production de fruits, des arbres fruitiers, sert généralement à la consommation familiale voire à la vente de proximité (avocat, citron, pamplemousse, clémentine, etc.). La plantation des cacaoyers et des arbres fruitiers est confirmée par nos analyses de structure horizontale qui indiquent une régularité de structure pour l'ensemble des cacaoyers et pour le peuplement des arbres fruitiers de certaines parcelles. Les structures aléatoires observées dans le cas des arbres fruitiers des autres parcelles peuvent probablement s'expliquer par la volonté qu'ont les agriculteurs d'aboutir à un ombrage homogène sur les cacaoyers de leurs parcelles. Ainsi, en fonction de la structure horizontale du peuplement d'arbres forestiers présents, les arbres fruitiers seront préférentiellement plantés dans les zones de la parcelle où les arbres forestiers ne produisent pas d'ombrage, ce qui a aussi l'avantage de maximiser la production du fruitier lui-même. Ce mode de plantation mène probablement à des structures horizontales moins régulières que celles observées chez les cacaoyers. Enfin, les structures agrégées observées chez les arbres forestiers sont probablement “héritées" de la régénération naturelle des

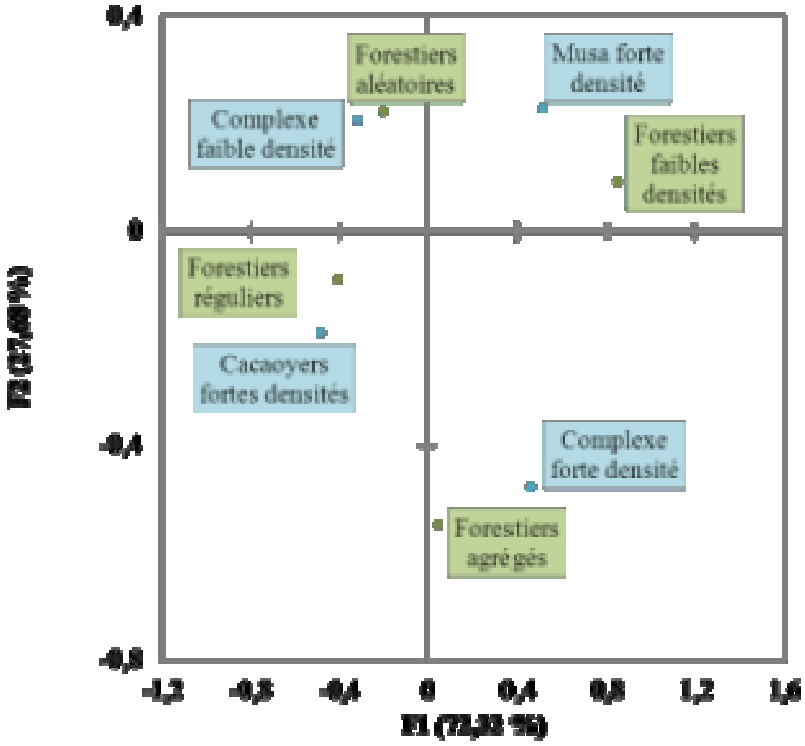


FIGURE 1 – Graphique de l'Analyse Factorielle des Correspondances montrant les associations entre les groupes de la typologie de composition et de structure verticale de la végétation des agroforêts à cacaoyers de Talamanca au Costa Rica de Deheuvels et al. 2012 (en bleu) et les groupes de la typologie de structure horizontale des arbres forestiers de Ngo Bieng et al. 2013 (en vert).

espèces de ce peuplement, ayant eu lieu avant l'installation de l'agroforêt. La gestion par l'agriculteur, menant à l'abattage de certains arbres forestiers (au moment de l'installation ou plus tard) et à une sélection de la repousse des espèces forestières, aura ensuite tendance à diminuer l'agrégation vers des structures horizontales aléatoires, voire régulières (observées au Costa Riva), permettant un ombrage plus homogène sur les cacaoyers. D'autre part, un second mode d'installation d'un système agroforestier consiste en l'introduction d'arbres dans une parcelle cultivée. Au Costa Rica, les structures régulières d'arbres forestiers sont principalement observées à faible diversité spécifique du peuplement forestier, les arbres forestiers étant principalement des Laurels (*Cordia aliodora*). Suite à un entretien avec les experts locaux de l'association ACOMUITA (Associación Comisión de Mujeres Indígenas de Talamanca), ces agroforêts ont été reconnues comme des agroforêts artificielles issues de projets d'installation de systèmes agroforestiers dans la région (Ngo Bieng, Gidoin, Avelino, Cilas, Deheuvels and Wery, 2013). La régularité de structure observée pourrait alors être le reflet de la plantation des Laurels. Ainsi, il a été observé une plus forte diversité spécifique d'arbres associés aux cacaoyers dans les parcelles agrégées que dans les parcelles aléatoires, ces dernières présentant elles-mêmes une diversité spécifique supérieure à celle des parcelles à structure régulière des arbres forestiers (confirmation d'une tendance pour l'hypothèse H.1.2. d'une plus forte diversité spécifique dans les agroforêts à structure agrégée). Cette tendance peut être soit le reflet de la plus forte intensité de gestion dans les parcelles à structure régulière, soit de l'amélioration des processus de coexistence dans les parcelles à structure agrégée des arbres forestiers (Barot, 2004). Au Cameroun, il n'a pas été observé de différence significative de diversité spécifique végétale entre les groupes de structure horizontale des arbres forestiers ou fruitiers (Annexe B).

D'une part, on observe un gradient de gestion pour un même peuplement végétal mais d'une parcelle à l'autre au sein d'une même région. Par exemple, les arbres forestiers sont agrégés dans une parcelle et régulièrement organisés dans une autre parcelle de la région de Talamanca au Costa Rica. Ces différences de structures s'expliquent par des différences d'intensités de gestion. Dans la région de Talamanca, l'intensité de gestion de la parcelle par l'agriculteur décroit avec l'augmentation des difficultés d'accès à cette parcelle. En effet, si l'on compare nos groupes de typologies à ceux de la typologie réalisée par Deheuvels et al. (2012) sur la composition et la structure verticale des agroforêts, on met en évidence une correspondance entre les groupes des deux typologies (Figure 1, Analyse Factorielle des Correspondances non significative, p-value = 0.38). Ainsi, les parcelles à faible densité en arbres forestiers et les parcelles à structure régulière des arbres forestiers correspondent majoritairement aux parcelles décrites comme les plus gérées et les plus éloignées de la forêt naturelle dans l'étude de Deheuvels et al. (2012). Les parcelles difficiles d'accès, situées dans un paysage plus forestier et présentant des structures décrites

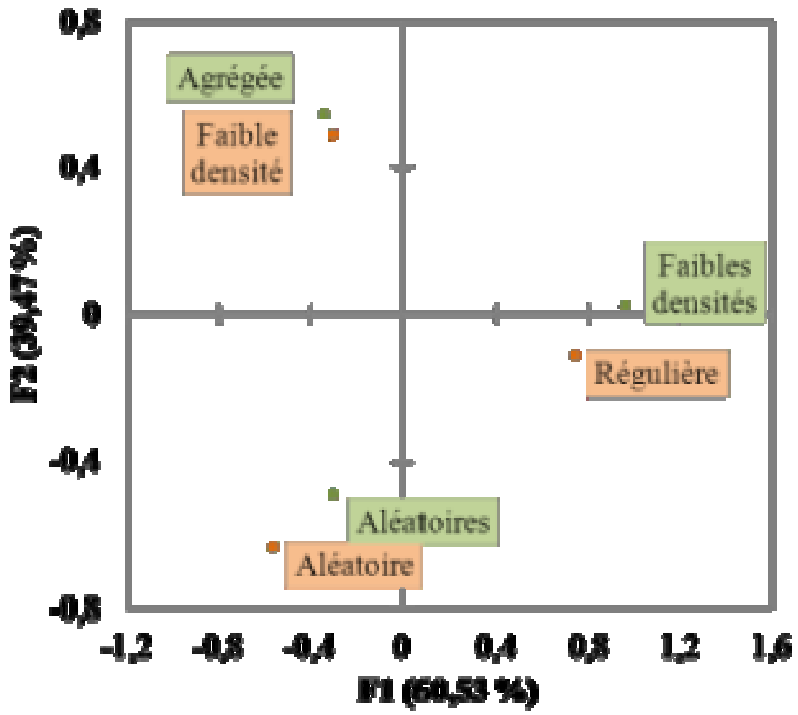


FIGURE 2 – Graphique de l'Analyse Factorielle des Correspondances montrant les associations entre les groupes de la typologie de structure horizontale des arbres forestiers (en vert) et des arbres fruitiers (en orange) des agroforêts à cacaoyers du département de la Lékié au Cameroun.

comme complexes dans l'étude de Deheuvels et al. (2012) correspondent aux parcelles à structures aléatoires et agrégées des arbres forestiers dans notre étude. L'entretien avec les experts de l'association ACOMUITA a également permis de confirmer ces relations entre structures horizontales des arbres forestiers et intensité de gestion des parcelles de la région de Talamanca (Chapitre III).

D'autre part, dans les agroforêts du Cameroun, on observe une correspondance entre les structures des arbres forestiers et celles des arbres fruitiers qui semble indiquer là-aussi un gradient de gestion (Figure 2, Analyse Factorielle des Correspondances significative, p-value = 0.04). On suppose que les parcelles les moins gérées présenteraient une agrégation des arbres forestiers et de faibles densités en arbres fruitiers alors que les parcelles les plus gérées présenteraient des faibles densités en arbres forestiers et des structures régulières des arbres fruitiers. Nous n'avons pas d'indicateur de l'intensité de la gestion des agroforêts de notre réseau du Cameroun. Cependant, il a été montré que dans les agroforêts du Cameroun plus l'intensité de gestion était élevée, plus les densités en arbres fruitiers augmentaient au détriment des densités en arbres forestiers (Sonwa et al., 2007). Ainsi, l'intensité de gestion des agroforêts participerait à la diversité de structures horizontales observée d'une parcelle à l'autre pour un même peuplement.

Les agroforêts sont des agroécosystèmes complexes où la gestion de l'agriculteur s'associe à la complexité des forêts naturelles dans lesquelles elles sont installées pour aboutir à des structures variées de végétation. Ces structures végétales nous renseignent sur la dynamique de ces agroécosystèmes. D'autre part, l'un des services écosystémiques attendus de ces agroforêts est la production de fèves de cacao. Au Costa Rica, nous montrons que la production potentielle [1] de cabosses n'est pas affectée par les variations de structure horizontale des arbres forestiers (Chapitre III, confirmation de l'hypothèse H.1.3.). Au Cameroun, les structures horizontales des arbres forestiers et fruitiers n'affectent pas non plus la production potentielle de cabosses (confirmation de l'hypothèse H.1.3., résultats en Annexe B). Par contre, au Costa Rica, sur les deux années d'étude, la quantité de cabosses attaquées par la moniliose est en moyenne supérieure dans les parcelles à structure agrégée des arbres forestiers que dans les parcelles à structure aléatoire ou régulière (Chapitre III, confirmation de l'hypothèse H.1.4.). Si la structure de la végétation des agroforêts affecte les bioagresseurs des cacaoyers sans affecter la production à l'échelle de la parcelle, son optimisation pourrait être un moyen intéressant de lutte agroécologique contre les bioagresseurs tout en maintenant la production des agroécosystèmes (voire en l'améliorant par la diminution des pertes liées aux bioagresseurs). Nous verrons dans les sections suivantes l'influence de la structure de la végétation, i.e. composition et structure spatiale, sur trois bioagresseurs du cacaoyer.

6.2 Variations de structure végétale et bioagresseurs

6.2.1 Les mécanismes liés à la ressource

Lorsque l'abondance et la densité en plantes hôtes n'ont pas les effets attendus

Une hypothèse de base en épidémiologie est que la diminution de l'abondance de la plante hôte entraîne une diminution de la présence de ses bioagresseurs (Burdon, 1987). De nombreux processus agissent sur la relation entre abondance en hôtes et en bioagresseurs, ces processus étant dépendants, ou non, de la densité en hôtes (Keesing et al., 2006). Par conséquent, nous avions fait l'hypothèse qu'une diminution de l'abondance [2] et/ou de la densité en cacaoyers [3] entrainait une diminution de la présence et des dégâts causés par ses bioagresseurs, i.e. la moniliose, la pourriture brune et les mirides, à l'échelle de la parcelle (Hypothèse H.2.1. et H.3.1.). Or, cette hypothèse n'a été vérifiée pour aucun des trois bioagresseurs que nous étudions. Au contraire, des relations inverses à celles proposées par l'hypothèse de "diminution de la ressource" ont été observées. En effet, dans le

1. Production totale de cabosses d'une parcelle quels que soient les dégâts des bioagresseurs.
2. L'abondance ici est l'abondance relative en cacaoyers, c'est-à-dire le pourcentage de cacaoyers au sein de la totalité des végétaux cartographiés dans l'unité d'échantillonnage.
3. La densité en cacaoyers est le nombre total de cacaoyers à l'hectare.

cas de la moniliose au Costa Rica, on note une diminution de l'intensité de la moniliose sur cabosse suite à l'augmentation de la densité en cacaoyers à l'échelle de la parcelle (Chapitre IV, Tableau 3, infirmation de H.2.1.). Et, dans le cas de la pourriture brune de la cabosse au Cameroun, on observe une diminution de l'intensité de la pourriture brune suite à l'augmentation de l'abondance en cacaoyers (Chapitre V, Tableau 2, infirmation de H.3.1 entre l'abondance en cacaoyers et l'intensité de la pourriture brune). Les mirides, quant à eux, ne sont ni affectés par l'abondance, ni par la densité en cacaoyers dans notre étude. Les relations non attendues entre abondance ou densité en cacaoyers et les maladies du cacaoyer montrent que la complexité des agroécosystèmes étudiés ne permet pas d'appliquer, sans réserve, des hypothèses annoncées et testées principalement sur des mélanges d'espèces végétales simples, i.e. à quelques espèces en mélange (Mitchell et al., 2002). De plus, ces hypothèses ont généralement été testées sur les maladies s'attaquant aux feuilles ce qui nécessitait de façon moins évidente la prise en compte de la quantité de tissus sensibles que dans le cas des maladies que nous étudions qui sont des maladies du fruit. Les mirides qui s'attaquent aux fruits mais aussi aux jeunes pousses du cacaoyer montrent cependant aussi une sensibilité particulière à la quantité de tissus sensibles alors qu'ils ne sont pas affectés par les variations d'abondance ou de densité en cacaoyers.

Nous avions classé la densité en cacaoyers au sein de la catégorie "composition en hôte", puisque cette variable concernait le "compartiment hôte" de l'agroécosystème. Or, cette variable pourrait également être considérée comme une variable descriptive de la structure spatiale de la plante hôte. Les cacaoyers forment, presque à eux seuls, une strate de végétation au sein des agroforêts. Ainsi les cacaoyers produisent un auto-ombrage, c'est-à-dire que les feuilles du haut créent un ombrage sur celles du bas et sur les fruits situés dans le houppier et sur le tronc au sein d'un même cacaoyer. Une augmentation de la densité en cacaoyers peut donc influencer directement le bioagresseur, *via* l'auto-ombrage produit, ou indirectement *via* la réduction de tissus sensibles par l'augmentation de la compétition intra-spécifique. Concernant l'effet direct de l'auto-ombrage sur les bioagresseurs, la moniliose et la pourriture brune des cabosses sont des maladies qui se développent sur les fruits du cacaoyer, et donc sous la strate composée par les houppiers des cacaoyers. Ainsi, on sait qu'une augmentation de la densité en cacaoyers favorise le développement de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle du fait de l'augmentation de l'humidité relative et de la diminution de la vitesse des vents par auto-ombrage (Cilas and Despréaux, 2004). On peut alors supposer qu'une augmentation de la densité en cacaoyers agit aussi sur l'intensité de la moniliose en favorisant son développement *via* l'auto-ombrage. Par contre, sa dissémination devrait être plutôt réduite par l'augmentation de la densité par diminution de la vitesse des vents. Une augmentation de la densité en plantes hôtes pourrait également conduire à une diminution de l'intensité de ses bioagresseurs par diminution de la quantité de tissus sensibles, du fait d'une augmentation de la compétition intra-spécifique.

Cependant, cet effet potentiel n'est probable qu'à très fortes densités car une réduction du nombre de fruits par arbre du fait de l'augmentation de la densité des arbres n'entraîne pas forcément une diminution à l'échelle de la parcelle. De toute façon, la production de cabosse ne peut pas expliquer la relation négative que nous observons entre la densité en cacaoyers et l'intensité de la moniliose. En effet, si la densité en cacaoyers avait pour principal effet de réduire la production de cabosses, l'effet de la densité n'aurait pas été indépendant de celui de la production de cabosses dans l'analyse en partitionnement hiérarchique (Chapitre IV, Figure 1). On suppose donc que l'effet direct de l'auto-ombrage serait le principal facteur permettant d'expliquer la relation négative entre densité en cacaoyers et intensité de la moniliose à l'échelle de la parcelle.

D'autre part, notre étude indique une relation négative entre l'abondance en cacaoyers et l'intensité de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle (Chapitre V). Il faut cependant remarquer que les résultats reposent sur une seule année de prise de données, au lieu de deux années pour les deux autres bioagresseurs. De plus, les traitements chimiques visant à lutter contre la pourriture brune dans notre réseau de parcelles paysannes n'ont pas pu être évités. Les pertes de récoltes engendrées par la pourriture brune sans traitement chimique sont trop importantes (de 50 à 80% de pertes (Cilas and Despréaux, 2004)), et nécessitent de proposer un dédommagement conséquent aux agriculteurs propriétaires du réseau de parcelles pour l'arrêt du traitement. Les traitements fongicides n'ont pas été évités mais ils ont été homogénéisés de façon à ce que les parcelles reçoivent la même dose du même composé chimique. Ces traitements fongicides expliquent les faibles intensités de pourriture brune observées, allant de 0% à 4.9% de cabosses infectées dans notre réseau de parcelles au cours de l'année 2012. Malgré ces traitements, en les considérant homogènes entre parcelles, nous observons un effet de l'abondance en cacaoyers dont l'augmentation réduirait l'intensité de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle. On suppose que ce résultat pourrait être exacerbé en condition de traitement fongicide plus faible. Ce résultat n'étant pas attendu par l'hypothèse de "diminution de la ressource", nous proposons différentes hypothèses pouvant l'expliquer (Chapitre V). Nous avons par exemple évoqué la possibilité de l'effet de l'abondance en cacaoyers sur la présence des vecteurs de la pourriture brune. Plus les cacaoyers sont abondants, moins les espèces qui lui sont associées sont abondantes. Or, il a été montré que les fourmis du genre *Crematogaster* transportent les spores de *Phytophthora* entre les cabosses d'un même cacaoyer et entre les cacaoyers d'une même parcelle (Evans, 1971). Ces fourmis vivent principalement sur les arbres associés aux cacaoyers (Tadu et al., In press.). Par la réduction de la présence de leur habitat, les fourmis du genre *Crematogaster* sont probablement moins nombreuses dans les parcelles à forte abondance en cacaoyers, ce qui conduirait à une réduction de la dissémination des spores de *P. megalarya* et par conséquent à la réduction de l'intensité de la pourriture brune observée à l'échelle de la parcelle. La vérifi-

cation de cette hypothèse pourra faire l'objet de futures études (Section 6.4. Perspectives).

Ces résultats qui contredisent l'hypothèse de "diminution de la ressource" indiquent l'importance de la considération conjointe des différents mécanismes de régulation des bioagresseurs, spécialement dans les agroécosystèmes plurispécifiques complexes, afin d'en démêler les effets.

D'où l'importance de considérer la disponibilité en tissus sensibles

D'autre part, nous faisions l'hypothèse qu'une augmentation de la quantité de tissus sensibles entraînait une augmentation des bioagresseurs ou de leurs dégâts, à l'échelle de la parcelle (Hypothèse H.2.2. et H.3.2.). Dans notre étude, les quantités de tissus sensibles sont en effet déterminantes pour expliquer l'intensité de la moniliose au Costa Rica, qui diminue lorsque la quantité de fruits diminue (confirmation de l'hypothèse H.2.2.). Il en est de même pour la densité en mirides au Cameroun, qui diminue lorsque les quantités de cabosses et de jeunes pousses diminuent (confirmation de l'hypothèse H.3.2. pour les mirides). Par contre, la quantité de cabosses présentes au cours de l'année ne semble pas influencer l'intensité de la pourriture brune au Cameroun en 2012 (infirmation hypothèse H.3.2. pour la pourriture brune). Dans le cas de la pourriture brune, une deuxième année de prise de données est en cours cette année (2013). La prise en compte de cette deuxième année de données serait intéressante afin de confirmer l'ensemble des résultats obtenus sur les relations entre structure de la végétation et intensité de la maladie.

L'hypothèse de "diminution de la ressource" suppose implicitement que l'abondance et la densité en plantes hôtes représentent la ressource pour le bioagresseur (Mitchell et al., 2002; Knops et al., 1999). Ces études ont montré que l'abondance ou la densité en plantes hôtes expliquaient généralement davantage les variations d'intensité des maladies que la diversité végétale, pourtant supposées à la base de ces mécanismes de régulation (Keesing et al., 2006). Cependant, on sait que la croissance d'un végétal, et donc sa production de tissus sensibles aux bioagresseurs, peut fortement varier affectant ainsi l'intensité d'attaque de bioagresseurs (Calonnec et al., 2013). Par conséquent, outre l'abondance et la densité en plantes hôtes, la disponibilité en tissus sensibles semble être une variable indispensable à prendre en compte pour identifier l'effet de variations de la ressource sur les bioagresseurs dans un agroécosystème plurispécifique. En effet, dans nos analyses de partitionnement hiérarchique, il ressort que les variables décrivant les disponibilités de tissus sensibles expliquent davantage les variations inter-parcellaires d'intensité de la moniliose et de densité en mirides que l'abondance ou la densité en cacaoyers. Ces variables de disponibilité en tissus sensibles sont d'autant plus importantes à prendre en compte qu'elles permettent de déterminer si les variations microclimatiques agissent directement sur le bioagresseur ou indirectement par le biais de variation de la croissance de la plante

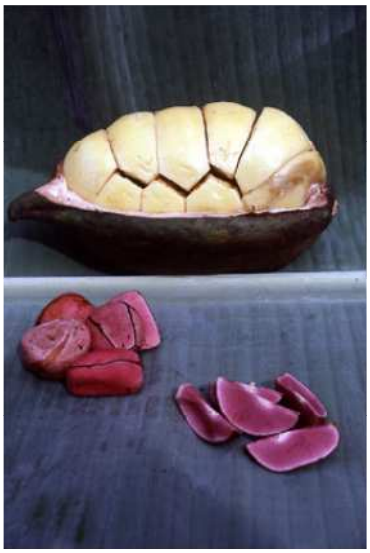


FIGURE 3 – Photographies de noix de Cola, les noix du colatier *Cola acuminata* sont vendues pour ses propriétés stimulantes.

hôte.

Par contre, si la disponibilité en ressource est importante à considérer pour comprendre les mécanismes qui relient la structure de la végétation aux bioagresseurs, elle revêt moins d'intérêt en termes de gestion potentielle des bioagresseurs. En effet, la quantité de tissus sensibles est, dans notre cas, principalement la quantité de cabosses produites. Or, si la quantité de cabosses représente la principale ressource pour les bioagresseurs étudiés, elle est également la principale ressource pécuniaire de l'agriculteur. Par conséquent, diminuer la quantité de cabosses à l'échelle de la parcelle dans le but de diminuer la présence des ravageurs ou l'intensité des maladies n'est en aucun cas une mesure de gestion intéressante pour les agriculteurs.

... et les hôtes alternatifs dans tout cela ?

Enfin, nous faisions l'hypothèse qu'une augmentation de la présence des hôtes alternatifs aux mirides dans la parcelle entraînait une augmentation de la densité en mirides en leur offrant une ressource additionnelle (Hypothèse H.3.3.). Dans notre réseau, quatre espèces ont été identifiées comme des hôtes alternatifs des mirides : le fromager (*Ceiba pentandra*), les colatiers (*Cola acuminata* et *Cola lateritia*, Figure 3) et *Sterculia rhinopetala* (Entwistle, 1972). En moyenne, la densité en mirides est effectivement plus faible dans les parcelles où ces quatre espèces sont absentes que dans les parcelles où au moins l'une d'entre elles est présente (Chapitre V, Tableau 2, tendance à la confirmation de H.3.3.). Cependant, cette relation n'est pas déterminante dans les variations de densité en mirides observées entre parcelles.

Un individu, au moins, de ces espèces d'hôtes alternatifs est présent dans 11 parcelles.

Les hôtes alternatifs sont absents dans les 9 autres parcelles du réseau. La densité maximale d'hôtes alternatifs observée est de 20 individus à l'hectare. La faible importance du mécanisme "d'introduction d'une nouvelle ressource" dans nos résultats sur la densité en mirides est probablement liée à la préférence des mirides pour les cacaoyers et la forte abondance relative en cacaoyers dans la parcelle qui est *a minima* de 73.93% dans notre réseau. L'espèce d'hôte alternatif la plus répandue dans les parcelles est le colatier, *Cola acuminata*, car il produit des noix de cola qui sont vendues pour leurs propriétés stimulantes (Figure 3). Cette espèce d'hôte alternatif est la seule observée dans nos parcelles qui soit classée dans la catégorie des arbres fruitiers et donc volontairement introduite par l'agriculteur. Ces arbres hôtes alternatifs remplissent également un rôle dans la fourniture de l'ombrage au sein de la parcelle. D'après nos analyses, la fourniture d'ombrage des arbres de l'agroforêt semble être un facteur plus déterminant dans le niveau d'infestation de la parcelle en mirides que leur appartenance aux espèces hôtes alternatifs. Par conséquent, la suppression des hôtes alternatifs aux mirides dans les agroforêts à cacaoyers, telle que préconisée dans la lutte contre ce ravageur, doit être réfléchie également en fonction de l'ombrage fourni par l'individu hôte, et à sa contribution au revenu de la famille.

6.2.2 Les mécanismes liés au microclimat

Structure spatiale de la végétation et bioagresseurs du cacaoyer

Les trois bioagresseurs du cacaoyer étudiés dans ce travail de thèse ne sont pas affectés de la même façon par les conditions microclimatiques. Au Costa Rica, la germination des spores de l'agent pathogène *Moniliophthora roreri* responsable de la moniliose est favorisée par des conditions de forte humidité relative et de faible vitesse des vents. A l'inverse, sa dispersion se réalisant principalement par le vent, elle est favorisée par une faible humidité relative (qui améliore la libération des spores et diminue leur poids) et de forte vitesse des vents. Par conséquent, la recommandation pour réduire l'intensité de la moniliose dans une parcelle est de fournir un ombrage léger et homogène aux cacaoyers de façon à réduire la vitesse des vents sans augmenter trop fortement l'humidité relative au sein de la parcelle. *Phytophthora megakarya*, l'agent pathogène responsable de la pourriture brune de la cabosse au Cameroun, semble quant à lui globalement favorisé par l'ombrage. La sporulation du pathogène est favorisée par l'humidité relative et une faible ventilation de la parcelle. Sa dispersion étant réalisée principalement *via* l'eau libre, une augmentation de l'humidité relative n'est pas un frein à sa dispersion. Cependant, du fait de la réduction des vents et de l'interception des gouttes de pluie, les arbres d'ombrage pourraient également être responsables d'une diminution de la dispersion. D'autre part, on sait que certaines fourmis sont responsable du transport des spores de cet agent pathogène, et en particulier les fourmis appartenant au genre *Crematogaster* qui vivent sur les arbres associés aux cacaoyers (Evans, 1971; Tadu et al., In press.). Par conséquent, l'effet de la

présence d'arbres d'ombrage sur la dispersion du pathogène est difficile à prévoir. Le rôle des insectes dans la dispersion de la moniliose n'a quant à lui pas été établi (Thévenin and Trocmé, 1996). Enfin, les mirides du cacaoyer au Cameroun appartiennent principalement à l'espèce *Sahlbergella singularis* (Babin, 2009). Les mirides bien que photophobiques sont présents en plus forte densité sur les cacaoyers qui reçoivent la plus grande part de lumière au sein de l'agroforêt (Babin et al., 2010; Bisseleua et al., 2011). Par conséquent, un ombrage est préconisé pour lutter contre ce ravageur. Babin et al. (2010) montrent également que l'ombrage des arbres forestiers, plus homogène que celui des arbres fruitiers, diminue davantage la formation de poches à mirides [4]. A partir des connaissances sur les bioagresseurs et des connaissances actuelles sur le lien entre la structure spatiale de la végétation et le microclimat, nous avions fait des hypothèses sur les relations entre structure spatiale de la végétation associée aux cacaoyers et bioagresseurs du cacaoyer au sein des agroforêts du Costa Rica et du Cameroun.

Concernant la moniliose au Costa Rica, nous avions fait les hypothèses suivantes : une augmentation de la densité en arbres d'ombrage diminue l'intensité de la moniliose en tamponnant les conditions microclimatiques au sein de la parcelle (H.2.3.), il serait préférable que ces arbres d'ombrage soient forestiers (plutôt que fruitiers) du fait de la capacité des arbres forestiers à fournir un ombrage plus homogène que les arbres fruitiers (H.2.4.), il est également préférable que les arbres d'ombrage soient régulièrement distribués plutôt qu'agrégés pour éviter la création d'une hétérogénéité microclimatique au sein de la parcelle (H.2.6.). La densité en Musaceae n'affecte pas l'intensité de la moniliose à l'échelle de la parcelle (H.2.5.). Dans l'ensemble, nos analyses montrent que l'effet de la structure horizontale des arbres d'ombrage est le facteur le plus déterminant dans les variations observées d'intensité de la moniliose. Parmi les variables descriptives de la structure spatiale de la végétation, seule la structure horizontale des arbres forestiers explique significativement l'intensité de la moniliose (Chapitre IV). Ce résultat confirme deux hypothèses : il est préférable que les arbres d'ombrage soient forestiers plutôt que fruitiers et qu'ils soient régulièrement distribués (confirmations de H.2.4. et H.2.6.). Notre étude montre également une diminution de l'intensité de la moniliose lorsque la densité en arbres d'ombrage augmente (H.2.3). Cependant, lorsque l'on contrôle les effets de la quantité de la ressource, la relation entre densité d'arbres d'ombrage et intensité de la moniliose devient positive (Chapitre IV, Tableau 3). Par conséquent, la relation entre densité d'arbres d'ombrage et intensité de la moniliose serait davantage liée à une diminution de la quantité de tissus sensibles (fruits des cacaoyers en sous-étage) du fait de l'ombrage, que liée à un effet direct microclimatique de la densité des arbres d'ombrage sur l'intensité

4. zones de la parcelle particulièrement infestées par les mirides avec une forte densité d'individus par cacaoyer.

de la moniliose. Enfin, la densité en Musaceae en strate basse ne semble pas affecter significativement l'intensité de la moniliose à l'échelle de la parcelle (confirmation de H.2.5).

Concernant les mirides du cacaoyer au Cameroun, nos hypothèses liant structure de la végétation et densité en mirides à l'échelle de la parcelle étaient les suivantes : l'augmentation de la densité d'arbres d'ombrage d'une parcelle diminue sa densité en mirides (H.3.4), la densité en mirides est réduite si les arbres d'ombrage sont des arbres forestiers (plutôt que fruitiers) du fait de la production d'un ombrage plus homogène (H.3.5.) et l'hétérogénéité de l'ombrage créée par l'agrégation des arbres forestiers et/ou fruitiers augmente la densité en mirides (H.3.6.). Parmi les variables descriptives de la structure spatiale de la végétation, seule la structure horizontale des arbres forestiers explique significativement la densité en mirides à l'échelle de la parcelle. L'augmentation de la densité d'arbres d'ombrage (forestiers et fruitiers confondus) ne diminue pas la densité en mirides d'une parcelle (infirmation de l'hypothèse H.3.4.Mirides). Notre étude confirme par contre que les arbres d'ombrage du type forestier sont davantage capables de réduire les densités en mirides que ceux du type fruitier et que cette réduction n'est effective que si ces arbres forestiers ne sont pas agrégés au sein de la parcelle (confirmation de l'hypothèse H.3.5.Miride et H.3.6.Miride).

Concernant la pourriture brune du cacaoyer au Cameroun, nos hypothèses étaient les suivantes : l'augmentation de la densité d'arbres d'ombrage d'une parcelle augmente l'intensité de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle (H.3.4.), l'intensité en pourriture brune est cependant plus faible si les arbres d'ombrage sont des arbres forestiers (plutôt que fruitiers) du fait d'une interception des pluies plus globale (H.3.5.) et l'hétérogénéité de l'ombrage créée par l'agrégation des arbres forestiers et/ou fruitiers n'affecte pas l'intensité globale de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle (H.3.6.). Dans notre étude, aucune variable décrivant la structure spatiale des arbres d'ombrage associés aux cacaoyers n'affecte l'intensité de la pourriture brune à l'échelle de la parcelle. Cependant, les parcelles étudiées ont été traitées en fongicides pour lutter contre la pourriture brune. Bien que nous ayons homogénéisé les traitements phytosanitaires entre les parcelles du réseau, il nous faut discuter avec prudence les résultats obtenus sur ce bioagresseur.

Structure spatiale de la végétation et microclimat

Différentes caractéristiques de structure spatiale de la végétation ont été considérées dans notre étude : la densité en arbres d'ombrage, la répartition verticale des arbres d'ombrage dans la strate haute ou la strate intermédiaire et les structures horizontales des arbres forestiers et fruitiers. Les arbres d'ombrage sont classés en deux peuplements en fonction de leur mode d'installation et de gestion dans la parcelle afin de réaliser des

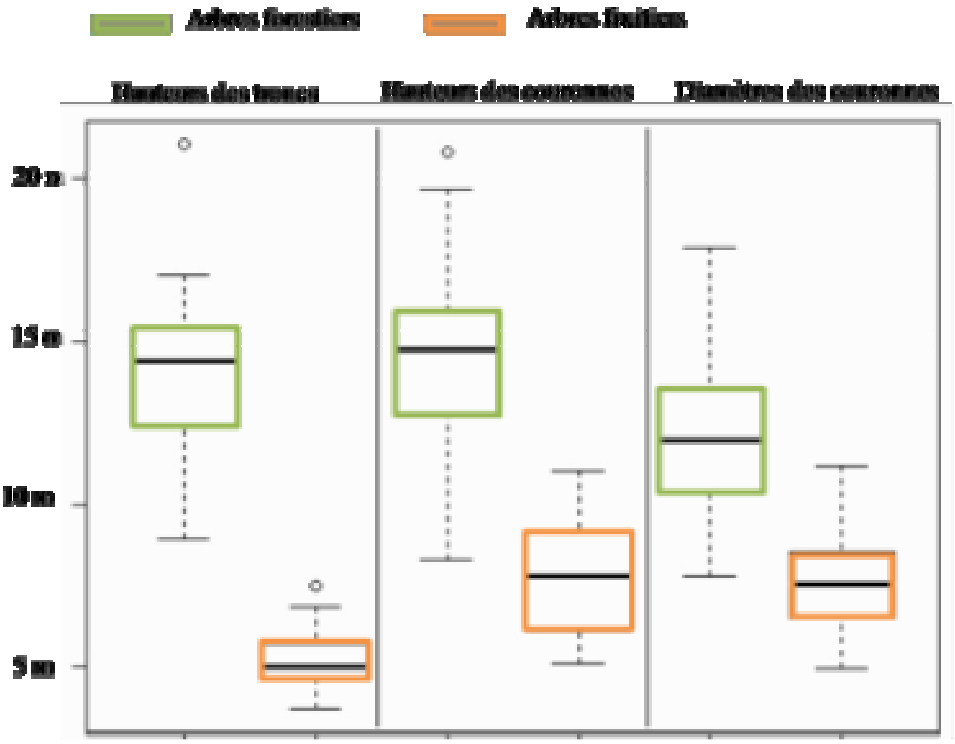


FIGURE 4 – Diagrammes en boîte indiquant les médianes, quartiles, minimum et maximum des caractéristiques architecturales des arbres forestiers et fruitiers associés aux cacaoyers dans les agroforêts du département de la Lékié au Cameroun.

analyses de structures horizontales : les arbres forestiers et les arbres fruitiers. Ces deux peuplements sont également supposés différents sur des critères d'architecture tels que la hauteur des troncs et des couronnes (les arbres forestiers constituent majoritairement la strate haute alors que les arbres fruitiers constituent majoritairement la strate intermédiaire), le diamètre des couronnes (plus important pour les arbres forestiers) et la porosité du feuillage (plus forte pour les arbres forestiers). Ces différences d'architectures entre les arbres forestiers et les arbres fruitiers de nos parcelles du Cameroun ont été mesurées dans le cadre du stage réalisé par Quentin Rougelot sur le lien entre structure de la végétation et environnement lumineux (Rougelot, 2013). Cette analyse confirme les différences d'architecture décrites ci-dessus. Globalement, les arbres forestiers ont des hauteurs de troncs et de couronnes, et des diamètres de couronne supérieurs à ceux des arbres fruitiers (Figure 4). L'ensemble de ces critères indiquent que les arbres forestiers sont susceptibles de fournir un ombrage plus homogène au sein de la parcelle que les arbres fruitiers. Cette conclusion a également été faite suite à l'étude de la répartition de l'ombrage fourni par les arbres associés aux cacaoyers dans des agroforêts du Cameroun (Babin et al., 2010). L'une des perspectives, évoquées ci-dessous, de ce travail de thèse est la caractérisation précise du microclimat avec des mesures directes afin de valider l'efficacité de la structure spatiale de la végétation en tant qu'indicateur du microclimat sous canopée.

Un paradigme en agroécologie est de considérer les écosystèmes naturels comme des modèles afin de concevoir des agroécosystèmes productifs et respectueux de l'environnement (Dawson and Fry, 1998; Malezieux, 2012). Nos résultats sur le fonctionnement agroécologique des agroforêts, qui sont en termes de structure et de fonctionnement les agroécosystèmes les plus proches des écosystèmes naturels, apportent des éléments concrets pour discuter ce paradigme et tendent à le mitiger. Nos résultats indiquent que les arbres natifs des forêts naturelles sont de meilleurs arbres d'ombrage que les arbres fruitiers introduits par l'agriculteur afin de diminuer l'incidence de la moniliose au Costa Rica et la densité en mirides au Cameroun. Par contre, on observe également qu'une gestion des arbres forestiers est nécessaire afin de limiter leur agrégation et de tendre vers une structure horizontale régulière permettant d'homogénéiser l'ombrage lumineux sous leur canopée. En ce sens, il semble que dans notre cas d'étude, il faille trouver un compromis qui pourrait être la gestion des ressources naturelles au sein des agroécosystèmes.

6.3 Perspectives

6.3.1 Structure spatiale et microclimat

La structure spatiale de la végétation ne permet pas de renseigner sur l'ensemble des variations microclimatiques d'une parcelle. Cependant, elle peut s'avérer être un indicateur du microclimat intéressant pour la formulation d'hypothèses de fonctionnement d'agroécosystèmes complexes. Au même titre que les photographies hémisphériques ou les données acquises par densiomètre, la structure spatiale de la végétation pourrait être considérée comme une mesure indirecte de l'environnement microclimatique. Cette mesure indirecte est d'autant plus intéressante dans les systèmes pluristratifiés que sont les agroforêts. En effet, une importante difficulté de l'acquisition de données microclimatiques directes dans les agroforêts aurait été de situer les capteurs au dessus de la strate des cacaoyers pour relever l'ombrage fourni par les arbres associés aux cacaoyers. Cependant, des photographies hémisphériques ont été prises dans les agroforêts suivies du Costa Rica et du Cameroun. Au Cameroun, les photographies étaient prises à 1.30 m de hauteur à une distance de 1 m du pied des 80 cacaoyers suivis dans 11 parcelles de structures spatiales de la végétation variées. Au Costa Rica, les photographies ont été prises de façon régulière tous les 5 m dans 9 parcelles à structures également variées. Ces photographies prises avec l'aide de Marie Ange Ngo Bieng (UMR System) pourront être utilisées afin d'étudier l'effet de l'ombrage atteignant le tronc des cacaoyers sur l'intensité des maladies des cabosses situées sur le tronc. La caractérisation précise des relations entre structure spatiale de la végétation et environnement lumineux dans les agroéocsystèmes complexes a été abordée par modélisation dans le cadre d'un stage de master (Rougelot, 2013). Il serait également intéressant de confronter les résultats de la modélisation à des données

microclimatiques directes de l'environnement lumineux mais également de l'humidité relative, de la température, etc. ce qui permettrait de valider l'indicateur du microclimat qu'est la structure spatiale des arbres.

6.3.2 Ennemis naturels et vecteurs des bioagresseurs

Introduire une diversité végétale dans un agroécosystème peut avoir pour effet de réduire la présence des bioagresseurs *via* l'introduction d'une ressource alimentaire ou d'un habitat pour ses ennemis naturels et donc une augmentation de la pression de prédation sur le bioagresseur. A l'inverse, l'introduction d'une diversité végétale peut également conduire à l'augmentation de la présence des bioagresseurs *via* l'introduction d'une ressource alimentaire ou d'un habitat pour les organismes vecteurs des bioagresseurs, qui participeraient par exemple à leur dissémination. Dans les agroforêts à cacaoyers du Cameroun, les fourmis (Formicidae) peuvent jouer ce double rôle. En effet, les espèces de fourmis *Oecophylla longinoda* et *Macromischoides aculeatus* sont des prédateurs des mirides (Lavabre, 1977; Williams, 1954). Par contre, les espèces du genre *Crematogaster* sont des vecteurs de la pourriture brune puisqu'elles transportent sur leur corps des spores du pathogène améliorant sa dissémination (Evans, 1971). Identifier les relations entre 1) la structure de la végétation des agroforêts et la présence de fourmis ennemis naturels ou de fourmis vecteurs des bioagresseurs et 2) entre ces types fonctionnels de fourmis et l'intensité d'attaque des mirides et de la pourriture brune, pourrait permettre d'éclaircir les mécanismes de régulation naturelle des bioagresseurs dans les agroforêts à cacaoyers du Cameroun.

Nous avons commencé à travailler sur ces interactions dans le cadre d'un stage de licence réalisé par Jérémie Balagne en 2012 (Balagne, 2012). Les objectifs de ce stage étaient (1) d'identifier les espèces de fourmis (Formicidae) présentes dans 12 parcelles de notre réseau de parcelles d'agroforêts à cacaoyers du département de la Lékié au Cameroun (2) à l'échelle de la parcelle, d'étudier le lien entre les caractéristiques structurales du peuplement végétal des agroforêts et la composition spécifique en Formicidae et (3) à l'échelle du cacaoyer, d'identifier les interactions entre (i) les différentes espèces de Formicidae et (ii) les espèces de Formicidae et *Sahlbergella singularis*. L'un des principaux résultats est la présence en grande quantité de l'espèce *Oecophylla longinoda*, appartenant au groupe des ennemis naturels des mirides et de trois espèces du genre *Crematogaster* dont *Crematogaster clariventris* (les deux autres espèces n'ayant pas été déterminées jusqu'à l'espèce), appartenant aux groupes des vecteurs de *Phytophthora megakarya*. Bien que les résultats des analyses statistiques des interactions étudiées ne soient pas significatifs, quelques tendances sont intéressantes. En particulier, les ennemis naturels des mirides ont tendance à être plus abondants dans les parcelles dont les arbres d'ombrage sont majoritairement

des arbres forestiers plutôt que des fruitiers (Balagne, 2012). A l'échelle du cacaoyer, la densité de mirides est négativement liée à la densité en ennemis naturels. Ces résultats suggèrent que la présence des arbres d'ombrage favoriserait la présence des ennemis naturels des mirides dans les agroforêts ce qui pourrait expliquer une part de la réduction de la densité en mirides attribuée à la présence des arbres forestiers.

Une perspective intéressante consisterait en une meilleure compréhension du rôle des fourmis sur la densité en mirides et l'intensité de la pourriture brune. Le rôle des insectes en tant qu'ennemis naturels ou vecteurs de la moniliose n'a pas été prouvé (Thévenin and Trocmé, 1996). Par contre, les mycoparasites[5] des genres *Clonostachys* et *Fusarium* ont montré leur efficacité en tant qu'agent de contrôle de la moniliose. Il serait donc intéressant d'appréhender les mécanismes de régulation de ces bioagresseurs en tenant compte du rôle de leurs ennemis naturels et de leurs vecteurs.

6.3.3 L'échelle spatiale considérée

Dans notre étude, nous avons réalisé des comparaisons inter-parcellaires. C'est-à-dire que les intensités des attaques de bioagresseurs ont été comparées entre parcelles de 1000 ou 2500 m^2. Cependant, les mécanismes qui lient la structure de la végétation aux bioagresseurs surviennent à différentes échelles spatiales et varient en fonction de ces échelles (Condeso and Meentemeyer, 2007; Nesme et al., 2010).

De l'échelle intra-parcellaire...

Au cours de ce travail de thèse, nous avons exploré l'effet de la composition et de la structure spatiale de la végétation d'une parcelle sur l'intensité moyenne d'une maladie et la densité moyenne en ravageurs. Or, à l'intérieur d'une parcelle, donc à l'échelle intra-parcellaire, les individus hôtes subissent des dégâts plus ou moins importants. Une perspective à la suite de ce travail est l'étude des processus intra-parcellaires qui lient la structure de la végétation aux bioagresseurs des agroforêts. Il serait intéressant d'étudier les variations intra-parcellaires des dégâts liés aux bioagresseurs en fonction de la composition et de la structure spatiale des voisins directs. Cette étude permettrait par exemple d'identifier si dans une parcelle à structure agrégée des arbres d'ombrage, les plantes hôtes les plus endommagées sont situées sous les agrégats d'arbres d'ombrage ou entre les agrégats. Il s'agirait d'étudier les effets de la composition et de la structure spatiale des plus proches voisins d'un individu sur le taux d'infestation de cet individu par un bioagresseur. Des indices existent pour caractériser la composition végétale ou la structure spatiale au voisinage d'un individu, comme par exemple les indices de mélange ou d'angle uniforme (Figure 5, tirée de Li et al. 2012). Au cours d'une première analyse

5. Parasite champignon dont l'hôte est également un champignon, ici l'hôte étant *M. roreri*

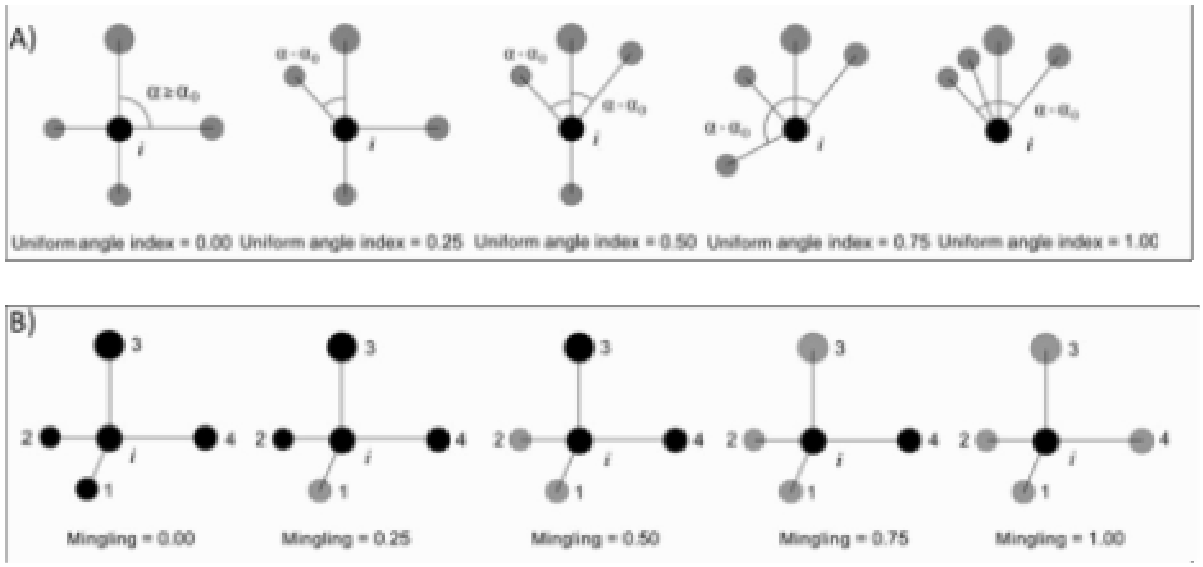


FIGURE 5 – Illustrations des valeurs de l'indice d'angle uniforme et de l'indice de mélange. A) Schéma illustrant des valeurs de l'indice d'angle uniforme en fonction des valeurs α et l'angle standard $\alpha_0 = 72$ degrés. De gauche à droite les schémas illustrent les motifs de voisinage autour d'un individu i : très régulier, régulier, aléatoire, irrégulier et très irrégulier. B) De gauche à droite les schémas illustrent cinq valeurs de l'indice de mélange d'un voisinage. Les ronds gris sont d'une espèce différente de celle des ronds noirs. La valeur de mélange = 0 indique que tous les voisins de l'individu i sont de la même espèce que l'individu i alors que la valeur de mélange = 1 indique que tous les voisins de l'individu i sont d'une espèce différente. Figure tirée de Li et al. 2012.

nous avions testé l'influence de l'interaction spatiale entre cacaoyers et arbres forestiers sur l'intensité de la moniliose à l'échelle de la parcelle (Annexe D). Cette analyse avait montré une tendance à la réduction de l'intensité de la maladie dans les parcelles où la position des cacaoyers et les arbres forestiers était du type attraction. La caractérisation du voisinage direct des cacaoyers et l'analyse de l'effet de la composition et de la structure spatiale de ce voisinage sur l'incidence de la maladie à l'échelle du cacaoyer permettraient de mieux comprendre les processus de régulation des bioagresseurs intra-parcellaires qui aboutissent à l'intensité observée à l'échelle de la parcelle.

Au sein de l'analyse des mécanismes intra-parcellaires, il serait intéressant de considérer également l'effet du mélange de variétés de cacaoyers sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs. En effet, nous avons considéré dans notre étude l'effet de la diminution de la ressource seulement par des caractéristiques descriptives de la composition de la population de cacaoyer d'une parcelle (abondance relative et densité en cacaoyers). Or, on sait que la diminution de la ressource peut également avoir lieu lors du mélange de variétés plus ou moins sensibles aux bioagresseurs dans un même agroécosystème (Garrett and Mundt, 1999). L'introduction d'une variété résistante joue alors le rôle de l'introduction de l'individu non-hôte dans notre étude et peut ainsi réduire l'intensité de la maladie

par diminution de l'abondance et/ou de la densité de l'hôte le plus compétent pour le bioagresseur étudié. A Talamanca au Costa Rica, les variétés de cacaoyers cultivées sont issues de mélanges qui trouvent leurs origines dans les nombreuses introductions de plants "améliorés" réalisées par de grandes compagnies agro-industrielles (United Fruit) ou des projets de développement agricole (Deheuvels, 2011). Le patchwork génétique en résultant rend extrêmement délicat l'identification d'une variété dans cette région. Pour cette raison, nous n'avions pas étudié l'effet de la composition variétale en cacaoyers sur l'intensité de la moniliose. Au Cameroun, près de la ville d'Obala, la variété dominante (plus des 3/4 des cacaoyers) est l'Amelonado (Forastero bas-amazoniens) ou "cacao allemand". Ces cacaoyers sont les descendants des premiers cacaoyers introduits par les Allemands au Cameroun à la fin du XIXème siècle (Babin, 2009). Les autres cacaoyers sont des hybrides issus des programmes de sélection de la recherche camerounaise et distribués par la Société de Développement du Cacao (SODECAO) dans les années 1960 et 1970. La variété Amelonado serait plus résistante aux mirides que les hybrides (Babin, 2009). La prise en compte de la variabilité génétique des cacaoyers dans le mécanisme de "diminution de la ressource" dans les agroforêts est une piste de recherche intéressante à exploiter dans le cadre de la gestion agroéocologique de ces systèmes.

... à l'échelle du paysage

Un paysage peut être caractérisé par sa structure. La structure d'un paysage comprend la composition des différents patchs constitutifs du paysage et la structure spatiale de ces patchs, c'est-à-dire leur agencement dans l'espace (Day and Possingham, 1995; Plantegenest et al., 2007). On sait que la structure du paysage est susceptible d'influencer l'intensité d'attaque de bioagresseurs dans une parcelle (Burel and Baudry, 1999).

La structure du paysage (composition et structure spatiale) dans lequel sont situées nos deux réseaux de parcelles au Costa Rica et au Cameroun est certainement un facteur influençant les intensités d'attaque au sein des parcelles. Par exemple, au Costa Rica, nos données ont permis d'observer un gradient croissant d'intensité de la moniliose du sud vers le nord. En effet, les intensités de la moniliose sont en moyenne inférieure dans les parcelles situées à Soki et Namu Woki que dans les parcelles situées à Amubri et Watsi. Ce gradient peut s'expliquer par deux aspects paysagers. Le paysage de la réserve Bribri dans la région de Talamanca peut être décrit comme une plaine alluviale où se croisent sept principaux cours d'eau et leurs affluents. Par conséquent, les déplacements dans cette région ne sont pas toujours faciles. Les villages de Watsi et Amubri sont plus accessibles que les villages de Namu Woki et Soki. En effet, Watsi est accessible en bus en partant de la ville de Bribri, et Amubri est accessible à partir de Watsi et après avoir traversé en bateau le fleuve Télire. Puis, à partir d'Amubri, Namu Woki et Soki sont accessibles à pieds. Une maladie plus tardivement installée dans les zones reculées et une dispersion

des spores par l'homme plus faible entre les parcelles pourraient expliquer l'intensité de moniliose inférieure dans la zone sud de la région de Talamanca que dans la zone nord. De plus, la présence d'arbres forestiers dans les parcelles crée des conditions microclimatiques moins favorables au développement et à la dissémination de la moniliose (Chapitre III et IV). Le paysage devient de plus en plus forestier dans le sud de la réserve (Deheuvels et al., 2012). La proximité des parcelles avec la forêt naturelle pourrait permettre une réduction de l'intensité de la moniliose en diminuant la vitesse des vents et par effet barrière sur le déplacement des spores.
Au Cameroun, l'absence de données de géo-localisation précises des parcelles a empêché l'étude de l'effet de l'auto-corrélation spatiale sur la distribution des bioagresseurs et celle de l'influence du positionnement des parcelles dans le paysage sur les intensités observées.

En général, et malgré l'intérêt d'une étude de l'influence de la structure du paysage sur l'intensité des bioagresseurs d'agroécosystèmes, une difficulté majeure réside dans l'obtention de cartes du paysage exploitables. En effet, la distinction entre le couvert d'une agroforêt et celui d'une forêt est actuellement encore difficilement réalisable sur des cartes satellitaires, dans des zones tropicales de plus à forte couverture nuageuse. Le développement de nouvelles techniques de télédétection pourront probablement rendre possible ce type d'étude sur l'influence du contexte paysager sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs dans les agroforêts.

6.3.4 La modélisation pour aller plus loin

La très importante quantité de combinaisons possibles de composition et de structure spatiale des végétaux dans les agroécosystèmes plurispecifiques [6](Malezieux et al., 2009) implique que l'approche expérimentale ne pourra pas à elle seule répondre à la vaste question de l'interaction entre structure de peuplement végétale et potentialités de régulation de bioagresseurs. Une question en perspective qui nous semble fondamentale à la suite de ce travail de thèse est : comment agencer les arbres dans une parcelle agroforestière afin d'optimiser son fonctionnement agroécologique et notamment réduire sa réceptivité aux bioagresseurs ?

Cette question se pose d'autant plus facilement lorsqu'elle est appliquée à des agroécosystèmes non mécanisés et donc non structurés en rang, mais elle mérite aussi d'être posée dans les agroécosystèmes mécanisés, qui sont donc structurés en rang, pour voir s'il y aurait un levier d'action significatif pour réduire la pression des bioagresseurs tel que proposé dans le projet Optispa. Une réponse expérimentale à cette question demanderait des dispositifs coûteux et difficiles à mettre en place car ils devraient être : de grandes

6. Agroécosystèmes composés d'un mélange de plusieurs espèces végétales.

dimensions (pour limiter les effets de bords), permanents (pour tenir compte des variabilités annuelles), nombreux (pour obtenir des répétitions des résultats), et situés dans un environnement homogène (de manière à contrôler l'influence d'autres facteurs influençant les bioagresseurs tels que la situation dans le paysage). Ces dispositifs expérimentaux sont donc très rares et ces questions sont généralement traitées par l'intermédiaire de la modélisation (Martens et al., 2000; Talbot, 2011). Sur la base des résultats de ce travail de thèse, il serait ainsi intéressant de formuler et tester par modélisation des hypothèses permettant d'identifier des structures de végétation théoriquement moins sensibles aux bioagresseurs. Cela se ferait par le choix d'espèces associées, et l'optimisation des organisations spatiales des cacaoyers et des espèces qui lui sont associées. L'optimisation de la structure des différents peuplements se ferait de manière à réduire la réceptivité du peuplement aux bioagresseurs, et sur la base de la connaissance des cycles infectieux des bioagresseurs concernés et des mécanismes sous-jacents à leur régulation (Chapitre 1). Il s'agirait ensuite de tester expérimentalement les effets de ces structures innovantes afin de valider les hypothèses et d'évaluer leurs effets sur les autres variables de performance (la production, la productivité du travail, etc.).

Le modèle permettant de tester le fonctionnement agroécologique de parcelles à structures complexes de la végétation devra être en mesure de simuler des structures de peuplements complexes réalistes. Il devra également simuler la croissance des plantes au sein du mélange d'espèces et les variations microclimatiques associées à la structure spatiale de la végétation générée. Enfin, le déplacement et le développement du bioagresseur dans cet agroécosystème devra être fonction de la localisation de sa ressource et des conditions microclimatiques au sein de la parcelle simulée. De nombreux modèles existent permettant de simuler la croissance de plantes en mélange et le microclimat induit, on peut par exemple citer le modèle SLIM qui simule l'interception de la lumière dans un système multi-espèces et multi-strates (Vincent and Harja, 2002). Malezieux et al. (2009) classe les modèles de simulation d'agroécosystèmes plurispécifiques en fonction de leur complexité. La simulation des structures de peuplements complexes réalistes pourrait être envisagée par outil de génération de structure spatiale virtuelle : les processus ponctuels (Ngo Bieng, 2007). Enfin, le modèle devra intégrer un module “bioagresseur" qui permettra de déterminer l'incidence d'un bioagresseur dans les agroécosystèmes simulés. On pourra pour ceci s'appuyer sur des modèles existants tels que SIPPOM-WOSR (Lô-Pelzer et al., 2010) ou COSMOS (Vinatier, 2010). Il faut cependant rester prudent quant à l'objectif de la modélisation et les risques pris lors du chaînage de trois types de modèles complexes. En effet, tel que le montre notre analyse de données expérimentales, dans les agroécosystèmes complexes certains processus émergent de la complexité de structure de la végétation et il sera difficile de modéliser l'ensemble des processus de régulation en considérant que les modèles de chaque composant suffiront.

6.4 Conclusion générale

Les agroforêts sont des agroécosystèmes de plus en plus considérés comme des systèmes modèles en agroécologie. La diversité spécifique et la complexité de structure végétale des agroforêts supporteraient en effet la fourniture de services écosystémiques multiples. Pourtant, les études ayant mis en évidence le lien entre la complexité de structure de ces agroécosystèmes et leurs fournitures de services écosystémiques sont encore peu nombreuses. Cette complexité de structure n'a pas encore été décrite dans l'ensemble de ses attributs et en particulier aucune étude à notre connaissance n'a identifié les motifs de structures horizontales des peuplements végétaux des agroforêts. Dans ce contexte, ce travail de thèse avait pour objectifs (1) de décrire la composition et la structure spatiale des peuplements végétaux d'agroforêts à cacaoyers et (2) de quantifier leurs interactions avec la fonction de régulation des bioagresseurs de l'agroécosystème. Nos résultats majeurs sont les suivants :

- Il existe une diversité de structure horizontale 1) entre les différents peuplements végétaux d'une même parcelle et 2) entre parcelles d'une même région pour un même peuplement.
- La structure horizontale des arbres forestiers et les quantités de chérelles et de cabosses expliquent les variations d'intensité de la moniliose observées entre les parcelles d'agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca au Costa Rica.
- La structure horizontale des arbres forestiers et les quantités de jeunes pousses et de cabosses expliquent les variations de densités en mirides observées entre les parcelles d'agroforêts à cacaoyers du département de la Lékié au Cameroun.
- L'abondance en cacaoyers d'une parcelle d'agroforêt explique les variations d'intensité de pourriture brune observées entre les parcelles d'agroforêts à cacaoyers du département de la Lékié au Cameroun.

Il ressort de ce travail que les agroforêts sont des agroécosystèmes complexes où la gestion de l'agriculteur s'associe à la complexité des forêts naturelles dans lesquelles elles sont installées pour aboutir à des structures variées de végétation. Ces structures variées influencent le niveau d'attaque des bioagresseurs du cacaoyer sans affecter la production en cabosses et apparaissent ainsi comme un levier de gestion agroécologique des bioagresseurs particulièrement intéressant. Nos résultats contredisent l'hypothèse de "diminution de la ressource" dans les agroécosystèmes plurispécifiques souvent mise en avant pour justifier l'avantage de la diversité végétale au sein des agroécosystèmes. Nous montrons ainsi l'importance de la considération conjointe des différents mécanismes de régulation des bioagresseurs, spécialement dans les agroécosystèmes plurispécifiques complexes, afin

de comprendre les propriétés émergentes des structures complexes. Enfin, nos résultats permettent de nuancer le paradigme qui consiste à considérer les écosystèmes naturels comme des modèles afin de concevoir des agroécosystèmes productifs et respectueux de l'environnement. En effet, les arbres natifs des forêts naturelles sont de meilleurs arbres d'ombrage que les arbres fruitiers introduits par l'agriculteur afin de diminuer l'incidence de la moniliose au Costa Rica et de la densité en mirides au Cameroun. Par contre, on observe également qu'une gestion des arbres forestiers est nécessaire afin de limiter leur agrégation et de tendre vers une structure horizontale régulière permettant d'homogénéiser l'ombrage sous leur canopée. En ce sens, il semble que dans notre cas d'étude, il faille trouver un compromis qui pourrait être la gestion des ressources naturelles au sein des agroécosystèmes. Ce travail apporte donc des pistes pour d'une part approfondir nos connaissances dans les mécanismes naturels de régulation des bioagresseurs dans les agroforêts à cacaoyers et d'autre part passer à une phase de conception de systèmes de culture de cacaoyers plurispécifiques réduisant la pression des bioagresseurs et ayant un bon potentiel de production.

Bibliographie

Addinsoft (2011), 'XLSTAT 2011', Data analysis and statistics with Microsoft Excel. Paris, France'.

Akrofi, A. Y., Appiah, A. A. and Opoku, I. Y. (2003), 'Management of *Phytophthora* pod rot disease on cocoa farms in Ghana', *Crop Protection* **22**(3), 469–477.

Almeida, A.-A. F. and Valle, R. R. (2007), 'Ecophysiology of the cacao tree', *Brazilian Journal of Plant Physiology* **19**(4), 425–448.

Altieri, M. (2002), 'Agroecology : the science of natural resource management for poor farmers in marginal environments', *Agriculture, Ecosystems & Environment* **93**(1), 1–24.

Altieri, M. A. and Nicholls, C. I. (2002), 'The simplification of traditional vineyard based agroforests in northwestern Portugal : some ecological implications', *Agroforestry Systems* **56**(3), 185–191.

Avelino, J., Bouvret, M.-E., Salazar, L. and Cilas, C. (2009), 'Relationships between agroecological factors and population densities of *Meloidogyne exigua* and *Pratylenchus coffeae* sensu lato in coffee roots, in Costa Rica', *Applied Soil Ecology* **43**(1), 95–105.

Avelino, J., Cabut, S., Barboza, B., Barquero, M., Alfaro, R., Esquivel, C., Durand, J. F. and Cilas, C. (2007), 'Topography and crop management are key factors for the development of American leaf spot epidemics on coffee in Costa Rica', *Phytopathology* **97**(12), 1532–1542.

Avelino, J., Romero-Gurdian, A., Cruz-Cuellar, H. F. and Declerck, F. A. J. (2012), 'Landscape context and scale differentially impact coffee leaf rust, coffee berry borer, and coffee root-knot nematodes', *Ecological Applications* **22**(2), 584–596.

Avelino, J., ten Hoopen, G. M. and DeClerck, F. (2011), Ecological mechanisms for pest and disease control in coffee and cacao agroecosystems of the Neotropics, *in* 'Ecosystem Services from Agriculture and Agroforestry Measurement and Payment. Routledge.', pp. 91 – 117.

Avelino, J., Willocquet, L. and Savary, S. (2004), 'Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics', *Plant Pathology* **53**(5), 541–547.

Avelino, J., Zelaya, H., Merlo, A., Pineda, A., Ordonez, M. and Savary, S. (2006), 'The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations', *Ecological Modelling* **197**(3-4), 431–447.

Aylor, D. E. (1990), 'The Role of Intermittent Wind in the Dispersal of Fungal Pathogens', *Annual Review of Phytopathology* **28**, 73–92.

Babin, R. (2009), Contribution à l'amélioration de la lutte contre le miride du cacaoyer *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera : Miridae). Influence des facteurs agro-écologiques sur la dynamique des populations du ravageur, PhD thesis, Université Montpellier III -Paul Valéry, p 246.

Babin, R., Anikwe, J. C., Dibog, L. and Lumaret, J. P. (2011), 'Effects of cocoa tree phenology and canopy microclimate on the performance of the mirid bug *Sahlbergella singularis*', *Entomologia Experimentalis Et Applicata* **141**(1), 25–34.

Babin, R. and Bisseleua, D. H. B. (2006), Description et évaluation d'une nouvelle méthode d'élevage, et éléments de biologie de *Sahlbergella singularis* Hagl. (Hemiptera : Miridae), principal ravageur du cacaoyer au Cameroun., *in* 'Actes de la 15ème Conférence Internationale sur la Recherche Cacaoyère', San Jose, Costa Rica, pp. 1297–1303.

Babin, R., Hoopen, G. M. T., Cilas, C., Enjalric, F., Yede, Gendre, P. and Lumaret, J. P. (2010), 'Impact of shade on the spatial distribution of *Sahlbergella singularis* in traditional cocoa agroforests', *Agricultural and Forest Entomology* **12**(1), 69–79.

Bagchi, R., Henrys, P. A., Brown, P. E., Burslem, D. F. R. P., Diggle, P. J., Gunatilleke, C. V. S., Gunatilleke, I. A. U. N., Kassim, A. R., Law, R., Noor, S. and Valencia, R. L. (2011), 'Spatial patterns reveal negative density dependence and habitat associations in tropical trees', *Ecology* **92**(9), 1723–1729.

Balagne, J. (2012), 'Interactions entre bioagresseurs de culture et leurs ennemis naturels dans des systèmes cultivés complexes. Le cas des mirides et des fourmis des agroforêts à base de cacaoyers du Cameroun, p 32', *Rapport de stage de fin d'étude, diplôme de Licence Professionnelle Agriculture Raisonnée et Certification environnementale, Montpellier Supagro, p32* .

Barot, S. (2004), 'Mechanisms promoting plant coexistence : can all the proposed processes be reconciled ?', *Oikos* **106**(1), 185–192.

Batista, J. L. F. and Maguire, D. A. (1998), 'Modeling the spatial structure of topical forests', *Forest Ecology and Management* **110**(1-3), 293–314.

Beer, J., Muschler, R., Kass, D. and Somarriba, E. (1997), 'Shade management in coffee and cacao plantations', *Agroforestry Systems* **38**(1-3), 139–164.

Bigger, M. (1981), 'Observations on the insect fauna of shaded and unshaded Amelonado cocoa.', *Bulletin of Entomological Research* **71**, 107–119.

Bisseleua, D H B, Vidal, S. (2008), 'Plant biodiversity and vegetation structure in traditional cocoa forest gardens in southern Cameroon under different management', *Biodiversity and Conservation* **17**(8), 1821–1835.

Bisseleua, D. H. B., Yede and Vidal, S. (2011), 'Dispersion Models and Sampling of Cacao Mirid Bug *Sahlbergella singularis* (Hemiptera : Miridae) on *Theobroma cacao* in Southern Cameroon', *Environmental Entomology* **40**(1), 111–119.

Blaha, G. (1983), 'Effet de la lumière sur *Phytophthora palmivora* et *Phytophthora megakarya*, agents de la pourriture brune des cabosses du cacaoyer. Etude préliminaire du phénomène de photo-inhibition observé sur *Phytophthora megakarya*', *Café Cacao Thé* **27**(2), 91–112.

Boudreau, M. A. and Mundt, C. C. (1994), 'Mechanisms of Alteration in Bean Rust Development Due to Intercropping, in Computer-Simulated Epidemics', *Ecological Applications* **4**(4), 729.

Braudeau, J. (1969), *The cacao.*, G.-P. Maisonneuve & Larose, Paris.

Breshears, D. D., Nyhan, J. W., Heil, C. E. and Wilcox, B. P. (1998), 'Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland : Soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches', *International Journal of Plant Sciences* **159**(6), 1010–1017.

Brown, D. H. and Bolker, B. M. (2004), 'The effects of disease dispersal and host clustering on the epidemic threshold in plants', *Bulletin of Mathematical Biology* **66**(2), 341–371.

Burdon, J. J. (1987), *Diseases and plant population biology*, Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Burel, F. and Baudry, J. (1999), *Écologie du paysage Concepts, méthodes et applications*, paris : tec & doc edn.

Burton, P., Balisky, A., Coward, L., Cumming, S. and Kneeshaw, D. (1992), 'The value of managing for biodiversity', *Forestry Chronicle* **68**(2), 225–237.

Calonnec, A., Burie, J.-B., Langlais, M., Guyader, S., Saint-Jean, S., Sache, I. and Tivoli, B. (2013), 'Impacts of plant growth and architecture on pathogen processes and their consequences for epidemic behaviour', *European Journal of Plant Pathology* **135**(3), 479–497.

Cheatham, M. R., Rouse, M. N., Esker, P. D., Ignacio, S., Pradel, W., Raymundo, R., Sparks, A. H., Forbes, G. A., Gordon, T. R. and Garrett, K. A. (2009), 'Beyond yield : plant disease in the context of ecosystem services.', *Phytopathology* **99**(11), 1228–36.

Cheesman, E. (1944), 'Notes on the nomenclature, classification and possible relationships of cocoa populations.', *Tropical Agriculture* **21**, 144–159.

Cilas, C. and Despréaux, D. (2004), *Improvement of Cocoa Tree Resistance to Phytophthora Diseases*, Editions Quae, p 177.

Collinet, F. (1997), Attempt to group the main structuring tree species in a tropical rain forest according to their horizontal and vertical spatial distributions (Paracou forest - French Guiana), PhD thesis, Université de Lyon 1, Villeurbanne, France, p 313.

Condeso, T. E. and Meentemeyer, R. K. (2007), 'Effects of landscape heterogeneity on the emerging forest disease sudden oak death', *Journal of Ecology* **95**(2), 364–375.

Condit, R. (2000), 'Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species', *Science* **288**(5470), 1414–1418.

Dahlquist, R. M., Whelan, M. P., Winowiecki, L., Polidoro, B., Candela, S., Harvey, C. A., Wulfhorst, J. D., McDaniel, P. A. and Bosque-Perez, N. A. (2007), 'Incorporating livelihoods in biodiversity conservation : a case study of cacao agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica', *Biodiversity and Conservation* **16**(8), 2311–2333.

Dawson, T. and Fry, R. (1998), 'Agriculture in nature's image', *Trends in Ecology & Evolution* **13**(2), 50–51.

Day, J. R. and Possingham, H. P. (1995), 'A stochastic metapopulation model with variability in patch size and position', *Theoretical Population Biology* **48**(3), 333–360.

De Luis, M., Raventós, J., Wiegand, T. and Carlos González-Hidalgo, J. (2008), 'Temporal and spatial differentiation in seedling emergence may promote species coexistence in Mediterranean fire-prone ecosystems', *Ecography* **31**(5), 620–629.

Deheuvels, O. (2011), Compromis entre productivité et biodiversité sur un gradient d'intensité de gestion de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de Talamanca, Costa Rica, PhD thesis, Supagro, Montpellier, France, p 185.

Deheuvels, O., Avelino, J., Somarriba, E. and Malezieux, E. (2012), 'Vegetation structure and productivity in cocoa-based agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica', *Agriculture Ecosystems & Environment* **149**, 181–188.

Dietz, J., Holscher, D., Leuschner, C. and Hendrayanto (2006), 'Rainfall partitioning in relation to forest structure in differently managed montane forest stands in Central Sulawesi, Indonesia', *Forest Ecology and Management* **237**(1-3), 170–178.

Dore, T., Makowski, D., Malezieux, E., Munier-Jolain, N., Tchamitchian, M. and Tittonell, P. (2011), 'Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy : Revisiting methods, concepts and knowledge', *European Journal of Agronomy* **34**(4), 197–210.

Duelli, P. and Obrist, M. K. (2003), 'Regional biodiversity in an agricultural landscape : the contribution of seminatural habitat islands', *Basic and Applied Ecology* **4**(2), 129–138.

Eddleston, M., Karalliedde, L., Buckley, N., Fernando, R., Hutchinson, G., Isbister, G., Konradsen, F., Murray, D., Piola, J. C., Senanyake, N., Sheriff, R., Singh, S., Siwach, S. B. and Smit, L. (2002), 'Pesticide poisoning in the developing world - a minimum pesticides list', *The Lancet* **360**(9340), 1163–1167.

Elias, M. (2012), 'Influence of agroforestry practices on the structure and spatiality of shea trees (*Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn.) in central-west Burkina Faso', *Agroforestry Systems* **87**(1), 203–216.

Entwistle, P. F. (1972), *Pests of cocoa.*, Longman Group Ltd, London, 779p.

Evans, H. C. (1971), 'Transmission of *Phytophthora* Pod Rot of Cocoa by Invertebrates', *Nature* **232**(5309), 346–347.

Evans, H. C. (1981), 'Pod rot of cocoa caused by *Moniliophthora roreri*', *Phytopathological papers* (24), 1–44.

Evans, H. C. (1998), Disease and sustainability in the cocoa agroecosystem, *in* 'Proceedings of the First International Workshop on Sustainable Cocoa Growing', Panama City, 30 March to 2 April, 1998, p 12.

Evans, H. C. (2007), 'Cacao diseases-the trilogy revisited.', *Phytopathology* **97**(12), 1640–3.
URL: *http ://apsjournals.apsnet.org/doi/abs/10.1094/PHYTO-97-12-1640*

Ewel, J. J. (1999), 'Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use', *Agroforestry Systems* **45**(1-3), 1–21.

Fangliang, H., Legendre, P. and LaFrankie, J. V. (1997), 'Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest', *Journal of Vegetation Science* **8**(1), 105–114.

Ferrandino, F. J. (2008), 'Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores.', *Phytopathology* **98**(5), 492–503.

Franklin, J. and Rey, S. J. (2007), 'Spatial patterns of tropical forest trees in Western Polynesia suggest recruitment limitations during secondary', *Journal of Tropical Ecology* **23**, 1–12.

Franzen, M. and Mulder, M. B. (2007), 'Ecological, economic and social perspectives on cocoa production worldwide', *Biodiversity and Conservation* **16**(13), 3835–3849.

Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V. and Petit, S. (2010), 'Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity', *Agriculture, Ecosystems & Environment* **138**(3-4), 318–323.

Garrett, K. A. and Mundt, C. C. (1999), 'Epidemiology in mixed host populations', *Phytopathology* **89**(11), 984–990.

Gidoin, C., Avelino, J., Deheuvels, O., Cilas, C. and Ngo Bieng, M. A. (in press.), 'Shade tree spatial structure and pod production explain frosty pod rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica.', *Phytopathology* .

González-Moreno, P., Quero, J., Poorter, L., Bonet, F. and Zamora, R. (2011), 'Is spatial structure the key to promote plant diversity in Mediterranean forest plantations ?', *Basic and Applied Ecology* **12**(3), 251–259.

Goreaud, F. (2000), Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et à la modélisation des peuplements complexes., PhD thesis, L'ENGREF, centre de Nancy, France, p 526.

Goreaud, F., Loreau, M. and Millier, C. (2002), 'Spatial structure and the survival of an inferior competitor : a theoretical model of neighbourhood competition in plants', *Ecological Modelling* **158**(1-2), 1–19.

Goreaud, F. and Pélissier, R. (1999), 'On explicit formulas of edge effect correction for Ripley's K -function', *Journal of Vegetation Science* **10**(3), 433–438.

Green, M. J. (1977), 'Estudios sobre Monilia roreri adelantados en Caldas-Colombia.', *El Cacaotero Colombiano* **2**(25).

Griffon, M. (2010), *Pour des agricultures écologiquement intensives*, de l'aube edn.

Guest, D. (2007), 'Black pod : Diverse pathogens with a global impact on cocoa yield', *Phytopathology* **97**(12), 1650–1653.

Gurr, G. M., Wratten, S. D. and Luna, J. M. (2003), 'Multi-function agricultural biodiversity : pest management and other benefits', *Basic and Applied Ecology* **4**(2), 107–116.

Haas, S. E., Hooten, M. B., Rizzo, D. M. and Meentemeyer, R. K. (2011), 'Forest species diversity reduces disease risk in a generalist plant pathogen invasion', *Ecology Letters* **14**(11), 1108–1116.

Hidalgo Herrera, C. (2007), Reconocimiento de la especificidad de los Pueblos Indígenas, en la aplicación de la Ley Contra la Violencia Doméstica a la luz del Convenio 169 de la O.I.T : mujeres cabécares y bríbris deTalamanca, PhD thesis, Universidad de Costa Rica, San José, p 308.

Holmes, K. A., Evans, H. C., Wayne, S. and Smith, J. (2003), '*Irvingia*, a forest host of the cocoa black-pod pathogen, *Phytophthora megakarya*, in Cameroon', *Plant Pathology* **52**(4), 486–490.

Hooper, D. U. (1997), 'The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes', *Science* **277**(5330), 1302–1305.

Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setala, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. and Wardle, D. A. (2005), 'Effects of biodiversity on ecosystem functioning : A consensus of current knowledge', *Ecological Monographs* **75**(1), 3–35.

Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H. and Stoyan, D. (2008), *Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns*, John Wiley & Sons.

Jagoret, P. (2011), Analyse et évaluation de systèmes agroforestiers complexes sur le long terme : application aux systèmes de culture à base de cacaoyer au Centre Cameroun, PhD thesis, Montpellier, SupAgro, France, p 288.

Jagoret, P., Michel-Dounias, I., Snoeck, D., Ngnogué, H. T. and Malézieux, E. (2012), 'Afforestation of savannah with cocoa agroforestry systems : a small-farmer innovation in central Cameroon', *Agroforestry Systems* **86**(3), 493–504.

Janzen, D. (1970), 'Herbivores and the number of tree species in tropical forests.', *American Naturalist* **104**, 501–528.

Johns, N. D. (1999), 'Conservation in Brazil's Chocolate Forest : The Unlikely Persistence of the Traditional Cocoa Agroecosystem', *Environmental Management* **23**(1), 31–47.

Johnson, P. T. J., Lund, P. J., Hartson, R. B. and Yoshino, T. P. (2009), 'Community diversity reduces *Schistosoma mansoni* transmission, host pathology and human infection risk.', *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* **276**(1662), 1657–63.

Kaiser, H. F. (1991), 'Coefficient alpha for a principal component and the Kaiser-Guttman rule', *Psychological Reports* **68**(3), 855–858.

Keesing, F., Belden, L. K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C. D., Holt, R. D., Hudson, P., Jolles, A., Jones, K. E., Mitchell, C. E., Myers, S. S., Bogich, T. and Ostfeld, R. S. (2010), 'Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases', *Nature* **468**(7324), 647–652.

Keesing, F., Holt, R. D. and Ostfeld, R. S. (2006), 'Effects of species diversity on disease risk', *Ecology Letters* **9**(4), 485–498.

Kessler, M., Abrahamczyk, S., Bos, M., Buchori, D., Putra, D. D., Robbert Gradstein, S., Höhn, P., Kluge, J., Orend, F., Pitopang, R., Saleh, S., Schulze, C. H., Sporn, S. G., Steffan-Dewenter, I., Tjitrosoedirdjo, S. S. and Tscharntke, T. (2011), 'Cost-effectiveness of plant and animal biodiversity indicators in tropical forest and agroforest habitats', *Journal of Applied Ecology* **48**(2), 330–339.

Knops, J. M. H., Tilman, D., Haddad, N. M., Naeem, S., Mitchell, C. E., Haarstad, J., Ritchie, M. E., Howe, K. M., Reich, P. B., Siemann, E. and Groth, J. (1999), 'Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity', *Ecology Letters* **2**(5), 286–293.

Krauss, U. and Soberanis, W. (2002), 'Effect of fertilization and biocontrol application frequency on cocoa pod diseases', *Biological Control* **24**(1), 82–89.

Lamosova, T., Dolezal, J., Lanta, V. and Leps, J. (2010), 'Spatial pattern affects diversity-productivity relationships in experimental meadow communities', *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **36**(3), 325–332.

Lavabre, E. (1977), *Les mirides du cacaoyer*, Institut français du café et du cacao, p 366.

Leach, A. W., Mumford, J. D. and Krauss, U. (2002), 'Modelling *Moniliophthora roreri* in Costa Rica', *Crop Protection* **21**(4), 317–326.

Lebart, L. (1994), Complementary use of correspondence analysis and cluster analysis., *in* 'Greenacre, M.J., Blasius, J. (Eds.), Correspondence Analysis in the Social Sciences. Academic Press, London', pp. 162–178.

Ledo, A., Montes, F. and Condés, S. (2011), 'Different spatial organisation strategies of woody plant species in a montane cloud forest', *Acta Oecologica* **38**, 49–57.

Leibee, G. L. and Capinera, J. L. (1995), 'Pesticide Resistance in Florida Insects Limits Management Options', *Florida Entomologist* **78**(3), 386–399.

Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T. and Brosse, S. (2008), 'Fish invasions in the world's river systems : when natural processes are blurred by human activities.', *PLoS Biology* **6**(2), e28.

Li, Y. F., Hui, G. Y., Zhao, Z. H. and Hu, Y. B. (2012), 'The bivariate distribution characteristics of spatial structure in natural Korean pine broad-leaved forest', *Journal of Vegetation Science* **23**(6), 1180–1190.

Lô-Pelzer, E., Bousset, L., Jeuffroy, M., Salam, M., Pinochet, X., Boillot, M. and Aubertot, J. (2010), 'SIPPOM-WOSR : A Simulator for Integrated Pathogen POpulation Management of phoma stem canker on Winter OilSeed Rape', *Field Crops Research* **118**(1), 73–81.

Lopez-Bravo, D. F., Virginio, E. D. and Avelino, J. (2012), 'Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions', *Crop Protection* **38**, 21–29.

Lotwick, H. W. and Silverman, B. W. (1982), 'Methods for Analyzing Spatial Processes of Several Types of Points', *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological* **44**(3), 406–413.

Mac Nally, R. (2000), 'Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology : The distinction between and reconciliation of 'predictive' and 'explanatory' models', *Biodiversity and Conservation* **9**(5), 655–671.

Mac Nally, R. (2002), 'Multiple regression and inference in ecology and conservation biology : further comments on identifying important predictor variables', *Biodiversity and Conservation* **11**(3), 1397–1401.

Malezieux, E. (2012), 'Designing cropping systems from nature', *Agronomy for Sustainable Development* **32**(1), 15–29.

Malezieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S. and Valantin-Morison, M. (2009), 'Mixing plant species in cropping systems : concepts, tools and models. A review', *Agronomy for Sustainable Development* **29**(1), 43–62.

Martens, S. N., Breshears, D. D. and Meyer, C. W. (2000), 'Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum : effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies', *Ecological Modelling* **126**(1), 79–93.

Matey, A., Zeledón, L., Orozco, L., Chavarría, F., López, A. and Deheuvels, O. (2013), 'Composición florística y estructura de cacaotales y parches de bosque en Waslala, Nicaragua', *Agroforestería en las Américas* **49**.

Mchowa, J. and Ngugi, D. (1994), 'Pest complex in agroforestry systems : the Malawi experience', *Forest Ecology and Management* **64**(2), 277–284.

Mfegue, C. V. (2012), Origine et mecanismes de dispersion des populations de *Phytophthora megakarya*, pathogene du cacaoyer au Cameroun, PhD thesis, Supagro, Montpellier, France, p 186.

Millate-E-Mustafa, M. D., Hall, J. B. and Teklehaimanot, Z. (1996), 'Structure and floristics of Bangladesh homegardens', *Agroforestry Systems* **33**(3), 263–280.

Mitchell, C. E., Tilman, D. and Groth, J. V. (2002), 'Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease', *Ecology* **83**(6), 1713–1726.

Mokany, K., Ash, J. and Roxburgh, S. (2008), 'Effects of spatial aggregation on competition, complementarity and resource use', *Austral Ecology* **33**(3), 261–270.

Montgomery, P. J. (1981), 'Some thoughts on the life span of cocoa.', *Planter* **57**.

Moore, S. M. and Borer, E. T. (2012), 'The influence of host diversity and composition on epidemiological patterns at multiple spatial scales', *Ecology* **93**(5), 1095–1105.

Moran, P. (1950), 'Notes on continuous stochastic phenomena.', *Biomerika* **37**(1/2), 17–23.

Mossu, G. (1990), *Le cacaoyer*, Maisonneuve et Larose, Technicien d'Agriculture Tropicale numéro 14, Paris, p 160.

Motamayor, J. C., Lachenaud, P., da Silva E Mota, J. W., Loor, R., Kuhn, D. N., Brown, J. S. and Schnell, R. J. (2008), 'Geographic and genetic population differentiation of the Amazonian chocolate tree (*Theobroma cacao* L).', *PloS One* **3**(10), e3311.

Motamayor, J. C., Risterucci, A. M., Lopez, P. A., Ortiz, C. F., Moreno, A. and Lanaud, C. (2002), 'Cacao domestication I : the origin of the cacao cultivated by the Mayas.', *Heredity* **89**(5), 380–6.

Mouen Bedimo, J. A., Njiayouom, I., Bieysse, D., Ndoumbè Nkeng, M., Cilas, C. and Nottéghem, J. L. (2008), 'Effect of shade on Arabica coffee berry disease development : Toward an agroforestry system to reduce disease impact.', *Phytopathology* **98**(12), 1320–5.

Mundt, C. C. (1986), 'Analysis of Factors Affecting Disease Increase and Spread in Mixtures of Immune and Susceptible Plants in Computer-Simulated Epidemics', *Phytopathology* **76**(8), 832.

Murrell, D. J. (2010), 'When does local spatial structure hinder competitive coexistence and reverse competitive hierarchies ?', *Ecology* **91**(6), 1605–1616.

Nesme, T., Lescourret, F., Bellon, S. and Habib, R. (2010), 'Is the plot concept an obstacle in agricultural sciences ? A review focussing on fruit production', *Agriculture Ecosystems & Environment* **138**(3-4), 133–138.

Ngo Bieng, M. A. (2007), Construction de modèles de structure spatiale permettant de simuler des peuplements virtuels réalistes. Application aux peuplements mélangés chêne sessile - pin sylvestre de la région centre, PhD thesis, ENGREF, Centre de Paris, France, p 213.

Ngo Bieng, M. A., Gidoin, C., Avelino, J., Cilas, C., Deheuvels, O. and Wery, J. (2013), 'Diversity and spatial clustering of shade trees affect cacao yield and pathogen pressure in Costa Rican agroforests', *Basic and Applied Ecology* **14**(4), 329–336.

Ngo Bieng, M. A., Ginisty, C. and Goreaud, F. (2011), 'Point process models for mixed sessile forest stands', *Annals of Forest Science* **68**(2), 267–274.

Ngo Bieng, M. A., Ginisty, C., Goreaud, F. and Perot, T. (2006), 'First typology of oak and Scots pine mixed stands in Orleans Forest (France), based on the canopy spatial structure.', *New Zealand Journal of Forestry Science* **36**, 325–346.

Ngo Bieng, M. A., Perot, T., Coligny, F. and Goreaud, F. (2013), 'Spatial pattern of trees influences species productivity in a mature oak–pine mixed forest', *European Journal of Forest Research* pp. 1–10.

Nwana, I. E. and Youdeowei, A. (1977), 'The effect of relative humidity on the development and survival of the pre-imaginal stages of *Bathycoelia thalassina* (H-S) (Pentatomidae) and *Sahlbergella singularis* Hagl. (Miridae) in Nigeria', *Journal of Natural History* **11**(4), 445–449.

Opoku, I. Y., Akrofi, A. Y. and Appiah, A. A. (2002), 'Shade trees are alternative hosts of the cocoa pathogen *Phytophthora megakarya*', *Crop Protection* **21**(8), 629–634.

Opoku, I. Y., Akrofi, A. Y. and Appiah, A. A. (2007), 'Assessment of sanitation and fungicide application directed at cocoa tree trunks for the control of *Phytophthora* black pod infections in pods growing in the canopy', *European Journal of Plant Pathology* **117**(2), 167–175.

Ostfeld, R. S., Glass, G. E. and Keesing, F. (2005), 'Spatial epidemiology : an emerging (or re-emerging) discipline', *Trends in Ecology & Evolution* **20**(6), 328–336.

Pangga, I. B., Hanan, J. and Chakraborty, S. (2011), 'Pathogen dynamics in a crop canopy and their evolution under changing climate', *Plant Pathology* **60**(1), 70–81.

Pélissier, R. (1998), 'Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest', *Journal of Tropical Ecology* **14**(1), 1–16.

Perfecto, I. and Vandermeer, J. (2008), 'Spatial pattern and ecological process in the coffee agroforestry system', *Ecology* **89**(4), 915–920.

Pezzopane, J. R. M., Marsetti, M. M. S. o., de Souza, J. M. and Pezzopane, J. E. M. (2010), 'Condições microclimáticas em cultivo de café conilon a pleno sol e arborizado com nogueira macadâmia', *Ciência Rural* **40**(6), 1257–1263.

Philips-Mora, W. and Cerda, R. (2009), 'Catalog : Cacao diseases in Central America.', (93).

Phillips-Mora, W. and Wilkinson, M. J. (2007), 'Frosty pod of cacao : A disease with a limited geographic range but unlimited potential for damage', *Phytopathology* **97**(12), 1644–1647.

Picard, N., Bar-Hen, A., Mortier, F. and Chadoeuf, J. (2009), 'Understanding the dynamics of an undisturbed tropical rain forest from the spatial pattern of trees', *Journal of Ecology* **97**(1), 97–108.

Plantegenest, M., Le May, C. and Fabre, F. (2007), 'Landscape epidemiology of plant diseases', *Journal of the Royal Society Interface* **4**(16), 963–972.

Plath, M., Dorn, S., Riedel, J., Barrios, H. and Mody, K. (2012), 'Associational resistance and associational susceptibility : specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification.', *Oecologia* **169**(2), 477–87.

Ploetz, R. C. (2007), 'Cacao diseases : Important threats to chocolate production worldwide', *Phytopathology* **97**(12), 1634–1639.

Pringle, R. M., Doak, D. F., Brody, A. K., Jocqué, R. and Palmer, T. M. (2010), 'Spatial pattern enhances ecosystem functioning in an African savanna.', *PLoS Biology* **8**(5).

R Development Core Team (2013), 'R : A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria'.

Rao, M. R., Nair, P. K. R. and Ong, C. K. (1997), 'Biophysical interactions in tropical agroforestry systems', *Agroforestry Systems* **38**(1-3), 3–50.

Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J. and Habib, R. (2012), 'Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems : a review', *Agronomy for Sustainable Development* **32**(1), 273–303.

Rice, R. and Greenberg, R. (2000), 'Cacao cultivation and the conservation of biological diversity', *AMBIO : A Journal of the Human Environment* **29**(3), 167–173.

Ripley, B. D. (1977), 'Modeling Spatial Patterns', *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological* **39**(2), 172–212.

Rougelot, Q. (2013), 'Caractérisation de l'influence de l'organisation spatiale et de la composition des strates d'ombrage sur la distribution de la ressource lumineuse dans les Systèmes AgroForestiers (SAF) complexes : Application aux agroforêts à base de cacaoyers du Camerou', *Rapport de stage de Master 1 Biologie Végétale Tropicale, Université Montpellier 2, p 47* .

Schmidt, K. A. and Ostfeld, R. S. (2001), 'Biodiversity and the dilution effect in disease ecology', *Ecology* **82**(3), 609–619.

Schreinemachers, P. and Tipraqsa, P. (2012), 'Agricultural pesticides and land use intensification in high, middle and low income countries', *Food policy* **37**(6), 616–626.

Schroth, G., Harvey, C. A. and Vincent, G. (2004), Complex agroforests : Their structure, diversity, and potential role in landscape conservation, *in* 'Agroforestry and Biodiveristy Conservation in Tropical Landscapes, Island Press, Washington, DC', pp. 227–260.

Schroth, G., Krauss, U., Gasparotto, L., Aguilar, J. A. D. and Vohland, K. (2000), 'Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics', *Agroforestry Systems* **50**(3), 199–241.

Schütz, J.-P. (1997), *Sylviculture 2 : la gestion des forêts irrégulières et mélangées*, PPUR presses polytechniques.

Somarriba, E. (2005), '¿Cómo evaluar y mejorar el dosel de sombra en cacaotales ?', *Agroforestería en las Américas* (41-42).

Somarriba, E. and Beer, J. (2011), 'Productivity of *Theobroma cacao* agroforestry systems with timber or legume service shade trees', *Agroforestry Systems* **81**(2), 109–121.

Somarriba, E., Trivelato, M., Villalobos, M., Suárez, A., Benavides, P., Moran, K., Orozco, L. and López, A. (2003), 'Diagnóstico agroforestal de pequeñas fincas cacaoteras orgánicas de indígenas Bribri y Cabécar de Talamanca, Costa Rica.', *Agroforestería en las Américas* **10**(37-38), 24–30.

Sonwa, D. J., Nkongmeneck, B. A., Weise, S. F., Tchatat, M., Adesina, A. A. and Janssens, M. J. J. (2007), 'Diversity of plants in cocoa agroforests in the humid forest zone of Southern Cameroon', *Biodiversity and Conservation* **16**(8), 2385–2400.

Souza, W., Barbosa, O., Marques, J., Costa, M., Gasparino, E. and Limberger, E. (2010), 'Microclimate in silvipastoral systems with eucalyptus in rank with different heights', *Revista brasileira de zootecnia. Brazilian journal of animal science* **39**(3), 686–695.

Sperber, C. F., Nakayama, K., Valverde, M. J. and Neves, F. d. S. (2004), 'Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry', *Basic and Applied Ecology* **5**(3), 241–251.

Stephens, A. E. A. and Myers, J. H. (2012), 'Resource concentration by insects and implications for plant populations', *Journal of Ecology* **100**(4), 923–931.

Stoll, P. and Bergius, E. (2005), 'Pattern and process : competition causes regular spacing of individuals within plant populations', *Journal of Ecology* **93**(2), 395–403.

Tadu, Z., Djiéto-Lordon, C., Yede, Youbi, E. M., Aléné, C. D., Fomena, A. and Babin, R. (In press.), 'Ant mosaics in cocoa agroforestry systems of Southern Cameroon : influence of shade on the occurrence and spatial distribution of dominant ants.', *Agroforestry Systems* .

Talbot, G. (2011), L'intégration spatiale et temporelle du partage des ressources dans un système agroforestier noyers-céréales : une clef pour en comprendre la productivité ?, PhD thesis, Université Montpellier II-Sciences et Techniques du Languedoc, p 297.

Tassin, J. (2011), 'When agroecology seeks to imitate nature', *Courrier de l'Environnement de l'INRA* (61), 45–53.

ten Hoopen, G. M., Rees, R., Aisa, P., Stirrup, T. and Krauss, U. (2003), 'Population dynamics of epiphytic mycoparasites of the genera *Clonostachys* and *Fusarium* for the biocontrol of black pod (*Phytophthora palmivora*) and moniliasis (*Moniliophthora roreri*) on cocoa (*Theobroma cacao*)', *Mycological Research* **107**, 587–596.

Thévenin, J. M. and Trocmé, O. (1996), '*Moniliophtora* pod rot of cocoa', *Plantations, Recherche, Développement* **3**(6), 397–406.

Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R. and Polasky, S. (2002), 'Agricultural sustainability and intensive production practices', *Nature* **418**(6898), 671–677.

Tivoli, B., Calonnec, A., Richard, B., Ney, B. and Andrivon, D. (2012), 'Current knowledge on plant/canopy architectural traits that reduce the expression and development of epidemics', *European Journal of Plant Pathology* **135**(3), 471–478.

Torquebiau, E. (2007), *L'agroforesterie. Des arbres et des champs.*, l'Harmattan, Paris, p 153.

Trenbath, B. R. (1993), 'Intercropping for the Management of Pests and Diseases', *Field Crops Research* **34**(3-4), 381–405.

Tscharntke, T., Clough, Y., Bhagwat, S. A., Buchori, D., Faust, H., Hertel, D., Holscher, D., Juhrbandt, J., Kessler, M., Perfecto, I., Scherber, C., Schroth, G., Veldkamp, E. and Wanger, T. C. (2011), 'Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes - a review', *Journal of Applied Ecology* **48**(3), 619–629.

Vernon, A. (1967), 'Yield and light relationship in cocoa', *Tropical Agriculture* **44**, 223–228.

Vigiak, O., Sterk, G., Warren, A. and Hagen, L. J. (2003), 'Spatial modeling of wind speed around windbreaks', *Catena* **52**(3-4), 273–288.

Vinatier, F. (2010), Dynamique spatiale du charançon du bananier en interaction avec le système de culture et l'organisation paysagère, PhD thesis, AgroParisTech, France, p 204.

Vincent, G. and Harja, D. (2002), 'SLIM software : a simple light interception model for multi-species, multi-strata forests', *Bois et forêts des tropiques* (272), 97–100.

Watve, M. G. and Jog, M. M. (1997), 'Epidemic diseases and host clustering : An optimum cluster size ensures maximum survival', *Journal of Theoretical Biology* **184**(2), 165–169.

Weiner, J., Griepentrog, H.-W. and Kristensen, L. (2001), 'Suppression of weeds by spring wheat *Triticum aestivum* increases with crop density and spatial uniformity', *Journal of Applied Ecology* **38**(4), 784–790.

Whittaker, R. (1972), 'Evolution and measurement of species diversity', *Taxon* **21**, 213–251.

Williams, G. (1954), 'Field Observations on the Cacao Mirids, *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* (Dist.), in the Gold Coast', *Bulletin of Entomological Research* **44**(01), 101–119.

Youdeowei, A. (1973), 'The Life Cycles of the Cocoa mirids *Sahlbergella singularis* Hagl. and *Distantiella theobroma* Dist. in Nigeria', *Journal of Natural History* **7**(2), 217–223.

A

Annexe

Liste des publications et communications issues directement de ce travail de thèse.

Publications scientifiques :

Ngo Bieng, M.A., **Gidoin, C.**, Avelino, J., Cilas, C., Deheuvels, O., Wery, J. 2013. Diversity and spatial clustering of shade trees affect cacao yield and pathogen pressure in Costa Rican agroforests, *Basic and Applied Ecology* 14(4), 329–336.

Gidoin, C., Avelino, J., Deheuvels, O., Cilas, C., Ngo Bieng, M.A. In press. Shade tree spatial structure and pod production explain Frosty Pod Rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica. *Phytopathology.*

Gidoin, C., Babin, R., Bagny Beilhé, L., Cilas, C., ten Hoopen, G.M., Ngo Bieng, M.A. In prep. Shade tree spatial structure, sensitive tissue availability and host composition explain mirid density or black pod intensity in cacao agroforests, in Cameroon. *Agriculture Ecosystem & Environment.*

Communications en congrès internationaux (*l'intervenant) :

Gidoin, C.*, Babin, R., Bagny Beilhé, L., Cilas, C., ten Hoopen, G.M, Ngo Bieng, M.A. 2013. Agroecology for integrated pest management : impact of shade tree composition and spatial structure on pest infestation in cocoa agroforests. Oral presentation, *11th INTECOL Congress*, Ecology : Into the next 100 years, 18 - 23 August 2013, London, England.

Ngo Bieng, MA.*, **Gidoin, C.** 2013. Spatial organization of individuals and ecosystems services in tropical agroecosystems. Oral presentation, *ESA (Ecological Society of America) 98th Annual meeting and exposition*, 4-9 August 2013, Mineapolis, USA.

Ngo Bieng, M.A.*, **Gidoin, C.** 2011. Spatial structure of forest trees in tropical agroforests. In : Sist Plinio (ed.). Research priorities in tropical silviculture : towards new paradigms ? Oral presentation, *IUFRO International Conference*, 15-18 November 2011, Montpellier, France.

Gidoin, C.*, Avelino, J., Cilas, C., Deheuvels, O., Ngo Bieng, M.A. 2010. Spatial pattern analyses of cocoa (*Theobroma cacao*) agroforests in the Talamanca region. In *Agro 2010, the XI ESA (European Society for Agronomy) Congress*, Montpellier, France. August 29 to September 03, 2010, Poster pp. 277-278.

Communications en séminaires :

Gidoin, C. 2013. L'agroécologie pour la gestion intégrée des ravageurs : Comment la composition et la structure spatiale de la végétation influencent l'infestation par les mirides des agroforêts à base de cacaoyers du Cameroun ? Présentation orale au séminaire d'agroecologie, 1 juillet 2013 à l'UMR Agroecologie de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) de Dijon, France.

Gidoin, C. 2012. Impacts of cocoa-based agroforests structure on the attack intensity of cocoa pest and diseases. Oral presentation. 1 October 2012, CATIE : Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, San Jose, Costa Rica.

Gidoin, C. 2011. Relation entre la structure des agroforêts à cacaoyers, la densité en miride et l'intensité de la pourriture brune au Cameroun : Objectifs, protocole envisagé et résultats attendus. Présentation orale, 8 septembre 2011, à l'IRAD (Institut de recherche agronomique pour le développement), Yaoundé, Cameroon.

Gidoin, C. 2011. Effets de la composition et de la structure spatiale de systèmes agroforestiers complexes sur l'intensité d'attaque de bioagresseurs. Présentation orale, 6 septembre 2011, lors de la journée des thésards du département PERSYST (Performances des systèmes de production et de transformation tropicaux) du CIRAD, Montpellier, France.

B

Annexe

Corrélations entre les variables explicatives décrivant la composition, la disponibilité de tissus sensibles et la structure spatiale de la végétation des agroforêts à cacaoyers du Costa Rica et du Cameroun.

Table 1 – Coefficients de corrélation de Spearman entre variables explicatives décrivant la composition, la disponibilité en tissus sensibles à la moniliose du cacaoyer et la structure spatiale de la végétation des agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca au Costa Rica.

Variables	Dns	AbCa	Prody	Prodns	Dcov	%Fa	Dmn
Dns							
AbCa	0,75						
Prody	0,10	0,14					
Prodns	0,14	0,19	0,80				
Dcov	0,26	-0,08	-0,31	-0,34			
%Fa	0,05	0,09	-0,04	-0,18	-0,09		
Dmn	-0,55	-0,78	-0,05	-0,06	-0,17	0,12	
Div	-0,02	-0,26	-0,22	-0,33	0,36	0,17	0,20

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification alpha=0,05

TABLE 2 – Moyennes des variables explicatives entre les groupes de parcelles à structures horizontales des arbres forestiers contrastées dans les agroforêts à cacaoyers du Costa Rica. Coefficients de Kruskal-Wallis indiquant une différence de moyenne entre groupes et tests de comparaisons deux-à-deux avec correction de Dunn. Les moyennes sur la même ligne ayant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil $\alpha = 0.05$.

	Structure horizontale des arbres forestiers (ESH-)				Kruskal
	Faible densité	Agrégé	Aléatoire	Régulier	K
Dcor	50,29	57,67	57,71	58,11	2,26
Abun	49,15	54,36	55,61	61,93	3,61
Prody	58332,32 b	64652 ab	45244,94 a	47157,81 ab	11,31
Prodn	79084,07 a	89520,86 a	53633,71 a	53346,78 a	9,38
Dcov	2,50 a	3,04 ab	3,24 b	3,15 b	18,91
%Fir	42,59 bc	19,13 ab	19,80 a	41,26 c	19,41
Dmr	41,29 b	14,67 ab	13,36 ab	8,67 a	7,93
Div	5,29 a	8,83 b	7,14 ab	8,00 b	13,00

TABLE 3 – Coefficients de corrélation de Spearman entre variables explicatives décrivant la composition, la disponibilité en tissus sensibles (aux mirides et à la pourriture brune du cacaoyer) et la structure spatiale de la végétation des agroforêts à cacaoyers du département de la Lékié au Cameroun.

Variables	*Abun*	*Dentot*	*Fluob*	*Prod1*	*Prod2*	*Dcov*	*%Inter*
Abun							
Dentot	0,33						
Fluob	0,34	-0,15					
Prod1	0,34	0,58	-0,03				
Prod2	0,12	0,54	0,00	0,92			
Dcov	-0,54	0,08	-0,48	-0,31	-0,18		
%Inter	-0,22	0,09	0,29	0,19	0,31	-0,17	
Div	-0,47	0,04	-0,53	-0,11	-0,03	0,73	-0,41

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification alpha=0,05

TABLE 4 – Moyennes des variables explicatives entre les groupes de parcelles avec ou sans hôtes alternatifs aux mirides dans les agroforêts à cacaoyers du Cameroun. Coefficients de Kruskal-Wallis indiquant une différence de moyenne entre groupes et tests de comparaisons deux-à-deux avec correction de Dunn. Les moyennes sur la même ligne ayant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil $\alpha = 0.05$.

	Hôtes alternatifs (*Alter*)		Kruskal
	Présence	Absence	*K*
Aben	82,71	85,83	1,98
Den	259,27	248,22	0,12
Flush	0,30 a	0,40 b	4,05
Prod1	1339,55	1316,54	0,01
Prod2	524823,48	524037,28	0,01
Deov	25,36	21,67	1,39
%Inter	43,20	60,89	3,19
Div	17,91	14,09	2,09

TABLE 5 – Moyennes des variables explicatives entre les groupes de parcelles à structures horizontales des arbres forestiers contrastées dans les agroforêts à cacaoyers du Cameroun. Coefficients de Kruskal-Wallis indiquant une différence de moyenne entre groupes et test de comparaisons deux-à-deux avec correction de Dunn. Les moyennes sur la même ligne ayant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil $\alpha = 0.05$.

	Structure horizontale des arbres forestiers (*HSFo*)			Kruskal
	Faible densité	Agrégé	Aléatoire	*K*
Aben	86,31	81,12	85,37	3,07
Den	271,20	223,00	271,13	2,15
Flush	0,44	0,29	0,33	5,66
Prod1	1621,72	1215,41	1245,94	3,27
Prod2	659202,59	479771,91	479372,19	3,86
Deov	15,60 a	27,14 a	25,75 a	6,30
%Inter	72,04	44,95	43,54	5,36
Div	9,8 a	18,14 b	18,38 b	9,47

TABLE 6 – Moyennes des variables explicatives entre les groupes de parcelles à structures horizontales des arbres fruitiers contrastées dans les agroforêts à cacaoyers du Cameroun. Coefficients de Kruskal-Wallis indiquant une différence de moyenne entre groupes et test de comparaisons deux-à-deux avec correction de Dunn. Les moyennes sur la même ligne ayant des lettres différentes sont significativement différentes au seuil $\alpha = 0.05$.

	Structure horizontale des arbres fruitiers (ESF_H)			Kruskal
	Faible densité	Aléatoire	Régulier	K
Abon	85,86	81,71	83,84	1,86
Den	227,50	272,80	271,71	1,53
Fhuh	0,35	0,30	0,37	0,98
Prod1	1335,85	1369,52	1292,79	0,16
Prod2	494182,87	596943,55	507316,16	0,81
Deav	21,13	32,60	20,29	5,80
%Hmer	34,55 a	53,10 ab	68,75 b	8,97
Div	16,75	19,60	13,00	4,19

C Annexe

Cette annexe illustre les typologies de structure spatiale des cacaoyers et de l'interaction spatiale entre cacaoyers et arbres forestiers des agroforêts des réseaux de parcelles installées dans la région de Talamanca au Costa Rica et dans le département de la Lékié au Cameroun.

C.1 Au Costa Rica

La structure des cacaoyers est significativement régulière dans 35 parcelles sur les 36 parcelles qui constituent le réseau de parcelles d'agroforêts de la région de Talamanca. En effet, aux faibles distances on observe des valeurs de $L(r)$ significativement inférieures à 0 (Figure 1 C). Les valeurs de $L(r)$ présentent des pics négatifs pour les distances r de 2 ou 3 m, ce qui indique que les cacaoyers sont régulièrement distribués à 2 ou 3 m de distance les uns des autres au sein des parcelles étudiées (Figure 1 B). La typologie ne permet donc pas de distinguer des structures différentes (régulière, aléatoire ou agrégée) pour les cacaoyers du réseau de Talamanca au Costa Rica (Figure 1A).

On observe une diversité d'interactions spatiales entre cacaoyers et arbres forestiers dans le réseau de parcelle de Talamanca. En effet, les valeurs de la fonction $L_{12}(r)$ varient de significativement inférieures à zéro ce qui indique une répulsion entre la position des cacaoyers et celle des arbres forestiers à significativement supérieures à zéro ce qui indique une attraction entre la position des cacaoyers et celle des arbres forestiers (Figure 2 B et C). Ainsi, la typologie permet de distinguer 3 groupes : le groupe 1 contient des parcelles dans lesquelles la position entre cacaoyers et arbres forestiers est du type répulsion, le groupe 2 contient des parcelles dans lesquelles la position entre cacaoyers et arbres forestiers est du type indépendant et le groupe 3 contient des parcelles dans lesquelles la position entre cacaoyers et arbres forestiers est du type indépendant à tendance attractive (Figure 2).

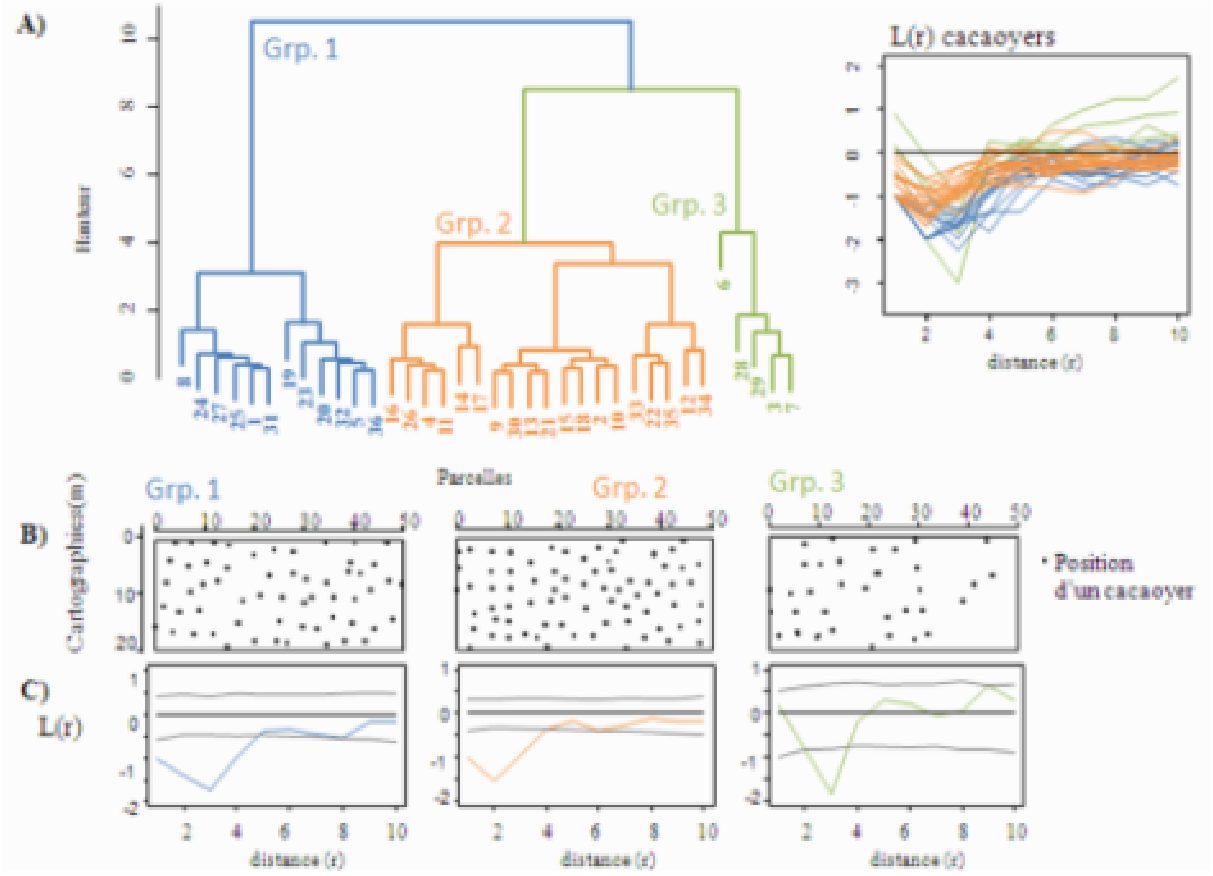


FIGURE 1 – Illustration de la typologie de structure horizontale des cacaoyers du réseau de parcelles de la région de Talamanca au Costa Rica. A) Typologie de structure horizontale et courbes de $L(r)$ des cacaoyers de chaque parcelle du réseau, B) cartographies des cacaoyers de trois parcelles appartenant à des groupes différents de la typologie de structure horizontale des cacaoyers et C) courbes de $L(r)$ associées aux trois cartographies avec l'enveloppe de confiance d'une structure aléatoire à 95% en gris.

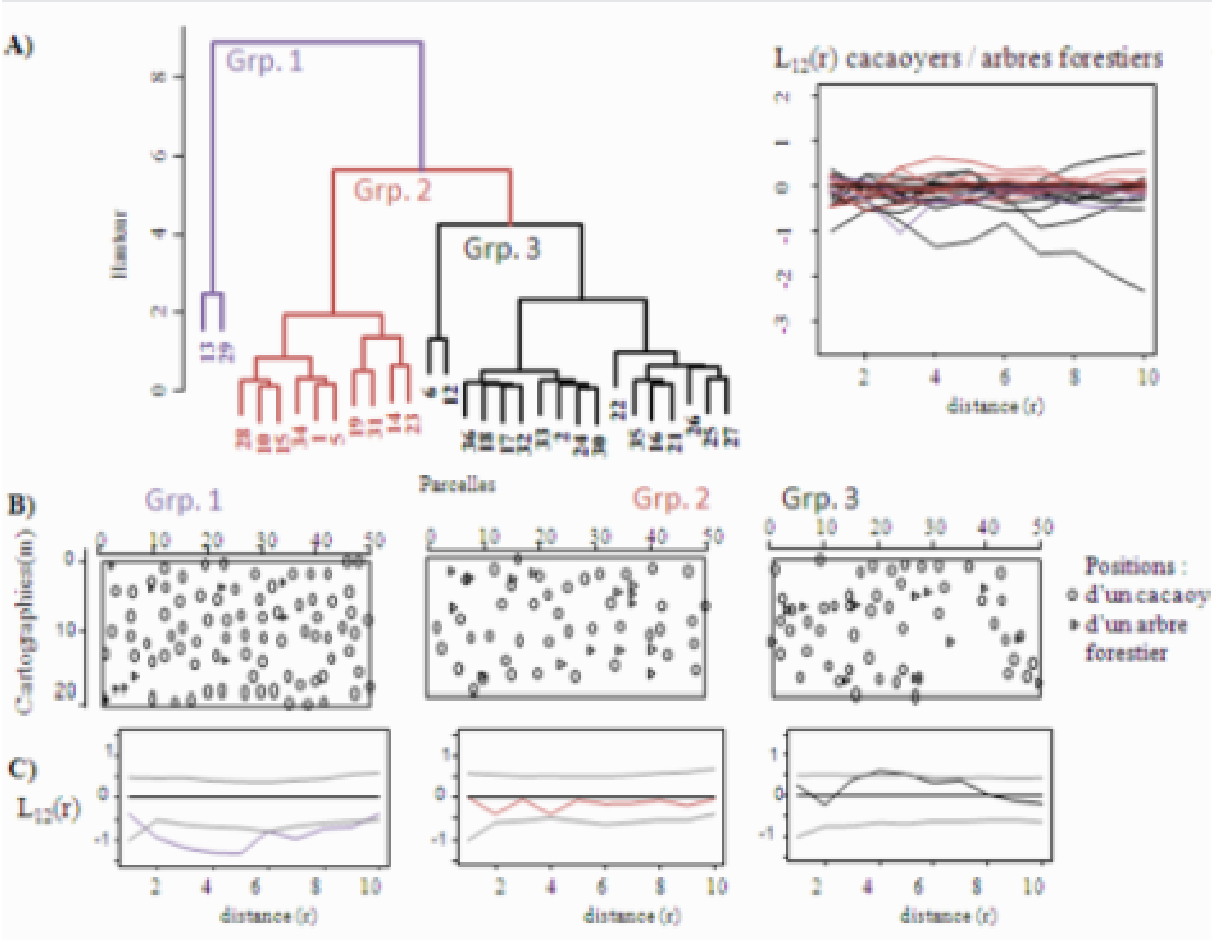


FIGURE 2 – Illustration de la typologie d'interaction spatiale entre cacaoyers et arbres forestiers du réseau de parcelles de la région de Talamanca au Costa Rica. A) Typologie de l'interaction spatiale horizontale entre cacaoyers et arbres forestiers et courbes de $L_{12}(r)$ entre cacaoyers et arbres forestiers de chaque parcelle du réseau, B) cartographies des cacaoyers et des arbres forestiers de trois parcelles appartenant à des groupes différents de la typologie d'interaction spatiale et C) courbes intertypes associées aux trois cartographies présentées avec l'enveloppe de confiance d'une structure aléatoire à 95% en gris.

C.2 Au Cameroun

La structure des cacaoyers est significativement régulière dans les 20 parcelles qui constituent le réseau de parcelles d'agroforêts du département de la Lékié. En effet, aux faibles distances on observe des valeurs de $L(r)$ significativement inférieures à 0 (Figure 3 C). Les valeurs de $L(r)$ présentent des pics négatifs pour la distance r de 1 m, ce qui indique que les cacaoyers sont régulièrement distribués à 1 m de distance les uns des autres au sein des parcelles étudiées (Figure 3 B). Aux grandes distances, la typologie permet de distinguer trois groupes de structures différentes (Figure 3 A). Dans le groupe 1, on observe une agrégation significative des cacaoyers aux grandes distances ce qui indiquent que les cacaoyers sont régulièrement distribués au sein d'agrégats. Cette structure est probablement liée à la mort de cacaoyers non remplacés qui laissent des vides et rompent la régularité aux grandes distances (Figure 3 B). Dans le groupe 2 puis dans le groupe 3 ces vides sont de moins en moins présents. Dans le groupe 3, la structure des cacaoyers est aléatoire aux grandes distances.

On observe une diversité d'interactions spatiales entre cacaoyers et arbres forestiers dans le réseau de parcelle du Cameroun. En effet, les valeurs de la fonction $L_{12}(r)$ varient de significativement inférieures à zéro ce qui indique une répulsion entre la position des cacaoyers et celle des arbres forestiers à significativement supérieures à zéro ce qui indique une attraction entre la position des cacaoyers et celle des arbres forestiers (Figure 4 B et C). Ainsi, la typologie permet de distinguer 3 groupes : le groupe 1 contient des parcelles dans lesquelles la position entre cacaoyers et arbres forestiers est du type répulsion, le groupe 2 contient des parcelles dans lesquelles la position entre cacaoyers et arbres forestiers est du type indépendant à tendance répulsive et le groupe 3 contient des parcelles dans lesquelles la position entre cacaoyers et arbres forestiers est du type indépendant à tendance attractive (Figure 4).

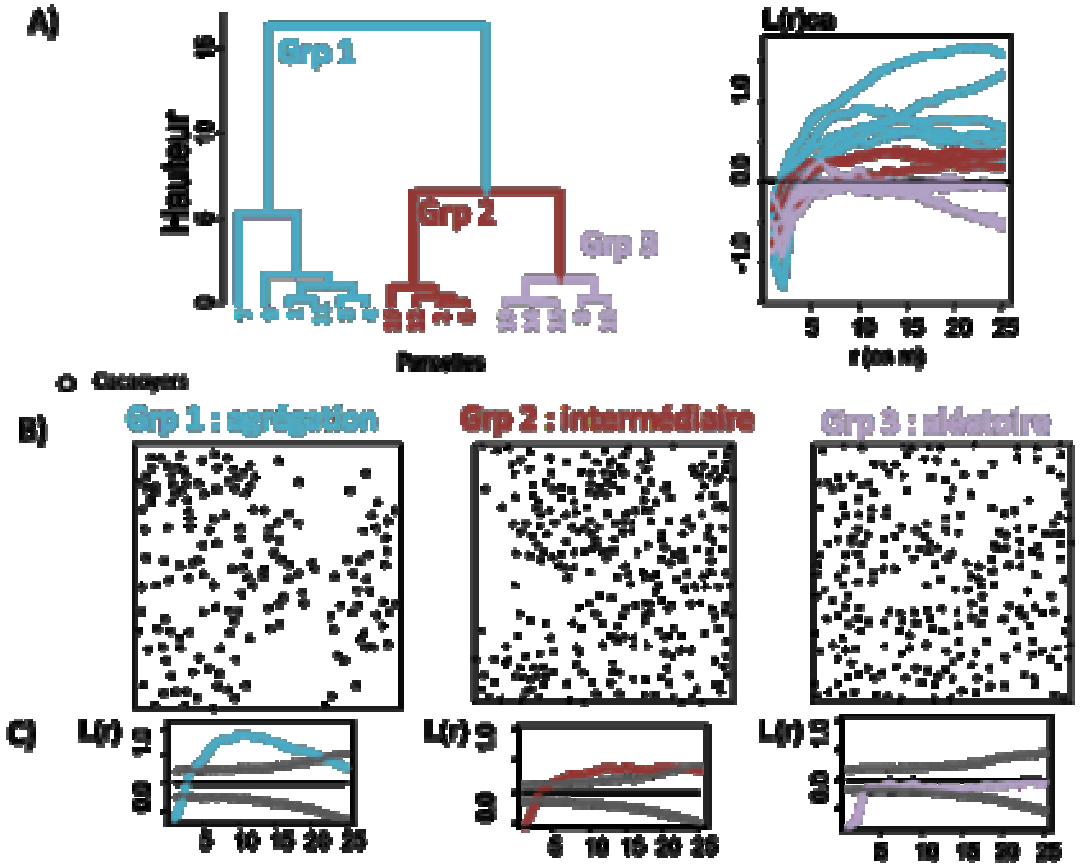


FIGURE 3 – Illustration de la typologie de structure horizontale des cacaoyers du réseau de parcelles du département de la Lékié au Cameroun. A) Typologie de structure horizontale et courbes de $L(r)$ des cacaoyers de chaque parcelle du réseau, B) cartographies des cacaoyers de trois parcelles appartenant à des groupes différents de la typologie de structure horizontale des cacaoyers et C) courbes de $L(r)$ associées aux trois cartographies avec l'enveloppe de confiance d'une structure aléatoire à 95% en gris.

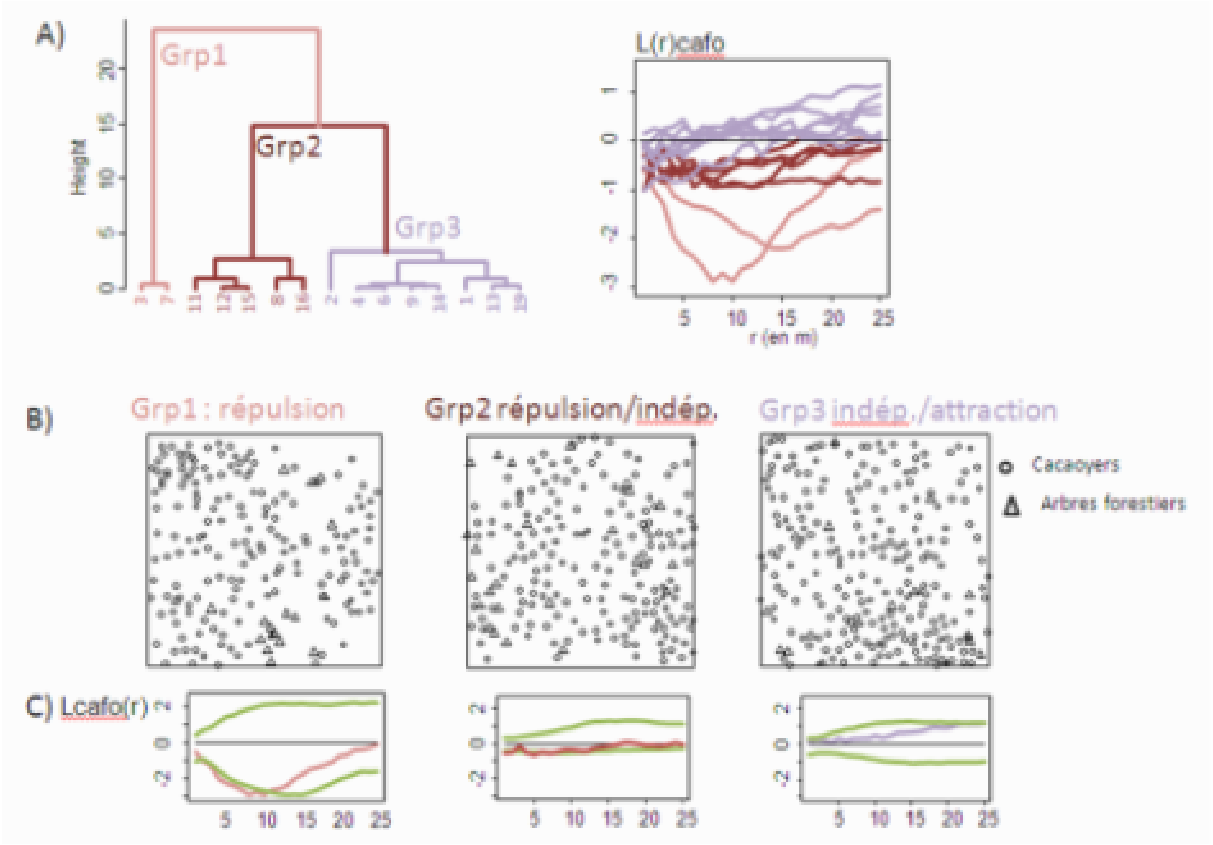


FIGURE 4 – Illustration de la typologie d'interaction spatiale entre cacaoyers et arbres forestiers du réseau de parcelles du département de la Lékié au Cameroun. A) Typologie de l'interaction spatiale horizontale entre cacaoyers et arbres forestiers et courbes de $L_{12}(r)$ entre cacaoyers et arbres forestiers de chaque parcelle du réseau, B) cartographies des cacaoyers et des arbres forestiers de trois parcelles appartenant à des groupes différents de la typologie d'interaction spatiale et C) courbes intertypes associée aux trois cartographies présentées avec l'enveloppe de confiance d'une structure aléatoire à 95% en vert.

D

Annexe

Article sur le lien entre la structure de la végétation des agroforêts à cacaoyers de la région de Talamanca au Costa Rica et l'intensité de la moniliose. Dans cette première version soumise à Ecology en janvier 2013, l'article discute (en plus des discussions du Chapitre IV qui est la version acceptée de l'article) des relations entre : i) structure spatiale horizontale des cacaoyers et l'intensité de la moniliose et ii) interaction spatiale entre cacaoyers et arbres forestiers et l'intensité de la moniliose.

Authors:

Gidoin Cynthia[1,2], Avelino Jacques[2,3,4], Deheuvels Olivier[3,5], Cilas Christian[2] and Ngo Bieng Marie Ange[5].

Title:

THE SPATIAL STRUCTURE OF CACAO AGROFORESTS AFFECTS FROSTY POD ROT INTENSITY IN THE TALAMANCA REGION, COSTA RICA.

[1]Supagro, UMR System, 2 Place Viala, Bât.27, 34060 Montpellier, France.

[2]CIRAD, UPR Bioagresseurs, F-34398 Montpellier, France.

[3]CATIE, 7170, Cartago, Turrialba, 30501. Costa Rica.

[4] IICA-PROMECAFE, AP. 55, 2200 Coronado, San José, Costa Rica.

[5]CIRAD, UMR System, 2 Place Viala, Bât.27, 34060 Montpellier, France.

Corresponding author and email address:

Gidoin Cynthia

gidoin@supagro.inra.fr

phone: +33 4.99.61.26.84

ABSTRACT

A long-standing hypothesis suggests that species diversity in plant communities can moderate the intensity of infectious diseases, mainly by reducing host-pathogen abundance. We postulate that plant diversity can affect disease intensity not only through variations in botanical composition but also through the wide range of spatial structures in a plant community. We worked on the cacao agroforests in the Talamanca region of Costa Rica and on Frosty Pod Rot (FPR) disease caused by Moniliophthora roreri. We identified and classified plant spatial structure (characterized by Ripley's function) and botanical composition variables that affected FPR intensity on a plot scale using a Multi-block Partial Least Squares regression. We found that the main factor decreasing FPR intensity in a cacao agroforest was the horizontal structure of the canopy trees. FPR intensity increased when the horizontal structure of the canopy trees progressed from regular to aggregated on a plot scale. Microclimatic heterogeneity arising from the aggregation of canopy trees might increase FPR intensity by satisfying several FPR microclimatic requirements conducive to the dissemination, germination and infection processes, at different places or times of day in the same plot. On the other hand, a decrease in host abundance did not affect FPR intensity. A decrease in host abundance was also correlated with a decrease in canopy tree abundance, which was linked to sunny microclimatic conditions that are known to increase the ability of FPR to spread. The increase in pathogen dispersal capacity might explain why the dilution effect was canceled out in our case study. We show that the spatial structure of complex agroforests can be a lever for the ecological intensification of these agroecosystems and for disease regulation services.

KEYWORDS:

Theobroma cacao; Moniliophthora roreri; plant spatial pattern; Ripley's function; Multi-block Partial Least Squares regression; dilution effect; microclimate alteration; disease intensity.

INTRODUCTION

A well-supported hypothesis in epidemiology is that greater plant species diversity decreases disease intensity, particularly for diseases caused by specialized plant pathogens (Garrett and Mundt 1999, Keesing et al. 2006, Keesing et al. 2010). The dilution effect is the main mechanism studied to explain this hypothesis (Ostfeld and Keesing 2000, Schmidt and Ostfeld 2001, Moore and Borer 2012). The dilution effect leads to a decrease in host abundance when species diversity increases, inducing a decrease in disease transmission and intensity (Knops et al. 1999, Mitchell et al. 2002). For generalist pathogens an amplification effect, due to the introduction of alternative hosts when diversity increases, may be added to the dilution effect arising from the dilution of the more competent host (Keesing et al. 2006, Haas et al. 2011). In multispecies communities, botanical composition is not the only factor that changes with an increase in plant diversity. A wide range of spatial structures is one of the main characteristics of multispecies agroecosystems (Malezieux et al. 2009). Plant spatial structure, with vertical and horizontal considerations, may also influence disease intensity, but this factor has received less attention in the literature (Malezieux 2012, Ratnadass et al. 2012). Consequently, our work set out to assess how the spatial structure of a plant community affects disease intensity in complex agroecosystems.

In agroforestry systems, the effect of introducing canopy trees on pest and disease intensities in the understory crop by modifying the microclimate has been well established (Schroth et al. 2000, Bedimo et al. 2012). Spatial patterns of microclimatic conditions are expected as a result of the horizontal spatial structure of the higher strata of agroforests (Martens et al. 2000, Schroth et al. 2000). The horizontal structure of associated plants is a characteristic of the complexity of agroforests, but little is yet known about the specific impact on pest or disease intensity (Malezieux et al. 2009). Moreover, disease transmission depends on the host density and horizontal structure (Price 1990, Brown and Bolker 2004). Host aggregation is generally

considered to increase disease transmission, but disease escape has also been reported under specific aggregate sizes of host plants (Watve and Jog 1997, Brown and Bolker 2004). We studied how the density, the horizontal structure and the spatial interaction of the main two strata (understory crop and canopy trees) of a complex agroforest affect disease intensity on a plot scale. We worked on the cacao agroforests of the Talamanca region in Costa Rica, because they offer a wide range of vegetation structures, both in botanical composition (Deheuvels et al. 2012) and spatial structure (Ngo Bieng et al. submitted). Cocoa production in this region is mainly affected by Frosty Pod Rot (FPR), caused by Moniliophthora roreri, a fungal pathogen specific to the Malvaceae family. Spores are wind-dispersed over distances ranging from dozens of meters to more than a kilometer (Green 1977, Leach et al. 2002). A low relative humidity is conducive to dispersal (Evans 1981, Phillips-Mora and Wilkinson 2007) while free water and a high relative humidity are propitious to the germination and infection processes (Thévenin and Trocmé 1996). Based on the contrasting microclimatic requirements of M. roreri to complete its cycle, we hypothesized that the horizontal structure of canopy trees would have an impact on FPR intensity on a plot scale. Moreover, we expected disease intensity to be influenced by spatial interactions between canopy trees and cacao trees, and by the horizontal structure of the cacao trees on a plot scale. Lastly, we discuss the impact of conventional structural characteristics, i.e. plant species diversity and host abundance, on disease intensity.

MATERIAL AND METHODS

In order to study the interaction between FPR intensity and vegetation structure, we characterized FPR intensity and the vegetation structure (i.e. the composition and the spatial structure of the vegetation with vertical and horizontal considerations) in a set of cacao agroforest plots.

Study site and plot sampling

The study took place in the Bribri Indigenous Reserve (9°00_–9°50_N, 82°35_–83°05_W) in the Talamanca region of Costa Rica. In this region, mean annual precipitation is 3,570 mm with two slight rainfall decreases in March-April and September-October. The Talamanca region is characterized by a mixture of primary and secondary forests and cropping systems. Cacao trees and Musaceae are the main crops. The studied agroforests were characterized by cacao trees and various other plants grown for their production (Musaceae, Palmaceae and fruit trees) or their shade (canopy trees).

We selected 29 cacao agroforests located between 50 and 100 m above sea level from a set previously described for their structural attributes (Deheuvels et al., 2012). In each of these cacao agroforests, data were recorded in a sampling unit of 1,000 m^2 (20 m x 50 m) (Deheuvels et al., 2012). We chose cacao agroforests that had at least 10 canopy trees in the sampling unit.

Frosty pod rot intensity index

The Frosty Pod Rot (FPR) intensity index can be defined as the percentage of infected pods weighted by time. It is based on a count of healthy and damaged pods over time according to their size: young pods <10cm in length or older pods >10 cm in length. Several FPR symptoms were considered: pod deformation, small water-soaked lesions, premature ripening, chocolate-colored spots, sporulating lesions, mummified pods. Counting was carried out four times a year in 2008-2009 and 2009-2010, between April and May (P1), July and August (P2), October and November (P3), and in January (P4).For each plot and category of pods, we defined the Attack Intensity (AI) as: $AI = \frac{DiseaseArea \cdot 100}{TotalArea}$,where TotalArea is the area under the total number of pods curve from P1 to P4 and DiseaseArea the area under the number of diseased pods curve over the same period. AI was calculated separately for young pods (AIy) and old pods (AIo).

Spatial structure and composition of agroforests

In each plot, we recorded the x,y coordinates and the species (or family) of each plant 2.5 m tall or over (associated plants and cacao trees). Given the substantial plant species diversity, with 68 species identified, we classed the plants in five categories mainly based on their height. From the top to the bottom we observed: (i) canopy trees that formed a stratum about 35 m in height (e.g. Cordia alliodora), (ii) fruit trees which occupied an intermediate stratum about 10 m in height (e.g. Citrus spp.), (iii) Musa spp. and (iv) Areca spp. belonging to a low stratum approximately 6 m in height and (v) cacao trees making up the lowest stratum, approximately 4m in height. We described the vegetation structure of these agroforests, with four "blocks" of variables related to the spatial structure of plants and two "blocks" of variables related to their botanical composition. The spatial structure was described by: (i) the horizontal structure of the canopy trees (X_1),(ii) the horizontal structure of the cacao trees (X_2), (iii) the spatial interaction between cacao and canopy trees (X_3) and (iv) the density of the five plant categories (X_4).The variables of blocks X_1, X_2, X_3 are the results of Ripley and intertype functions. Ripley's function L(r) was used to characterize the univariate pattern of canopy and cacao trees, which can be clustered, random or regular (Ripley 1977). The $L_{12}(r)$ function was used to describe the spatial interaction between two types of points (bivariate point pattern): cacao (type 1) and canopy trees (type 2), which can exhibit attraction, independence or repulsion (Lotwick and Silverman 1982). The interpretation of these functions has to be restricted to the r distance lower than a quarter of the width of the sampling unit (Goreaud 2000). Therefore, in our study, we stopped the calculation of L(r) and $L_{12}(r)$ for r equal to 4 m (a sample unit measured 20 m x 50 m). We calculated the edge effect by the isotropic edge correction proposed by Ripley (1977). The variables of block X_4 representing the density of each plant category were calculated as the number of individuals per sample unit, expressed on the hectare scale. As explained before, the botanical composition was described by two blocks of variables: (i) relative abundances of the five plant categories (X_5) and (ii) diversity indices (X_6).

Relative abundances were computed for canopy trees, fruit trees, Musa spp. and Areca spp. with respect to the total abundance of associated plants in each plot. We calculated the abundance of cacao trees with respect to all the vegetation. The variables of block X_6 related to diversity indices represented the species richness of the vegetation (i.e. the number of plant species per plot) and the Shannon index calculated on the associated plants.

Multiblock partial least squares regression

To identify the blocks of variables influencing the disease, and within those blocks the variables most related to the disease, we used the Multi Block Partial Least Squares (MBPLS) regression method (Tenenhaus 1998, Westerhuis et al. 1998). With MBPLS regression we explored the links between the six X blocks of explanatory variables and one block of dependent variables Y composed with the FPR intensity indices on small (young) pods (AIy) and large (older) pods (AIo). FPR intensity variables were log transformed (base e) in order to respect the normal distribution. We used the Pearson test to study the correlations between Y variables. AIy and Aio were highly correlated to each other (r^2= 0.56, p-value < 0.0001) and could therefore be explained in the same block within a common model. We used the interpretation tools proposed by Bougeard (2011) and the R code that author provided (with R-2.13.0 software). In order to sort the explanatory blocks by order of priority, we used the block importance index (BlockImp). A block X_k is considered to be significantly associated with the dataset Y to be explained if the 95% tolerance interval associated with the BlockImp value does not contain the threshold value 1/K (K being the number of blocks).To sort the X explanatory variables by order of importance regarding the whole Y prediction we used the variable importance index (VarImp). An explanatory variable is considered to be significantly associated with the overall outcome Y, when the 95% tolerance interval associated with the VarImp value does not contain the threshold value 1/X (X being the number of explanatory variables). Correlations between each Y variable and each X variable were also

studied with the Spearman test. Lastly, the optimal MBPLS model was determined by calculating the cross-validation criterion: $Q^2_{(h)} = 1 - \frac{PRESS(h)}{RSS(h-1)}$ where PRESS(h) is the PRediction Error Sum of Squares for Y in the model with 1 -> h components and RSS(h-1) is the Residual Sum of Squares calculated for the model with 0 ->h-1 components(Tenenhaus 1998). A component h was kept in the optimal model when considered significant ($Q^2_{(h)} > 0.0975$).

RESULTS

Our results showed that the optimal MBPLS model was able to explain FPR intensity significantly through the vegetation structure variables. Indeed, this model involving h=1 component ($Q^2_{(h=1)} = 0.4844$, i.e. above the threshold of 0.0975) explained 71.9% of the variation in the FPR intensity block, Y (Table 1).

The variation in FPR intensity in the study plot was mainly and significantly explained by the horizontal structure of the canopy trees (block X_1). Indeed, block X_1 explained 46.7% of the variation in the FPR intensity block explained by the model (Table 1), with a tolerance interval $[17.3\%; 76.2\%]_{95\%}$ (the threshold value being 16.7). FPR intensity on a plot scale increased as the spatial pattern of the canopy trees progressed from regular to aggregated. Indeed, all the regression coefficients between L(r) of the canopy trees and the FPR intensity indices on young and older pods were positive (Table 2). The L(4) of the canopy trees was the only explanatory variable significantly associated with the FPR intensity block (Y) ($VarImpL(4)_{(h=1)} = 21.3\%$ $[6.2\%; 36.4\%]_{95\%,}$ the threshold value being 4.2%). The L(4) of the canopy trees varied between significant regularity for one plot, a random pattern for 25 plots and significant aggregation for three plots. Moreover, the L(2)ca values were significantly correlated with the FPR intensity on young pods (Table 2. p-value<0.05, Spearman test).

Block X_3 representing the spatial interaction between canopy trees and cacao trees was the second most important block in the explanation of FPR intensity with a $BlockImpX_{3(h=1)}$=26.8% (not significant with a tolerance interval of $[6.1\%; 47.5\%]_{95\%}$). FPR intensity tended to increase on a plot scale when the spatial interaction between the canopy and cacao trees progressed from attraction, to independent, to repulsion. Indeed, all the regression coefficients between L_{12}(r)ca-co and the FPR intensities on young and older pods were negative (Table 2). No spatial interaction variables were significantly associated with the FPR intensity block (Y) but Lca-co(1) was significantly correlated with the FPR intensity on old pods (Table 2. p-value<0.05, Spearman test). Neither the horizontal structure of the cacao trees (X_2), the density (X_4), the abundances (X_5) nor the diversity indices (X_6) had a significant impact on the FPR intensity in our study.

DISCUSSION

Our study showed that the spatial structure of cacao agroforests affects the intensity of Frosty Pod Rot (FPR) disease. The main factor decreasing FPR intensity in cacao agroforests is the horizontal structure of the canopy trees. And, the variation in host abundance whereby the plant diversity generally affects disease intensity does not affect the FPR intensity.

The horizontal structure of canopy trees affects FPR intensity

FPR intensity increased when the horizontal structure of the canopy trees progressed from regular to aggregated on a plot scale. This finding is in accordance with the biology of the pathogen, Moniliophthora roreri. Indeed, M.roreri needs contrasting microclimatic conditions. Spore dispersal is facilitated by a low relative humidity and substantial air movement, conditions prevailing with no shade, while the germination and infection processes are facilitated by free water and a high relative humidity, conditions prevailing under shade (Evans 1981, Thévenin and Trocmé 1996, Beer et al. 1997). Consequently, it is generally advisable to provide moderate and uniform shade to control FPR development (Mossu 1990, Schroth et al. 2000). Uniform shade

cover can be potentially found under various canopy tree spatial patterns. However, this condition ought to be more frequent when the spatial structure of the canopy trees is regular. Indeed, canopy tree aggregation is known to introduce microclimatic heterogeneity. Martens et al. (2000), for instance, demonstrated that the variance of understory light was dependent on the spatial pattern of trees, with an increase in understory light variance when the spatial pattern of canopy trees progressed from regular to aggregated. These observations back up our results, whereby microclimatic heterogeneity arising from the aggregation of canopy trees could increase FPR intensity by satisfying several FPR microclimatic requirements conducive to the dissemination and germination, at different places or times in the same plot. This interpretation was validated with Bribri cacao experts during a group discussion on the relationships between the spatial pattern of cacao agroforests and FPR. Based on previous observations, we might expect similar results for the impact of canopy tree spatial structure on biodiversity in general (Bartels and Chen 2010) and on other cacao tree pests and diseases particularly. Indeed, Phytophthora pod rot disease has a lower level of disease incidence in cacao plantations with very tall and spaced shade trees, compared to plots with short shade trees and dense canopies (Akrofi et al. 2003). Likewise, the pest Sahlbergella singularis is localized in sunny areas of cacao agroforests in Cameroon, where there are gaps in the shade tree canopy (Babin et al. 2010). We also assume that similar results might be expected in other agroecosystems, such as in coffee plantations where leaf rust caused by Hemileia vastatrix is less severe with moderate shade (Avelino et al. 2004).

The potential impact of the host tree's neighborhood in FPR intensity.

We expected disease intensity to be influenced by the interspecific or intraspecific neighborhoods of the cacao trees respectively, described by the spatial interaction between canopy trees and cacao trees and the horizontal structure of the cacao trees on a plot scale. The presence of canopy trees in the neighborhood of a cacao tree can affect the microclimate around it, which can have several

impacts on FPR development. Moreover, the impact of resource competition between cacao and canopy trees can impact on the vegetative development of the cacao tree, such as the fruit load, which is the disease resource. Our study showed that the tendency towards a spatial attraction between cacao and canopy trees decreases FPR intensity on a plot scale. The prospect of this result is an understanding of the mechanisms that explain that reduction. An experiment on how shade affects FPR development under standardized fruit load conditions would help to clarify the involvement of these two mechanisms (Lopez-Bravo et al. 2012).

On the other hand, the host (cacao tree) horizontal structure depends on the distance between hosts, which affects disease transmission. We did not observe any effect of the horizontal structure of the cacao trees on FPR intensity. In our sample, only one plot did not display a significant regular distribution of cacao trees. Apart from that exception, the cacao trees were spaced 2 to 3 m apart in all the plots. We imagine that the gradient of the horizontal structure of the cacao trees was not sufficient to test the effect of those structures on FPR disease. Further investigations, probably on a larger spatial scale, are necessary to understand the potential impact of cacao tree structure on FPR intensity.

Neither species diversity nor host-pathogen abundance affect FPR intensity

The species richness of the vegetation was significantly and negatively correlated to the cacao tree abundance. A reduction in host density or abundance is often the most important mechanism whereby plant diversity reduces disease severity, particularly for host-specific fungal diseases in agroecosystems (Knops et al. 1999, Mitchell et al. 2002). Based on the specialization of the host-pathogen relationship, the short pathogen generation time and the relatively high dispersal capacity of the pathogen, we might expect a reduction in disease intensity caused by a decrease in susceptible host abundance (Garrett and Mundt 1999). However, in our case study, host abundance was not correlated with FPR intensity, but it was correlated with canopy tree abundance

(Spearman test, p-value<0.05). Indeed, we observed a gradient from a system with 1) low cacao and canopy tree abundance but high species richness, which are systems where shading is probably low, to systems with 2) high cacao and canopy tree abundance but low species richness (the majority of the canopy trees were Cordia alliodora) where shading was probably substantial. Besides, the dispersal capacity of M. roreri spores increased as shade decreased. Consequently, in systems with a low host abundance the decrease in disease intensity expected by the dilution effect is canceled out by an increase in pathogen dispersal capacity due to a decrease in canopy tree abundance and the associated low-shade environment. We showed that not only the characteristics of the host-pathogen system, but also variations in those characteristics depending on the environment need to be take into account when predicting the magnitude of a diversity effect on disease intensity (Garrett and Mundt 1999).

A plant spatial structure to meet the challenge of integrated disease management.

Intensive agricultural systems are often based on the monoculture model where crop diversity is reduced to one or very few species, and the planting layout is uniform and symmetrical (Malezieux et al. 2009). However, a loss of local diversity is known to increase pest and disease intensity in a crop. Studies have generally focused on pest or disease levels between monospecific and multispecies cropping systems. Consequently, they can't identify the structural characteristics of the mixture whereby the plant diversity affect pest or disease. Studies comparing disease intensities between different stand structures in multispecies cropping systems are rare. In our study, the plant spatial structure characteristics are the most important variables in the explanation of the FPR intensity. This result showed that the plant spatial structure of agroecosystems could be an aspect to be considered in integrated disease management. This topic is an essential step in designing innovative multispecies systems.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Bribri indigenous communities for their welcome and Ignacio Rodriguez Arias for data gathering and his help. We thank the Mesoamerican Scientific Partnership Platform on Agroforestry Systems with Perennial Crops for funding. We should also like to thank Laurence Dedieu and Peter Biggins for reviewing the manuscript and Stephanie Bougeard for her help in using the R package.

LITERATURE CITED

Akrofi, A. Y., A. A. Appiah, and I. Y. Opoku. 2003. Management of Phytophthora pod rot disease on cocoa farms in Ghana. Crop Protection 22:469-477.

Avelino, J., L. Willocquet, and S. Savary. 2004. Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics. Plant Pathology 53:541-547.

Babin, R., G. M. T. Hoopen, C. Cilas, F. Enjalric, Yede, P. Gendre, and J. P. Lumaret. 2010. Impact of shade on the spatial distribution of Sahlbergella singularis in traditional cocoa agroforests. Agricultural and Forest Entomology 12:69-79.

Bartels, S. F. and H. Y. H. Chen. 2010. Is understory plant species diversity driven by resource quantity or resource heterogeneity? Ecology 91:1931-1938.

Bedimo, J. A. M., B. P. Dufour, C. Cilas, and J. Avelino. 2012. Effects of shade trees on Coffea Arabica pests and diseases. Cahiers Agricultures 21:89-97.

Beer, J., R. Muschler, D. Kass, and E. Somarriba. 1997. Shade management in coffee and cacao plantations. Agroforestry Systems 38:139-164.

Bougeard, S., E. Qannari, and N. Rose. 2011. Multiblock Redundancy Analysis: interpretation tools and application in epidemiology. Journal of Chemometrics 25:467-475.

Brown, D. H. and B. M. Bolker. 2004. The effects of disease dispersal and host clustering on the epidemic threshold in plants. Bulletin of Mathematical Biology 66:341-371.

Deheuvels, O., J. Avelino, E. Somarriba, and E. Malezieux. 2012. Vegetation structure and productivity in cocoa-based agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. Agriculture Ecosystems & Environment 149:181-188.

Evans, H. C. 1981. Pod rot of cocoa caused by Moniliophthora roreri. Phytopathological papers:1-44.

Garrett, K. A. and C. C. Mundt. 1999. Epidemiology in mixed host populations. Phytopathology 89:984-990.

Goreaud, F. 2000. Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et à la modélisation des peuplements complexes. Thèse de doctorat en Sciences forestières. ENGREF. 362p.

Green, M. J. 1977. Estudios sobre Monilia roreri adelantados en Caldas-Colombia. El Cacaotero Colombiano 2.

Haas, S. E., M. B. Hooten, D. M. Rizzo, and R. K. Meentemeyer. 2011. Forest species diversity reduces disease risk in a generalist plant pathogen invasion. Ecology Letters 14:1108-1116.

Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich, and R. S. Ostfeld. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. Nature 468:647-652.

Keesing, F., R. D. Holt, and R. S. Ostfeld. 2006. Effects of species diversity on disease risk. Ecology Letters 9:485-498.

Knops, J. M. H., D. Tilman, N. M. Haddad, S. Naeem, C. E. Mitchell, J. Haarstad, M. E. Ritchie, K. M. Howe, P. B. Reich, E. Siemann, and J. Groth. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. Ecology Letters 2:286-293.

Leach, A. W., J. D. Mumford, and U. Krauss. 2002. Modelling Moniliophthora roreri in Costa Rica. Crop Protection 21:317-326.

Lopez-Bravo, D. F., E. D. Virginio, and J. Avelino. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. Crop Protection 38:21-29.

Lotwick, H. W. and B. W. Silverman. 1982. Methods for Analyzing Spatial Processes of Several Types of Points. Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological 44:406-413.

Malezieux, E. 2012. Designing cropping systems from nature. Agronomy for Sustainable Development 32:15-29.

Malezieux, E., Y. Crozat, C. Dupraz, M. Laurans, D. Makowski, H. Ozier-Lafontaine, B. Rapidel, S. de Tourdonnet, and M. Valantin-Morison. 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. Agronomy for Sustainable Development 29:43-62.

Martens, S. N., D. D. Breshears, and C. W. Meyer. 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland/forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. Ecological Modelling 126:79-93.

Mitchell, C. E., D. Tilman, and J. V. Groth. 2002. Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. Ecology 83:1713-1726.

Moore, S. M. and E. T. Borer. 2012. The influence of host diversity and composition on epidemiological patterns at multiple spatial scales. Ecology 93:1095-1105.

Mossu, G. 1990. Le cacaoyer, Paris.

Ngo Bieng, M.A., C. Gidoin, J. Avelino, C. Cilas, O. Deheuvels, and J. Wery. Submitted. Tree diversity and cacao yield in tropical agroforests depend on spatial structure of shade trees. Basic and Applied Ecology.

Ostfeld, R. S. and F. Keesing. 2000. Biodiversity and disease risk: The case of lyme disease. Conservation Biology 14:722-728.

Phillips-Mora, W. and M. J. Wilkinson. 2007. Frosty pod of cacao: A disease with a limited geographic range but unlimited potential for damage. Phytopathology 97:1644-1647.

Price, P. W. 1990. Host populations as ressourcesdefining parasite community organization. Esch, G.W., Bush, A.O., Aho, J.M., London, England.

Ratnadass, A., P. Fernandes, J. Avelino, and R. Habib. 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. Agronomy for Sustainable Development 32:273-303.

Ripley, B. D. 1977. Modeling Spatial Patterns. Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological 39:172-212.

Schmidt, K. A. and R. S. Ostfeld. 2001. Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. Ecology 82:609-619.

Schroth, G., U. Krauss, L. Gasparotto, J. A. D. Aguilar, and K. Vohland. 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. Agroforestry Systems 50:199-241.

Tenenhaus, M. 1998. La régression PLS théorie et pratique, Paris.

Thévenin, J. M. and O. Trocmé. 1996. Moniliophtora pod rot of cocoa. Plantations, Recherche, Développement 3:397-406.

Watve, M. G. and M. M. Jog. 1997. Epidemic diseases and host clustering: An optimum cluster size ensures maximum survival. Journal of Theoretical Biology 184:165-169.

Westerhuis, J. A., T. Kourti, and J. F. MacGregor. 1998. Analysis of multiblock and hierarchical PCA and PLS models. Journal of Chemometrics 12:301-321.

TABLES

TABLE1. Description of the dataset, dataset variances explained (Var.exp) by the model, and the importance of the X blocks (BlockImp) in FPR intensity prediction expressed as percentages. Each result was calculated for the optimal MBPLS model involving (h=1) component.

Blocks in MBPLS model	Variables	Code	% Var.exp	% BlockImp
Y: FPR intensity	AI on young pods	AIy	71.9	
	AI on elder pods	AIo		
X_1: Horizontal structure of canopy trees	L(r*) canopy	L(r)ca	87.9	46.7
X_2: Horizontal structure of cacao trees	L(r*) cacao	L(r)co	16.5	9.5
X_3: Cacao-canopy spatial interaction	L_{12}(r*) canopy-cacao	L(r)ca-co	75	26.8
X_4: Densities	D. of cacao trees	D.co	54.6	9.4
	D. of canopy trees	D.ca		
	D. of fruit trees	D.fr		
	D. of Musaceae	D.mu		
	D. of Arecaceae	D.ar		
X_5: Abundances (Ab.)	Ab. of cacao trees	Ab.co	54.6	4.3
	Ab. of canopy trees	Ab.ca		
	Ab. of fruit trees	Ab.fr		
	Ab. of Musaceae	Ab.mu		
	Ab. of Arecaceae	Ab.ar		
X_6: Diversity	Species Richness	S.Rich	12.3	3.3
	Shannon index	Shann.I		

* r from 1 to 4m

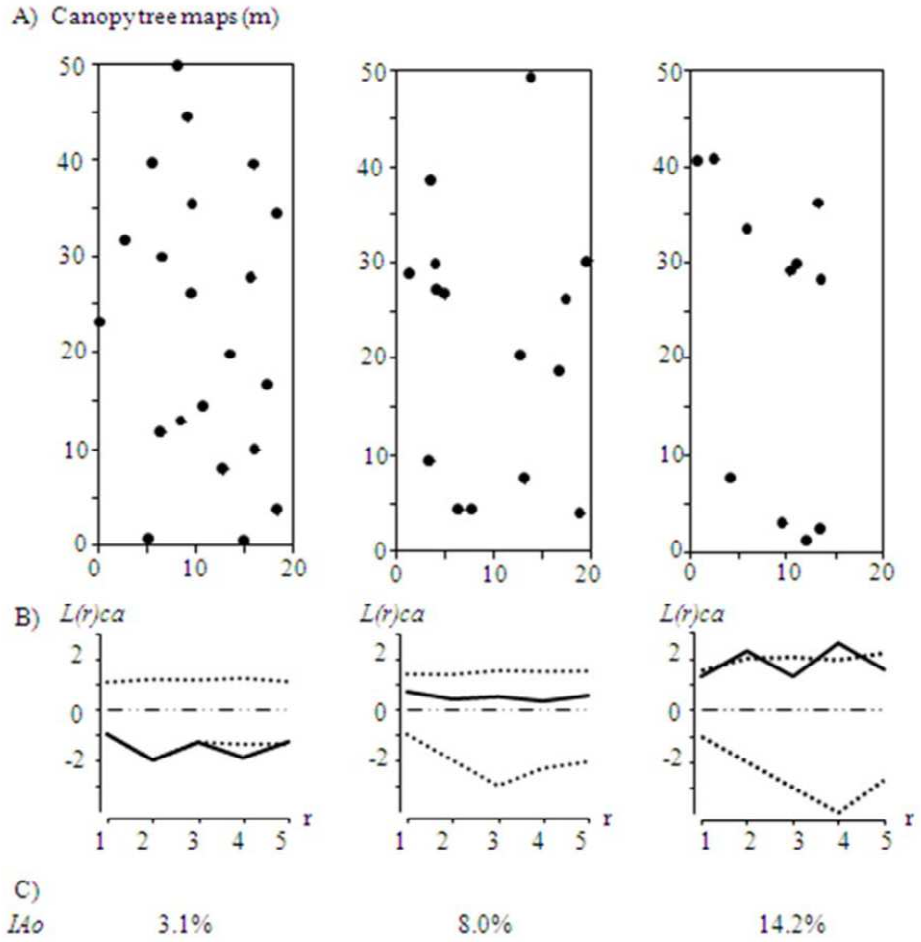
TABLE 2. Contribution of the explanatory variables to the FPR intensity prediction by regression coefficients and mean of Variable Importance (VarImp) of the explanatory variables in the FPR intensity prediction, expressed as a percentage. All these indices are given for the optimal MBPLS model involving (h=1) component.

Variables	Data range	Mean ± se	Optimal MBPLS model results		
AIy	3.9 to 19.4	10.4 ± 6.6	Regression coefficients		%VarImp
AIo	2.8 to 24.6	12.1± 4.5	Ln(AIy)	Ln(AIo)	
X_1: Horizontal structure of canopy trees					
L(1)ca	-1.0 to 1.3	-0.1 ± 0.9	0.3	0.3	17.0
L(2)ca	-2.0 to 2.3	-0.1 ± 1.1	0.4*	0.3	24.0
L(3)ca	-3.0 to 3.0	-0.1 ± 1.4	0.2	0.2	8.0
L(4)ca	-1.9 to 4.3	0.1 ± 1.2	0.3	0.3*	21.3
X_2: Horizontal structure of cacao trees					
L(1)co	-1.0 to 0.9	-0.7 ± 0.4	0.1	0.1	0.3
L(2)co	-2.0 to -0.1	-1.3 ± 0.5	0.1	0.1	0.3
L(3)co	-3.0 to -0.3	-1.2 ± 0.6	-0.1	-0.1	0.5
L(4)co	-1.8 to 0.1	-0.6 ± 0.5	-0.2	-0.2	1.9
X_3: Canopy-cacao tree spatial interaction					
L(1)ca-co	-1.0 to 0.4	-0.2 ± 0.4	-0.3	-0.3*	9.3
L(2) ca-co	-1.0 to 0.3	-0.2 ± 0.3	-0.1	-0.1	0.9
L(3) ca-co	-1.2 to 0.4	-0.2 ± 0.4	-0.3	-0.3	7.2
L(4) ca-co	-1.3 to 0.6	-0.2 ± 0.4	-0.2	-0.2	5.7
X_4: Densities					
D.co	230 to 1050	578.3± 18.6	-0.1	-0.1	0.2
D.ca	100 to 470	190.7± 93.0	0.0	0.0	0.0
D.fr	0 to 170	63.1± 45.0	-0.2	-0.2	2.0
D.mu	0 to 780	121.7± 174.0	0.0	0.0	0.1
D.ar	0 to 1030	86.9± 193.7	0.1	0.1	0.5
X_5: Abundances					
Ab.co	22.8 to 83.2	57.3± 16.6	-0.1	-0.1	0.1
Ab.ca	14.2 to 90.0	48.3± 22.3	-0.1	-0.1	0.1
Ab.fr	0 to 54.5	17.1± 13.5	-0.1	-0.1	0.1
Ab.mu	0 to 73.6	20.3 ± 22.4	0.0	0.0	0.0
Ab.ar	0 to 78.2	14.1± 17.6	0.1	0.1	0.3
X_6: Diversity					
SRich	5 to 21	11.4 ± 4	-0.1	-0.1	0.1
Shann.I	0.8 to 2.5	1.8 ± 0.4	-0.1	-0.1	0.2

Note: The significant variable is in bold. * p-value<0.05 (Spearman test between AI and X variables).

FIGURE LEGEND

FIG. 1.Three examples of sample units differing in canopy tree horizontal structure and the associated FPR attack intensity indices. A) The canopy tree maps; B) The L(r) function associated with the canopy tree maps (continuous lines) and the confidence envelope at α= 0.05 (dotted lines); C) the FPR attack intensity indices on the old pods of the sample units.



Résumé

Une voie agroécologique pour améliorer la fourniture des services écosystémiques dans les agroécosystèmes est d'associer plusieurs espèces végétales au sein d'une même parcelle. Dans ce contexte, les agroforêts tropicales, caractérisées par une forte diversité végétale, sont un modèle d'étude d'intérêt croissant.

Dans ce travail qui porte sur le service de régulation des bioagresseurs, notre hypothèse est que la structure des agroforêts influence la régulation naturelle des bioagresseurs de la culture principale. La composition en plante hôte de l'agroforêt est susceptible d'influencer les bioagresseurs *via* les variations de la ressource. La structure spatiale de la végétation est susceptible d'influencer les bioagresseurs *via* les variations des conditions microclimatiques. Enfin, les variations de la ressource et du microclimat ne sont pas des mécanismes indépendants puisqu'un microclimat favorable à la croissance de la plante hôte du bioagresseur peut augmenter la quantité des tissus sensibles et donc la ressource pour ce bioagresseur. Pourtant, l'importance relative de l'effet de la composition et de la structure spatiale de la végétation des agroforêts sur l'intensité d'attaque des bioagresseurs a rarement été étudiée.

Les objectifs de ce travail de thèse sont (1) de caractériser la composition et la structure spatiale des peuplements végétaux d'agroforêts à cacaoyers et (2) de quantifier leurs interactions avec l'intensité d'attaque de biogresseurs du cacaoyer. Ce travail est appliqué à trois bioagresseurs du cacaoyer : au Costa Rica, la moniliose sur un réseau de parcelles installé dans la région de Talamanca ; au Cameroun, la pourriture brune des cabosses et les mirides sur un réseau de parcelles installé dans la région Centre.

Premièrement, nous avons caractérisé la composition et la structure spatiale de la végétation des agroforêts à cacaoyers du Costa Rica et du Cameroun. Au Costa Rica, nous avons identifié une diversité de structure spatiale des arbres forestiers entre parcelles, allant de l'agrégation à la régularité ce qui semble indiquer un gradient croissant de gestion entre ces parcelles. Au Cameroun, nous avons également observé une diversité de structure spatiale entre peuplement d'une même parcelle. En effet, les arbres forestiers sont aléatoirement distribués ou agrégés alors que les arbres fruitiers sont aléatoirement ou régulièrement distribués à l'échelle de la parcelle ce qui semble indiquer une différence d'intensité de gestion entre ces deux peuplements.

Deuxièmement, nous avons hiérarchisé les caractéristiques de composition en hôte, de quantité de tissus sensibles et de structure spatiale de la végétation des agroforêts qui influencent l'intensité (i) de la moniliose (ii) de la pourriture brune et (iii) des mirides. L'intensité de la moniliose et la densité en mirides diminuent lorsque les quantités de tissus sensibles diminuent et lorsque les arbres forestiers sont aléatoirement ou régulièrement distribués plutôt qu'agrégés ou en faible densité à l'échelle de la parcelle. D'autre part, l'intensité de la moniliose diminue lorsque la densité en cacaoyers augmente et l'intensité de la pourriture brune diminue lorsque l'abondance en cacaoyers augmente, ces résultats étant contraires aux hypothèses de diminution et de dilution de la ressource. Globalement, nos résultats indiquent donc que les variations de la ressource liées aux variations de la composition en hôte ne sont pas le principal effet qui explique la présence des bioagresseurs dans les agroforêts complexes. La structure spatiale des arbres d'ombrage, encore jamais décrite à notre niveau de précision, joue un rôle déterminant et son optimisation pourrait être un moyen de lutte agroécologique contre la moniliose et les mirides du cacaoyer.

Dans le cadre de l'agroécologie, ce travail nous a permis d'améliorer notre compréhension des mécanismes écologiques impliqués dans la régulation des bioagresseurs du cacaoyer à l'échelle de la parcelle et ouvre des perspectives pour leur gestion agroécologique.