

Sommaire

Introduction.....	1
SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	3
1. La Martinique	3
1.1. Situation géographique et climat.....	3
1.2. Les secteurs de l'agriculture et de l'agroalimentaire.....	3
2. La banane à la Martinique	3
2.1. La banane, première activité agricole, et premier produit d'exportation	4
2.2. Cycle cultural du bananier.....	4
2.3. Principaux ravageurs et maladies du bananier	4
2.4. Gestion des adventices	5
3. Les plantes de couverture.....	5
4. La macrofaune du sol	6
5. Etude des réseaux trophiques par analyses isotopiques	8
5.1. Généralités concernant les isotopes.....	8
5.2. Signature isotopique des végétaux	9
5.3. Transmission des isotopes dans les réseaux trophiques	9
MATERIEL ET METHODES	11
1. Site d'expérimentation et dispositif expérimental.....	11
2. Echantillonnage	11
2.1. Echantillonnage de la faune	11
2.2. Echantillonnage de la végétation, de la litière et du sol	12
2.3. Détermination des échantillons	13
2.4. Préparation des échantillons pour les analyses isotopiques	13
3. Analyse des données	14
3.1. Analyse statistique.....	14
3.2. Analyse de la niche trophique de la communauté.....	15
RESULTATS.....	17
1. Espèces piégées et abondance	17
2. Isotopes stables.....	20
2.1. Taux en isotopes stables des ressources potentielles	20
2.2. Taux en isotopes stables des différents taxa.....	21
3. Etude de la niche trophique de la communauté.....	26
4. Niveaux trophiques des taxa	27
DISCUSSION	29
1. Caractérisation des réseaux trophiques en bananeraies.....	29
2. Effet de l'enherbement	30
3. Contrôle des bioagresseurs.....	31
4. Limites de l'étude.....	32
5. Perspectives et améliorations	33
Conclusion	34
Références bibliographiques	35
Annexes	39

Liste des figures

Figure 1 : Effets possibles de l'ajout d'une plante de couverture sur la structure du réseau trophique et la régulation potentielle des bioagresseurs.....	2
Figure 2 : Schéma synthétique d'un réseau trophique type	8
Figure 3 : Détermination du niveau trophique	10
Figure 4 : Dispositif expérimental sur une parcelle élémentaire.....	12
Figure 5 : Abondance moyenne des différents taxa les moins piégés par traitement (\pm erreur standard)	19
Figure 6 : Abondance moyenne des différents taxa les plus piégés par traitement (\pm erreur standard)	19
Figure 7 : Valeurs moyennes (\pm erreur standard) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des prélèvements de sol et prélèvements végétaux	20
Figure 8 : Valeurs moyennes (\pm erreur standard) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des organismes collectés....	21
Figure 9 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des régimes alimentaires en fonction du traitement	23
Figure 10 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des taxa en fonction du traitement.....	23
Figure 11 : Vecteurs des changements de direction des taxa entre le traitement sol nu et le traitement enherbé	25
Figure 12 : Vecteurs des changements de direction des taxa entre le traitement sol nu et le traitement enherbé	25
Figure 13 : TA de la communauté.....	26
Figure 14 : Effets de l'ajout d'une plante de couverture sur la structure du réseau trophique et régulation potentielle des bioagresseurs.....	34

Liste des tableaux

Tableau 1 : Evaluation de la répétabilité des mesures isotopiques pour quatre types d'échantillons	14
Tableau 2 : Taxa collectés	18
Tableau 3 : Analyse des effets du taxon et du traitement (enherbement ou sol nu) sur l'abondance (nombre d'individus piégés)	20
Tableau 4 : Analyse de la variance des effets du régime alimentaire, du taxon et du traitement, sur le $\delta^{13}\text{C}$	22
Tableau 5 : Analyse de la variance des effets du régime alimentaire, du taxon et du traitement, sur le $\delta^{15}\text{N}$	24
Tableau 6 : Statistiques circulaires quantifiant les changements dans l'espace de la niche trophique.....	25
Tableau 7 : Niveaux trophiques	27
Tableau 8 : Différences isotopiques entre deux niveaux trophiques consécutifs.....	28

Introduction

Un réseau trophique est défini par l'ensemble des relations alimentaires et des flux d'énergie entre organismes au sein d'un écosystème. Il constitue l'élément clé de la fonctionnalité des écosystèmes. La connaissance des réseaux trophiques devient de plus en plus indispensable pour la gestion des écosystèmes, et notamment celle des agro-écosystèmes.

Les systèmes de culture actuels sont remis en cause au profit de nouveaux concepts dont les exigences sont, entre autres, de limiter l'utilisation des produits phytosanitaires. Pour cela, l'ingénierie agro-écologique mobilise des processus notamment basés sur une biodiversité accrue et choisie, avec des rotations culturales, des plantes de couverture associées, la restauration des équilibres entre communautés parasites et non-parasites. Une compréhension globale de l'agro-écosystème est nécessaire pour mettre en place ces nouveaux systèmes de culture, afin d'identifier les effets positifs ou négatifs de l'intégration de biodiversité. L'ajout de nouveaux éléments de biodiversité peut modifier les fonctions écologiques de l'agro-écosystème, et notamment jouer un rôle clé dans la régulation de leur fonctionnement. L'augmentation de biodiversité dans les agro-écosystèmes devrait pouvoir permettre le contrôle des principales espèces d'adventices, le contrôle des ravageurs, l'augmentation de la résilience et de la stabilité de l'agro-écosystème (Moonen et Bärberi, 2008).

A la Martinique, de plus en plus fréquemment, des plantes de couverture sont installées dans les bananeraies du fait de leur capacité à limiter l'érosion du sol, le lessivage des produits phytosanitaires, et l'utilisation des herbicides. Peu d'études ont été réalisées sur les effets potentiels de l'enherbement vis-à-vis de la macrofaune. Cette étude a pour objectif de mieux comprendre les effets de l'augmentation de la biodiversité sur les communautés de la macrofaune du sol dans le cas l'intégration d'une plante de couverture. Il s'agit donc de déterminer la structuration des communautés à partir de l'analyse de la structure des réseaux trophiques. L'étude portera plus particulièrement sur les réseaux trophiques au sein de la pédofaune dans deux systèmes de culture à base de bananiers : une bananeraie conduite sur sol nu, et une bananeraie enherbée avec *Brachiaria decumbens* Stapf. On cherche alors à déterminer si l'enherbement a un effet sur la biodiversité et l'abondance au sein de la pédofaune, et si l'intégration d'une plante de couverture modifie la structure du réseau trophique (figure 1). Il s'agit de déterminer si l'enherbement entraîne l'ajout ou la suppression d'espèces ou taxa, ou la modification des liens trophiques entre les différentes communautés. Parmi ces modifications

relatives à la structure des réseaux trophiques, les liens qui concernent la régulation des bioagresseurs sont particulièrement importants. Répondre à ces questions permettrait d'évaluer les potentialités de régulation des populations des bioagresseurs, par l'instauration de nouveaux équilibres entre communautés.

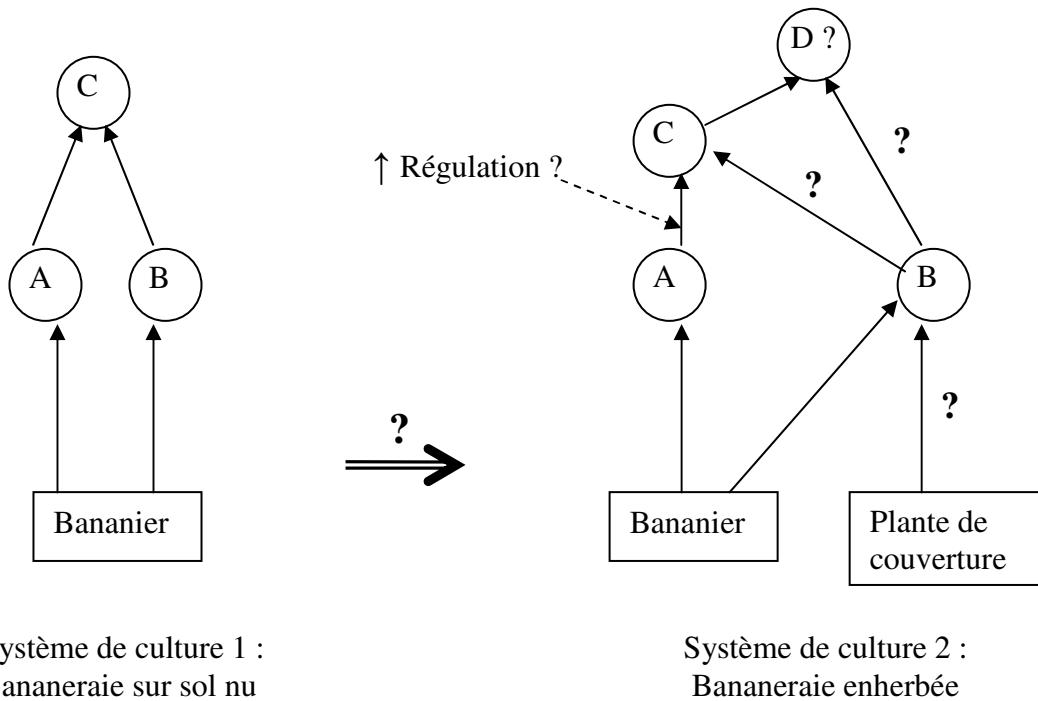


Figure 1 : Effets possibles de l'ajout d'une plante de couverture sur la structure du réseau trophique et la régulation potentielle des bioagresseurs

A, B, C et D sont des éléments de la macrofaune, A étant un bioagresseur.

Les flèches simples en traits pleins représentent les liens trophiques entre les différents éléments du réseau : à la base de la flèche se trouve l'organisme consommé par celui qui est à la pointe de la flèche.

Cette étude vise à répondre à ces questions en utilisant une approche isotopique des réseaux trophiques. La méthode d'analyse des isotopes stables (enrichissement naturel) permet d'identifier les ressources alimentaires utilisées, d'analyser la niche trophique des espèces et leur positionnement trophique, et de caractériser quantitativement le réseau. Des analyses d'abondance sont utilisées en appui aux analyses isotopiques.

Une présentation plus détaillée du contexte de l'étude et des principales définitions nécessaires à la compréhension du sujet est faite dans une première partie de synthèse bibliographique. Dans une deuxième partie seront décrits les dispositifs employés et les méthodes d'analyse des différents résultats obtenus.

Les résultats seront présentés, puis discutés dans une troisième et une quatrième partie.

SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1. La Martinique

1.1. Situation géographique et climat

La Martinique est le plus petit des départements d'Outre-Mer (1 128 km²). Elle est située sur l'arc antillais, à 6800 km de la métropole, à mi-chemin entre l'équateur et le tropique du Cancer. Elle a un climat tropical humide avec des températures variant peu (24 à 27°C en moyenne). Elle est baignée par des mers tièdes (24 à 29°C). Les températures sont plus fraîches en altitude. Elle est soumise aux alizés, vents océaniques venant de l'est et chargés d'humidité. Les versants sous le vent sont moins arrosés que ceux qui sont au vent. L'altitude accroît la pluviosité : la Montagne Pelée peut recevoir jusqu'à 9 m d'eau par an. L'« *hivernage* » de juin à décembre est la saison humide, et le « *Carême* » correspond à la saison sèche de janvier à mai (Insee Martinique, 2007).

1.2. Les secteurs de l'agriculture et de l'agroalimentaire

L'agriculture représente 4% du PIB, et 7,7% des emplois sont générés par le secteur primaire (Insee Martinique, 2007). La superficie agricole utile (SAU) représente 25% du territoire, soit 30 000 km², en constante diminution (Agreste Martinique, 2007).

L'agroalimentaire est le sous-secteur industriel le plus productif. L'activité se concentre principalement autour de l'industrie des boissons, de la transformation des fruits et de l'industrie laitière. L'industrie agroalimentaire représente 22 % des entreprises de plus de 10 salariés, et 28 % des effectifs (Europa, 2007). C'est le secteur d'activité qui investit le plus avec 45 % de l'investissement industriel de l'île (Insee Martinique, 2007).

2. La banane à la Martinique

A la Martinique, l'économie agricole repose en grande partie sur la filière banane. Or, la durabilité de cette filière est menacée par des contraintes socio-économiques et environnementales. Parmi ces dernières, l'une des principales est la nécessité de réduire globalement l'usage des pesticides (Salmon, 2006). Or la culture du bananier est soumise à une forte pression parasitaire, avec comme conséquence un recours important aux pesticides. Cette utilisation importante de produits phytopharmaceutiques se traduit par une charge polluante

relativement importante au niveau des sols et des eaux (Ganry, 2004). Face à cette constatation, et conformément aux attentes sociétales et aux politiques actuelles, les recherches menées aux Antilles par le Cirad et ses partenaires locaux ont conduit à des innovations ayant pour finalité une culture de la banane plus respectueuse de l'environnement. Le volume de pesticides utilisés a ainsi été réduit de près de 60% au cours des dix dernières années, grâce aux efforts conjoints de la recherche, des producteurs et des services de l'Etat. Scientifiques et producteurs investissent dans les concepts de l'agroécologie et se tournent actuellement vers un meilleur usage de la biodiversité naturelle dans les cultures (Côte, 2007).

2.1. La banane, première activité agricole, et premier produit d'exportation

La Martinique se caractérise par une forte spécialisation agricole. La banane constitue la principale activité agricole, que ce soit en termes de surface agricole utilisée (6980 ha en 2006), de production (240678 tonnes en 2006), de création de richesse agricole ou de créations d'emplois (Agreste Martinique, 2007). La filière engendre ainsi près de 6000 emplois (49 %) et génère l'essentiel de la valeur ajoutée agricole (58 %, contre 5.3 % pour la filière cannière) (Agreste Martinique, 2007).

En 2005, 88% de la production étaient destinés à l'export. La production repose exclusivement sur l'utilisation de variétés du sous-groupe standard Cavendish (98%) (Salmon, 2006). Le cultivar Grande-Naine est très majoritaire en 2005 (Lassoudière, 2007).

2.2. Cycle cultural du bananier

La banane est traditionnellement une monoculture monovariétale (*Musa* spp., AAA, sous-groupe Cavendish cv. Grande-Naine) (Ganry, 2004). La production est le plus souvent intensive, mais certains systèmes monoculturaux intensifs s'orientent vers la rotation culturelle et la jachère entretenue ou cultivée. La récolte des bananes s'effectue toute l'année. Les cycles de production varient entre huit et douze mois selon l'altitude et le degré de pluviosité. Une parcelle est replantée après 4 à 6 cycles de production (Lassoudière, 2007).

2.3. Principaux ravageurs et maladies du bananier

La forte pression parasitaire sur le bananier est due à trois bioagresseurs majeurs : *Mycosphaerella musicola*, agent fongique responsable de la maladie de Sigatoka, *Radopholus similis*, nématode responsable de nécroses racinaires et bulbares, pouvant être associé à d'autres

espèces de nématodes et parasites telluriques et *Cosmopolites sordidus*, le charançon noir, insecte « foreur » dont la larve cause des dégâts importants dans les bulbes des bananiers (Ganry, 2004). Au-delà de ces trois bio-agresseurs majeurs, on compte d'autres parasites et ravageurs intermittents, tels que thrips, parasites des régimes, et acariens parasites des feuilles (Ganry, 2004).

2.4. Gestion des adventices

Dans les bananeraies antillaises, le contrôle des adventices est basé sur l'application d'herbicides sur l'ensemble de la parcelle au cours des deux premiers cycles de culture. Lors des cycles suivants, l'application d'herbicide est réduite au pourtour de la parcelle et aux réseaux de drainage, et complétée par le paillage de l'entre-rang par les résidus de culture (feuilles et pseudo-troncs) (Achard *et al.*, 2005). En effet, hormis en phase d'installation, l'important ombrage sous bananiers réduit la vitesse de développement des adventices et favorise les espèces ombrophiles (Lassoudière, 2007). En raison des réglementations phytosanitaires de plus en plus contraignantes, la matière active la plus utilisée aujourd'hui est le glyphosate (sur une base de trois applications par an, soit $3 \text{ kg m.a. ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), puis viennent le glufosinate d'ammonium, puis les dipyridyles (Diquat) (Ganry, 2004).

En dehors de l'utilisation d'herbicides, de nouvelles méthodes sont à l'étude pour le contrôle des adventices : entretien par gyrobroyage d'une pelouse, réalisation de paillis (*mulch*) avant plantation, gestion des déchets de culture, mise en place de plantes de couverture (Lassoudière, 2007).

3. Les plantes de couverture

Les plantes de couverture sont de plus en plus utilisées dans les systèmes de culture. L'intérêt de cette pratique est multi-fonctionnelle : elle constitue en premier lieu un outil de gestion de l'enherbement, mais peut contribuer à certaines améliorations aussi bien agronomiques qu'environnementales : apport de matière organique, apport éventuel d'azote, lutte contre l'érosion, refuge de faune auxiliaire ou de nouveaux bioagresseurs, usage moindre d'herbicides (Altieri, 1999).

En termes de gestion de l'enherbement, le principe d'action des plantes de couverture diffère de celui des herbicides. Toute parcelle agricole est soumise à une pression de recolonisation par des plantes pionnières indésirables, qualifiées communément « d'adventices ». Avec un herbicide, on élimine la population d'adventices, mais le sol mis à nu constitue un terrain favorable à une

nouvelle recolonisation du milieu par les semences. Il faudra renouveler périodiquement l'utilisation d'herbicides. Les plantes de couverture, quant à elles, interfèrent directement sur la dynamique de recolonisation du milieu, principalement par un effet permanent d'occultation (réduction de la quantité et de la qualité de la lumière parvenant au sol). D'autres facteurs jouent également un rôle, à savoir la compétition pour les nutriments, les phénomènes d'allélopathie, la modification du microclimat dans le sol, à son voisinage, et sous le couvert de la plantation (Altieri, 1999).

Dans le cas de la culture bananière, le maintien de plantes de service comme population végétale vivante ou sous forme de mulch, permet de s'affranchir du problème des adventices durant la période d'installation de la culture du bananier. En cours de végétation, il apparaît possible d'avoir recours à la pratique d'une culture dérobée de plantes de service ombrophiles, moyennant un agencement spatial adapté des populations de bananiers et une gestion appropriée des résidus de culture. Un dispositif en lignes jumelées se prête bien à ce type de pratique permettant de positionner les plantes de service dans le grand rang, avec un maximum de lumière (Ganry, 2004).

4. La macrofaune du sol

De manière globale, la faune du sol est définie comme l'ensemble des animaux qui passent une partie importante de leur cycle biologique dans le sol ou à sa surface immédiate, en incluant la litière (Lavelle et Spain, 2005). Les animaux du sol, ou pédofaune, sont classés en quatre catégories, selon leur taille (Bachelier, 1978), (Lavelle et Spain, 2005) :

- Les organismes inférieurs à 0,2 mm constituent la microfaune. Ces organismes vivent dans l'eau interstitielle du sol. Ils présentent des résistances à la sécheresse.
- La mésofaune, entre 0,2 et 2 mm, rassemble les microarthropodes tels que les acariens et collemboles, et les Oligochètes (Enchytréides).
- La macrofaune est composée des animaux entre 2 et 80 mm (Decaëns *et al.*, 2004). Ce sont les vers de terre, certaines espèces d'insectes présents toute leur vie dans le sol comme les fourmis ou certains carabes, des myriapodes ... Lombrics exceptés, la macrofaune occupe principalement la litière.
- Enfin, la mégafaune réunit les animaux de plus de 10 cm : les Vertébrés qui utilisent le sol comme abri ou comme habitat.

La macrofaune du sol peut être divisée en trois grands groupes jouant des rôles différents dans l'écosystème (Lavelle et Spain, 2005). On distingue :

- Les épigés qui vivent dans la litière déposée à la surface du sol et s'en nourrissent. Ce sont essentiellement des arthropodes (diplopodes, isopodes, larves de diptères, coléoptères) et des vers de terre de petite taille et pigmentés. Il convient aussi d'ajouter à ces saprophages le cortège de leurs prédateurs (chilopodes, fourmis et certains coléoptères).
- Les endogés vivant dans le sol et se nourrissant de matière organique ou de racines, mortes ou vivantes. Ce sont essentiellement des termites humivores et des vers de terre non pigmentés de taille et de forme variables.
- Les anéciques vivent dans le sol, à l'abri de galeries ou de nids qu'ils ont eux-mêmes construits. Ils se nourrissent de litière qu'ils vont prélever à la surface. Ce sont essentiellement des vers de terre et des termites.

On distingue, sur la base de leurs fonctions trophiques, deux catégories de macro-invertébrés (Brown *et al.*, 2002, cités par Nadama, 2006) :

- la faune nuisible (pestes et ravageurs) regroupant les organismes phytophages qui se nourrissent, à une étape particulière de leur cycle biologique, des organes aériens ou souterrains de la plante cultivée. Ils peuvent alors causer des dégâts importants aux cultures et provoquer des baisses de rendement.
- la faune bénéfique qui rassemble les saprophages, les géophages et les prédateurs. Les premiers (saprophages ou détritivores) se nourrissent de la matière organique morte d'origine végétale ou animale. Ils augmentent de ce fait sa vitesse de décomposition et de minéralisation et la libération conséquente des éléments nutritifs nécessaires aux plantes. Certains de leurs sous-produits constituent une source de nourriture pour d'autres organismes du sol. Les géophages, quant à eux, ingèrent de grandes quantités de terre et sont considérés comme des agents de bioturbation. Ils creusent d'importants réseaux de galeries dans le sol, affectant ainsi, le régime hydrique, les échanges gazeux, la structure, la formation des agrégats et même la vitesse de formation des sols. Les prédateurs, enfin, sont localisés au sommet de la chaîne alimentaire et se nourrissent d'autres organismes vivants du sol. Ils contrôlent ainsi leurs populations et sont parfois d'importants agents de lutte biologique contre les ravageurs des cultures.

5. Etude des réseaux trophiques par analyses isotopiques

Un réseau trophique est défini par l'ensemble des relations alimentaires et des flux d'énergie entre organismes au sein d'un écosystème. Il constitue l'élément clé de la fonctionnalité des écosystèmes. La connaissance du réseau trophique devient indispensable pour la gestion des écosystèmes.

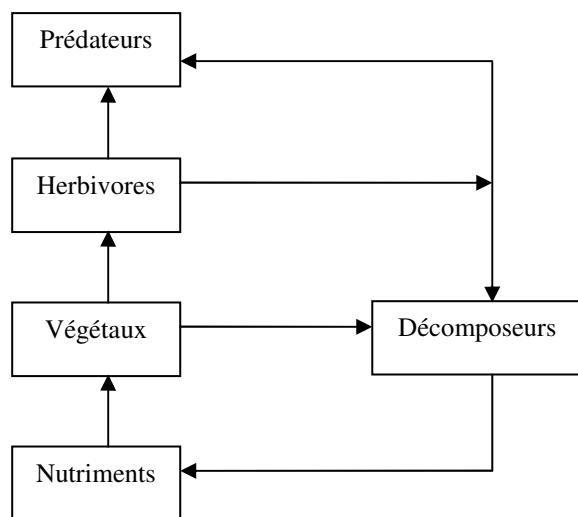


Figure 2 : Schéma synthétique d'un réseau trophique type

5.1. Généralités concernant les isotopes

Les principaux atomes qui constituent les molécules du vivant sont généralement présents sous forme de plusieurs isotopes. Ce sont des atomes comportant le même nombre de protons et d'électrons, mais un nombre différent de neutrons. Plus le nombre de neutrons augmente, plus la masse atomique est élevée (Remaud et Akoka, 2004).

Les paramètres servant à décrire et à mesurer les phénomènes de répartition isotopique sont définis comme suit :

Le rapport isotopique R est égal au quotient du nombre d'isotopes lourds par le nombre d'isotopes légers d'un élément donné : $R = \text{Lourd}/\text{Léger}$. Ainsi le rapport isotopique du carbone-13 est défini comme : $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ (Remaud et Akoka, 2004).

Les proportions isotopiques sont exprimées en unités relatives, δ désignant l'écart entre la teneur de l'échantillon considéré et un standard conventionnel. La déviation isotopique δ est donc définie comme :

$$\delta = 1000 * (R_{\text{ech}} - R_{\text{ref}}) / R_{\text{ref}} \text{ (valeur en \%o)}$$

où R_{ech} et R_{ref} sont respectivement les rapports isotopiques de l'échantillon à mesurer et de l'échantillon de référence. Les standards sont le Pee Dee Belemnite (PDB) pour le carbone : $^{13}C/^{12}C = 0.0112372$, et l'azote atmosphérique pour l'azote : $^{15}N/^{14}N = 0.0036765$ (Anderson et Polis 1998 ; Hobson *et al.* 1994).

5.2. Signature isotopique des végétaux

Le carbone des végétaux porte une signature isotopique différente selon leur type de métabolisme et leur milieu.

On distingue deux voies métaboliques d'assimilation du CO₂ atmosphérique par les végétaux : les voies métaboliques en C3 et en C4 qui ne provoquent pas le même fractionnement isotopique du carbone au cours de l'assimilation du CO₂ atmosphérique. Les plantes à métabolisme photosynthétique de type C3 possèdent une déviation $\delta^{13}C$ de l'ordre de -28 ‰ en moyenne en zone tempérée (Medina *et al.*, 1999 ; Remaud et Akoka, 2004 ; Staddon, 2004) et de -30 ‰ en zone tropicale, les herbes possédant en général une déviation $\delta^{13}C$ plus faible que les arbres (Medina *et al.*, 1999 ; Staddon, 2004). Pour les plantes en C4, cette valeur se situe entre -13 et -14 ‰ (Medina *et al.*, 1999 ; Remaud et Akoka, 2004 ; Staddon, 2004).

Brachiaria decumbens Stapf (plante en C4) : $\delta^{13}C = -12.1 \text{ ‰}$ (Medina *et al.*, 1999)

Musa spp., bananier (plante en C3) : $\delta^{13}C = -26.5 \text{ ‰}$ (Yakir et Israeli, 1995)

5.3. Transmission des isotopes dans les réseaux trophiques

Dans le règne animal, une analyse du carbone total de l'individu donne une indication précise quant à son régime alimentaire (Ponsard et Ardit, 2000).

5.3.1. Transmission de ^{13}C

Les tissus animaux sont très faiblement enrichis en ^{13}C comparés à leur source de nourriture : $0.4 \pm 1.4 \text{ ‰}$ (Gearing *et al.*, 1984). Les valeurs en ^{13}C sont donc largement conservées dans les chaînes alimentaires, et fournissent des informations concernant l'identité du producteur primaire.

Le bananier possédant une déviation $\delta^{13}C$ de l'ordre de -26.5 ‰ (Yakir et Israeli, 1995), et les plantes en C4 de -14 ‰ environ (Medina *et al.*, 1999 ; Remaud et Akoka, 2004 ; Staddon, 2004), il est donc *a priori* possible d'identifier le producteur primaire, à la base du réseau trophique, ou plus précisément de déterminer si la base du réseau trophique est le *B. decumbens* ou le bananier.

5.3.2. Transmission de ^{15}N

L'enrichissement trophique isotopique Δ_{N} est la différence entre le $\delta^{15}\text{N}$ d'un organisme et celui de sa nourriture. L'enrichissement trophique vaut en moyenne 3.4 ± 1.1 (Minagawa et Wada, 1984). La signature en azote d'un organisme permet donc de déterminer le niveau trophique de l'espèce considérée (Vander Zanden et Rasmussen, 1999 ; Ponsard et Arditi 2000). La position trophique du consommateur possédant le niveau le plus élevé peut donc être calculé à partir de la composition en azote des producteurs primaires.

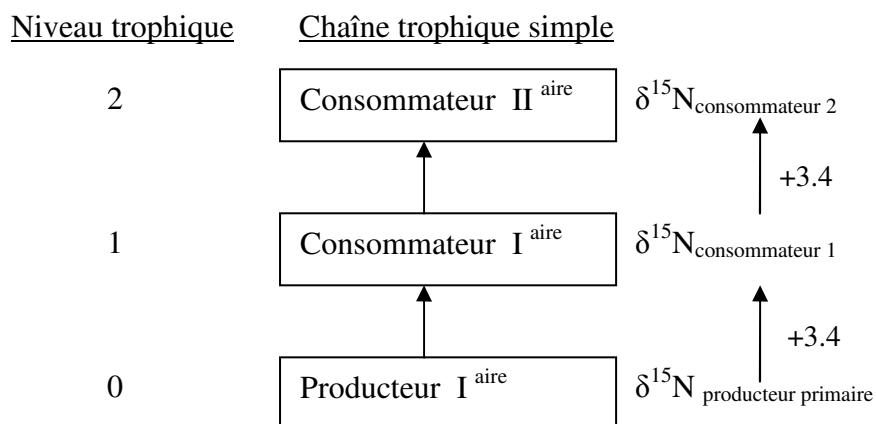


Figure 3 : Détermination du niveau trophique

MATERIEL ET METHODES

1. Site d'expérimentation et dispositif expérimental

Les parcelles étudiées se trouvent sur la station expérimentale du CIRAD à Rivière Lézarde, sur la commune de Saint-Joseph.

Quatre parcelles, numérotées de 1 à 4, sont étudiées.

Chaque parcelle comporte deux traitements (parcelles élémentaires) :

- bananeraie conduite sur sol nu (traitements herbicides une fois par mois),
- bananeraie enherbée avec comme plante de couverture *Brachiaria decumbens* Stapf. (plante en C4).

Aucune des parcelles étudiées ne reçoit de traitement insecticide ou nématicide.

Chacune des parcelles élémentaires a une superficie de 230 m².

2. Echantillonnage

2.1. Echantillonnage de la faune

Sur chaque parcelle élémentaire on met en place un dispositif d'échantillonnage de la macrofaune (figure 4):

- quatre pièges de type « Barber » sont disposés selon une diagonale avec au moins un piège au milieu du grand rang. Les pièges sont des pièges à charançons Cosmotrak remplis d'eau, sans phéromone. Les pièges sont relevés trois fois par semaine durant trois semaines. A chaque relevé, les individus sont placés dans des flacons à ECBU de 40 mL (un flacon par taxon et par parcelle)
- deux monolithes sont prélevés sur chaque parcelle élémentaire (méthode TSBF modifiée, Anderson et Ingram, 1993) : deux cubes de terre de 25 cm d'arête sont prélevés, l'un sur le grand rang, l'autre sur le petit rang. La litière est collectée en raclant la couche supérieure des cubes. La couche de litière est déposée sur une bâche en plastique et les organismes vivants sont triés et prélevés à la main directement ou à l'aide d'un aspirateur à bouche. La litière est ensuite ensachée, étiquetée puis transportée au laboratoire où elle est congelée à -20°C. Le sol est ensuite retiré avec une pelle et épandu sur la bâche. Les

individus repérés à l'oeil nu sont capturés à la main ou à l'aide d'un aspirateur à bouche (Brévault *et al.*, 2007). Cette méthode, bien que présentant quelques limites (risque de perte des organismes de très petite taille et/ou très rapides et sous-estimation des insectes sociaux), est souvent utilisée pour sa rapidité, sa simplicité de mise en oeuvre et la robustesse des résultats (Lavelle et Fragoso, 2000, cités par Bikay, 2005). Les individus présents dans les monolithes sont placés dans des flacons à ECBU de 40 mL (un flacon par espèce et par monolithe).

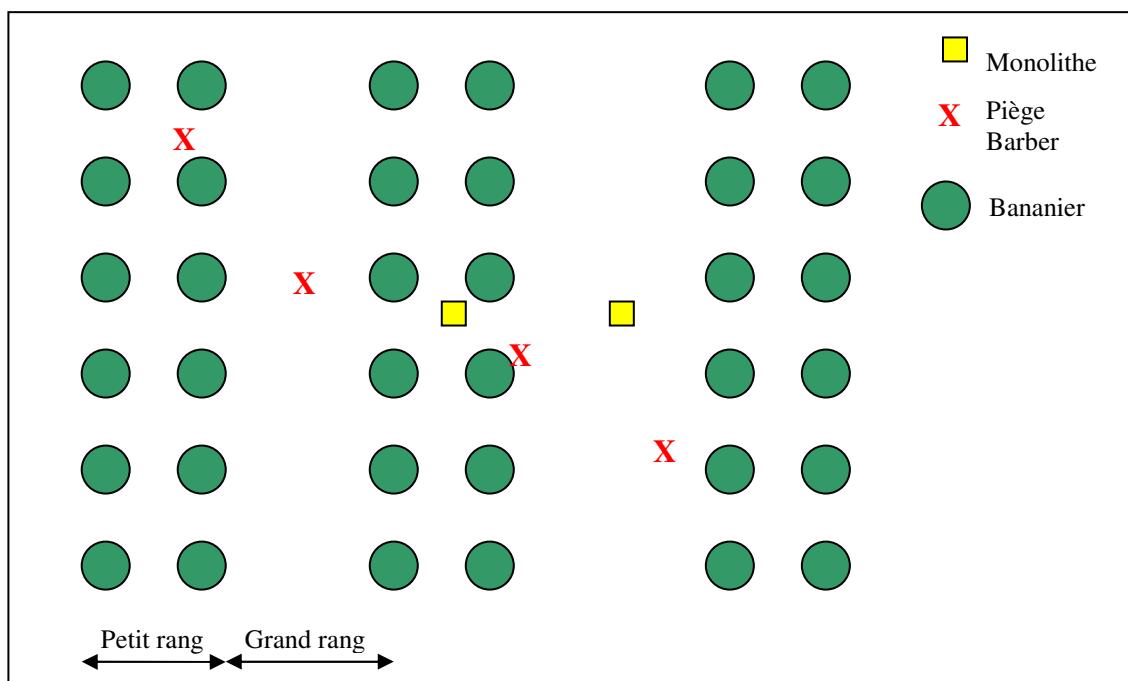


Figure 4 : Dispositif expérimental sur une parcelle élémentaire

2.2. Echantillonnage de la végétation, de la litière et du sol

Des prélèvements de végétaux (racines et feuilles) et de litière sont réalisés sur chaque parcelle élémentaire. Au moment du prélèvement du monolithe du petit rang, des échantillons de feuilles du bananier le plus proche, les racines présentes dans le monolithe et la litière sont prélevées. Le sol prélevé sur les dix premiers centimètres des monolithes est conservé pour l'analyse isotopique.

Sur le grand rang, on procède comme décrit précédemment. On conserve également toute la biomasse végétale présente à la surface du monolithe.

L'ensemble des échantillons est ensuite congelé à -20°C.

2.3. Détermination des échantillons

L'identification des organismes recueillis est effectuée sous loupe binoculaire. La reconnaissance se fait au niveau de l'espèce quand cela est possible grâce à des clés d'identification (Delvare et Aberlenc, 1989 ; Adis 2001). Des entomologistes de la FREDON (Fédération Régionale de Défense contre les Organismes Nuisibles) ont été sollicités pour la reconnaissance de certains groupes.

L'ensemble des individus collectés sont classés selon leur régime alimentaire lorsqu'il est connu : prédateur, phytopophage, saprophage (Delvare et Aberlenc, 1989 ; Brévault *et al.*, 2007) ou omnivore.

2.4. Préparation des échantillons pour les analyses isotopiques

Chaque échantillon est pesé, puis congelé et stocké jusqu'à ce qu'il soit traité (McNabb *et al.*, 2001). Les échantillons sont lyophilisés pendant 48 h et réduits en poudre grâce à un mortier et un pilon (Neilson *et al.*, 1998 ; Schmidt *et al.* 2004). Un milligramme de chaque échantillon est placé dans des capsules en étain standard de 4 x 3.2 mm et envoyé pour des analyses par Spectrométrie de Masse des Rapports Isotopiques (SMRI) au laboratoire d'analyse (Scottish Crop Institute) de Dundee en Ecosse. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont données par le laboratoire.

Elles sont calculées comme suit :

- $\delta^{13}\text{C} = 1000 * (\text{R}_{\text{éch}} - 0.0112372) / 0.0112372$ (valeur en ‰)
- $\delta^{15}\text{N} = 1000 * (\text{R}_{\text{éch}} - 0.0036765) / 0.0036765$ (valeur en ‰)

$\text{R}_{\text{éch}}$: rapport isotopique de l'échantillon à mesurer.

Afin d'évaluer la fidélité des mesures isotopiques des résultats, cinq capsules contenant le même échantillon ont été envoyées pour analyse, et cela pour quatre échantillons : un échantillon de sol, un échantillon animal (iule), un échantillon de feuille de bananier et un échantillon de feuilles de *B. decumbens* (tableau 1). La variabilité des mesures de $\delta^{13}\text{C}$ est très faible pour les échantillons de feuilles et de sol (< 0.1 ‰), et faible pour les échantillons animaux (0.40 ‰). La variabilité des mesures de $\delta^{15}\text{N}$ est faible également pour les échantillons de feuilles et les échantillons animaux (< 0.14 ‰). La variabilité des mesures de $\delta^{15}\text{N}$ pour les échantillons de sol est relativement forte (1.06 ‰).

Tableau 1 : Evaluation de la fidélité des mesures isotopiques pour quatre types d'échantillons

		Moyenne	Erreur standard	Minimum	Maximum
Iule	$\delta^{13}\text{C}$	-19.68	0.40	-20.66	-18.91
	$\delta^{15}\text{N}$	5.13	0.14	4.93	5.67
feuille de <i>B. decumbens</i>	$\delta^{13}\text{C}$	-12.42	0.02	-12.47	-12.35
	$\delta^{15}\text{N}$	1.07	0.08	0.77	1.22
feuille de bananier	$\delta^{13}\text{C}$	-27.34	0.02	-27.40	-27.29
	$\delta^{15}\text{N}$	4.43	0.04	4.33	4.52
sol	$\delta^{13}\text{C}$	-17.89	0.09	-18.16	-17.66
	$\delta^{15}\text{N}$	1.54	1.06	-0.47	5.34

3. Analyse des données

3.1. Analyse statistique

Toutes les analyses statistiques sont réalisées avec le logiciel R (R Development Core Team, 2008). Les packages utilisés sont « CircStats » (Lund et Agostinelli, 2007), « geometry » (Grasman et Gramacy, 2008) et « chplot » (Pohar et Vidmar, 2008).

Pour l'analyse de l'abondance il y quatre répétitions, une répétition étant une parcelle. L'analyse statistique de l'abondance est réalisée à l'aide d'un modèle log-linéaire (analyse de distribution poissonienne des erreurs). La variable mesurée est le nombre d'individus piégés. Les facteurs sont le taxon (dix modalités données dans la partie 3, 1.), le traitement (sol nu ou enherbé) et l'interaction entre ces deux facteurs. On vérifie qu'il n'y a pas de sur-dispersion en comparant la déviance résiduelle et le nombre de degrés de liberté résiduels.

Les données isotopiques des quatre parcelles ont été regroupées afin d'obtenir des échantillons de tailles suffisantes. Le nombre de répétitions est donc égal au nombre d'échantillons par taxon. Les données de $\delta^{15}\text{N}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ sont soumises à une analyse de la variance qui inclut les effets du traitement (sol nu ou enherbé), du taxon imbriqué dans le régime alimentaire, et de leurs interactions. Les conditions d'application (normalité des résidus et homoscédasticité) sont vérifiées visuellement par un graphique quantile-quantile et un graphique représentant les résidus en fonction des valeurs calculées par le modèle. Les résidus sont normalisés par une transformation Boxcox.

L'analyse statistique est également réalisée à l'aide des statistiques circulaires. Cette méthode permet de compléter l'analyse faite par la méthode traditionnelle décrite précédemment (Schmidt *et al.*, 2007). Les statistiques circulaires permettent de tester des hypothèses en regardant les changements de direction dans la niche trophique des espèces et communautés dans l'espace et le temps : elles concernent donc l'étude des angles de 0 à 360° ou 0 à 2π radians (Batschelet, 1981, cité par Schmidt *et al.*, 2007).

Pour suivre le protocole de Batschelet (1981), on calcule la longueur et la direction des vecteurs du changement dans l'espace trophique $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$, pour chaque espèce et pour chaque habitat, en utilisant les moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ comme coordonnées (x, y). Le changement de direction de chaque composant du réseau trophique possède deux propriétés : la direction (ou angle de changement, θ) et la longueur. Le changement de direction est la différence entre deux points dans l'espace de la niche trophique ($\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$), où les points correspondent à la moyenne pour un élément du réseau trophique dans différents habitats (ici, sol nu ou sol enherbé). Pour l'ensemble de la communauté, le vecteur moyen est calculé comme la moyenne de tous les angles du changement. Le vecteur moyen possède également deux propriétés : la direction (l'angle moyen, μ) et la longueur (amplitude, r). La longueur ne correspond pas à une distance, mais donne une mesure de la concentration des vecteurs de changement. Le paramètre r n'a pas d'unité et varie entre 0 (les directions sont uniformément distribuées) et 1 (tous les vecteurs ont la même direction).

Un graphique représentant les vecteurs de changement est construit pour voir la direction du changement et l'importance du changement (figure 11). Chaque flèche représente le changement (θ) d'un élément du réseau trophique, la longueur de la flèche correspond à l'amplitude du changement.

Le test de Rayleigh pour l'uniformité circulaire est utilisé pour vérifier si la distribution des angles moyens est uniforme. L'hypothèse nulle de ce test est : la population parente est uniformément distribuée, ou les vecteurs n'ont pas de direction moyenne (Schmidt *et al.*, 2007).

3.2. Analyse de la niche trophique de la communauté

L'étude de la niche trophique des organismes se fait grâce aux TA (Total Area of convex hull ; Layman *et al.*, 2007). La TA correspond à l'aire du plus petit polygone comportant tous les points sur le graphique $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de $\delta^{13}\text{C}$. Chaque point correspond ici à la moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ pour chaque taxon en fonction du traitement (« enherbé » ou « sol nu »). Les TA de la communauté sont tracés et calculés à l'aide du logiciel R, et cela pour chaque traitement.

Le niveau trophique des taxa est calculé dans le cas où il y a deux sources et deux isotopes considérés (système à deux équations et deux inconnues) :

$$NT_N = [\delta^{15}N_{\text{consommateur}} - (a * \delta^{15}N_{\text{source 1}} + (1-a) * \delta^{15}N_{\text{source 2}})] / \Delta_N \quad 3.4$$

$$NT_C = [\delta^{13}C_{\text{consommateur}} - (a * \delta^{13}C_{\text{source 1}} + (1-a) * \delta^{13}C_{\text{source 2}})] / \Delta_C \quad 0.4$$

On fait l'hypothèse que $NT_N = NT_C$

On prend l'enrichissement trophique isotopique $\Delta_N = 3.4\%$ et $\Delta_C = 0.4\%$. NT_N est le niveau trophique calculé avec l'azote, NT_C le niveau trophique calculé avec le carbone, et a l'estimation de la proportion de la source 1 dans le régime alimentaire du consommateur considéré. On en déduit alors a :

$$a = \frac{(\delta^{15}N_{\text{source 2}} - \delta^{15}N_{\text{consommateur}})/3.4 + (\delta^{13}C_{\text{consommateur}} - \delta^{13}C_{\text{source 2}})/0.4}{(\delta^{15}N_{\text{source 2}} - \delta^{15}N_{\text{source 1}})/3.4 + (\delta^{13}C_{\text{source 2}} - \delta^{13}C_{\text{source 1}})/0.4}$$

Le pourcentage a est alors réinjecté dans les premières équations pour calculer le niveau trophique du consommateur.

Dans cette étude « a » l'estimation de la proportion de bananier dans le régime alimentaire du consommateur considéré, « $\delta X_{\text{source 1}}$ » la moyenne en δX des feuilles et racines de bananiers, « $\delta X_{\text{source 2}}$ » la moyenne en δX des feuilles de *B. decumbens* et « $\delta X_{\text{consommateur}}$ » la moyenne en δX du consommateur pour un traitement (sol nu ou enherbé).

RESULTATS

1. Espèces piégées et abondance

Au cours de l'étude, 344 échantillons animaux ont été recueillis, un échantillon représentant l'ensemble des individus d'une espèce piégés sur une parcelle élémentaire, ou prélevés lors de la réalisation d'un monolithe. Les échantillons ont été classés selon 41 taxa différents. Au final 24 taxa ont été conservés (tableau 2), éliminant ceux pour lesquels la détermination était trop difficile, voire impossible, tels que les larves, chenilles, nymphes. L'ensemble des individus collectés ont été classés selon leur régime alimentaire : prédateur, phytopophage, saprophage ou omnivore. Soit 9 taxa phytophages, 2 omnivores, 8 prédateurs et 5 saprophages.

Pour les analyses de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, seuls 10 taxa ont été conservés : araignée, blatte, carabe de type 1, forficule, fourmis, grillon de type 1, hanneton, iule, scolopendre, ver de terre. Les taxa conservés sont ceux pour lesquels le nombre d'individus piégés et collectés était supérieur ou égal à 2 individus par traitement.

L'analyse de l'abondance se fait sur l'ensemble des 24 taxa. Le nombre d'individus collectés n'ayant pas été compté lors de la réalisation des monolithes, les résultats d'abondance sont ceux correspondants aux individus collectés dans les pièges.

Certains taxa sont plus piégés que d'autres : les araignées, les carabes de type 1, les forficules, les fourmis, les grillons (types 1 et 2), les hennetons, les iules (figure 6). Pour ces taxa, le nombre moyen d'individus piégés par parcelle élémentaire varie entre 1 (grillons) et 23.25 (fourmis). La majorité des taxa les moins piégés ne sont piégés que pour l'un ou l'autre des traitements (figure 5). C'est le cas des taxa des blattes, des carabes de type 2, des charançons, des coccinelles, des hylodes, des papillons, des deux familles de punaises, des sangsues, des sauterelles, des scolopendres, des staphylin, des ténébrions. Pour ces taxa le nombre moyen d'individus piégés par parcelle élémentaire est inférieur ou égal à 1.5.

Le taxon a un effet significatif sur le nombre d'individus piégés (tableau 3, $p<0.0001$). Le traitement n'a pas d'effet significatif sur la moyenne des individus piégés (tableau 3, $p = 0.89$), mais l'interaction du taxon et du traitement a un effet significatif (tableau 3, $p<0.0001$) : l'effet du traitement sur le nombre d'individus piégés appartenant à un taxon, dépend de ce même taxon. En effet, le nombre d'individus piégés augmente lorsque la parcelle est enherbée pour les taxa « carabe 1 » et « fourmis ». Mais pour d'autres taxa (« grillon » de types 1 et 2, « hanneton », « iule ») il diminue. L'enherbement semble ne pas avoir d'effet sur le nombre d'individus piégés appartenant aux taxa « araignée », « forficule » et « *Grillus assimilis* ».

Tableau 2 : Taxa collectés

Régime alimentaire	référence	Taxon	Classe	Ordre	Famille	Espèce	Nombre d'échantillons
Phytopophage	¹	charançon	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>	<i>Curculionidae</i>	<i>Cosmopolites sordidus</i>	2
Phytopophage	²	escarbot	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>	<i>Scarabaeidae</i>	<i>Ligyrus ebenus</i>	2
Phytopophage	³	grillon type 1	<i>Hexapoda</i>	<i>Orthoptera</i>	<i>Gryllidae</i>	<i>Grillus assimilis</i>	10
Phytopophage	³	grillon indéterminé	<i>Hexapoda</i>	<i>Orthoptera</i>	<i>Gryllidae</i>		5
Phytopophage	²	hanneton	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>	<i>Scarabaeidae</i>		20
Phytopophage	⁴	papillon	<i>Hexapoda</i>	<i>Lepidoptera</i>			1
Phytopophage	⁴	punaise Coreidae	<i>Hexapoda</i>	<i>Hemiptera (Heteroptera)</i>	<i>Coreidae</i>		1
Phytopophage	⁴	punaise Cydnidae	<i>Hexapoda</i>	<i>Hemiptera (Heteroptera)</i>	<i>Cydnidae</i>		1
Phytopophage	³	sauterelle	<i>Hexapoda</i>	<i>Orthoptera</i>			1
Omnivore	⁵	fournis	<i>Hexapoda</i>	<i>Hymenoptera</i>	<i>Formicidae (Formicinae)</i>		61
Omnivore	⁶	forficule	<i>Hexapoda</i>	<i>Dermoptera</i>	<i>Forficulidae</i>		13
Prédateur	⁵	araignée	<i>Arachnida</i>	<i>Araneae</i>			20
Prédateur	⁴	carabe type 1	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>	<i>Carabidae</i>		41
Prédateur	²	carabe type 2	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>			1
Prédateur	⁴	coccinelle	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>	<i>Coccinellidae</i>	<i>Zagreus bimaculosus</i>	1
Prédateur	⁷	lézard	<i>Reptilia</i>	<i>Squamata</i>	<i>Gymnophthamidés</i>	<i>Gymnophthalmus pleei</i>	3
Prédateur	⁴	scolopendre	<i>Chilopoda</i>	<i>Scolopendromorpha</i>			9
Prédateur	⁴	staphylin	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>	<i>Staphylinidae</i>		1
Prédateur	⁸	hylode	<i>Amphibia</i>	<i>Anura</i>	<i>Leptodactylidae</i>	<i>Eleutherodactylus johnstonei</i>	3
Saprophage	⁵	iule	<i>Diplopoda</i>				57
Saprophage	⁵	ver de terre	<i>Clitellata</i>	<i>Haplotaxida (Lumbricina)</i>			19
Saprophage ou prédateur ⁴		ténébrion	<i>Hexapoda</i>	<i>Coleoptera</i>	<i>Tenebrionidae</i>	<i>Tenebrio sp.</i>	4
Saprophage	²	blatte	<i>Hexapoda</i>	<i>Dictyoptera (Blattodea)</i>			7
		sangsue	<i>Clitellata</i>				2

¹ Lassoudière, 2007

² Fredon, communication personnelle

³ INRA, 1998.

⁴ Delvare et Aberlenc, 1989

⁵ Lavelle et V. Spain, 2005

⁶ CSIRO, [s.d]

⁷ ONCFS, 2005

⁸ Breuil, 2002

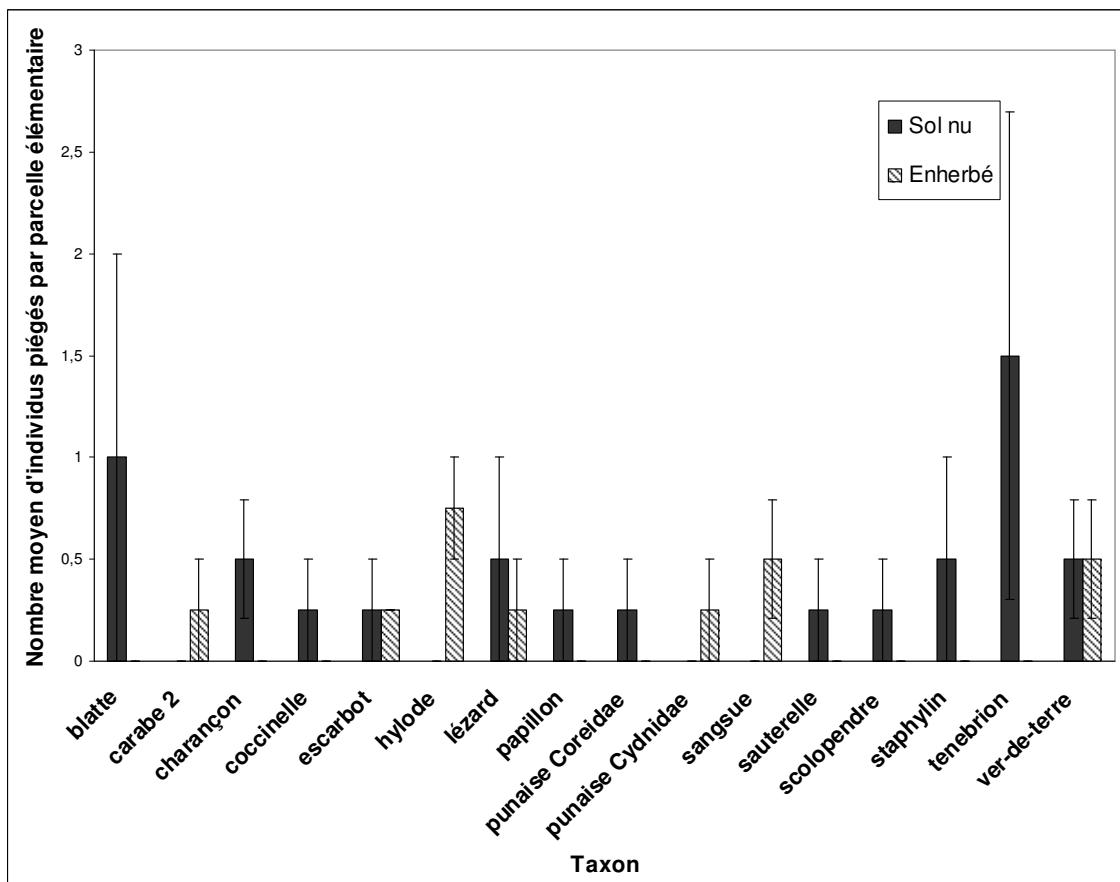


Figure 5 : Abondance moyenne des différents taxa les moins piégés par traitement (\pm erreur standard)

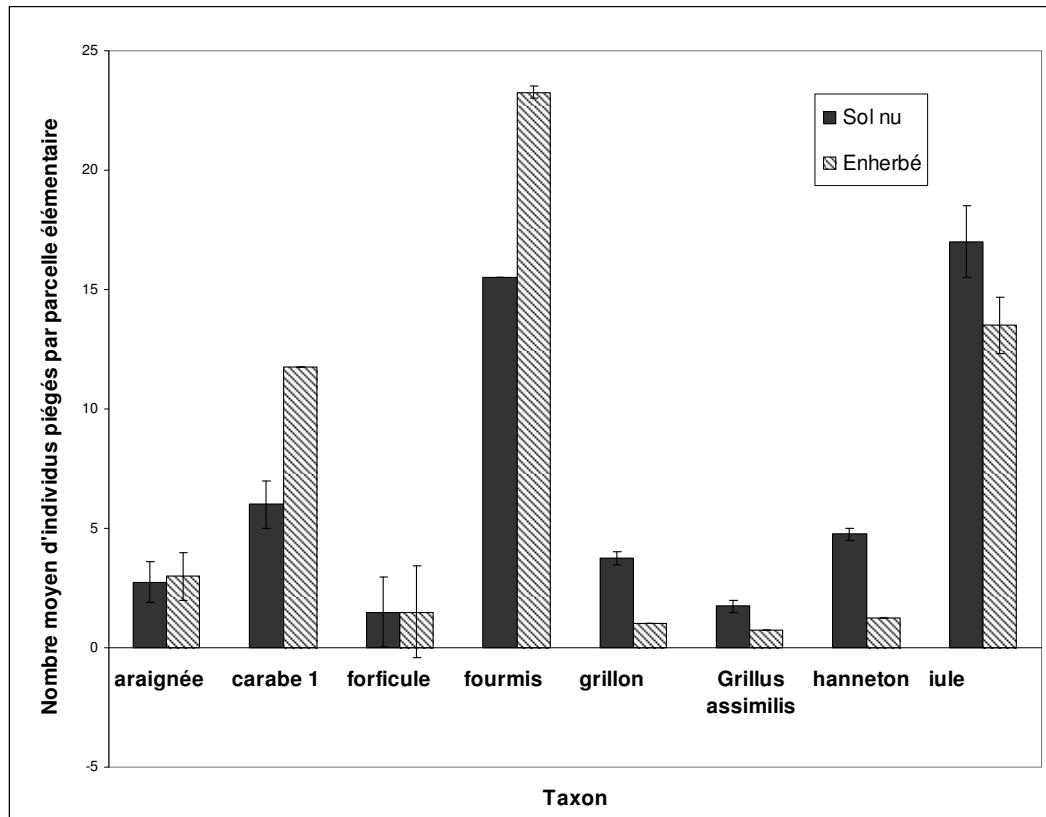


Figure 6 : Abondance moyenne des différents taxa les plus piégés par traitement (\pm erreur standard)

Tableau 3 : Analyse des effets du taxon et du traitement (enherbement ou sol nu) sur l'abondance (nombre d'individus piégés)

Les interactions entre les facteurs sont notées par des deux-points (taxon : traitement)

	ddl	ddl résiduels	Déviance résiduelle	Valeur de p
Taxon	23	168	252.22	<0.0001
Traitement	1	167	252.20	0.89
Taxon : Traitement	23	144	184.86	<0.0001

2. Isotopes stables

2.1. Taux en isotopes stables des ressources potentielles

Les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$, en $\delta^{13}\text{C}$ et les erreurs standard sont calculées pour les prélèvements végétaux et prélèvements de sol (figure 7). Les moyennes sont calculées en fonction du traitement des parcelles considérées.

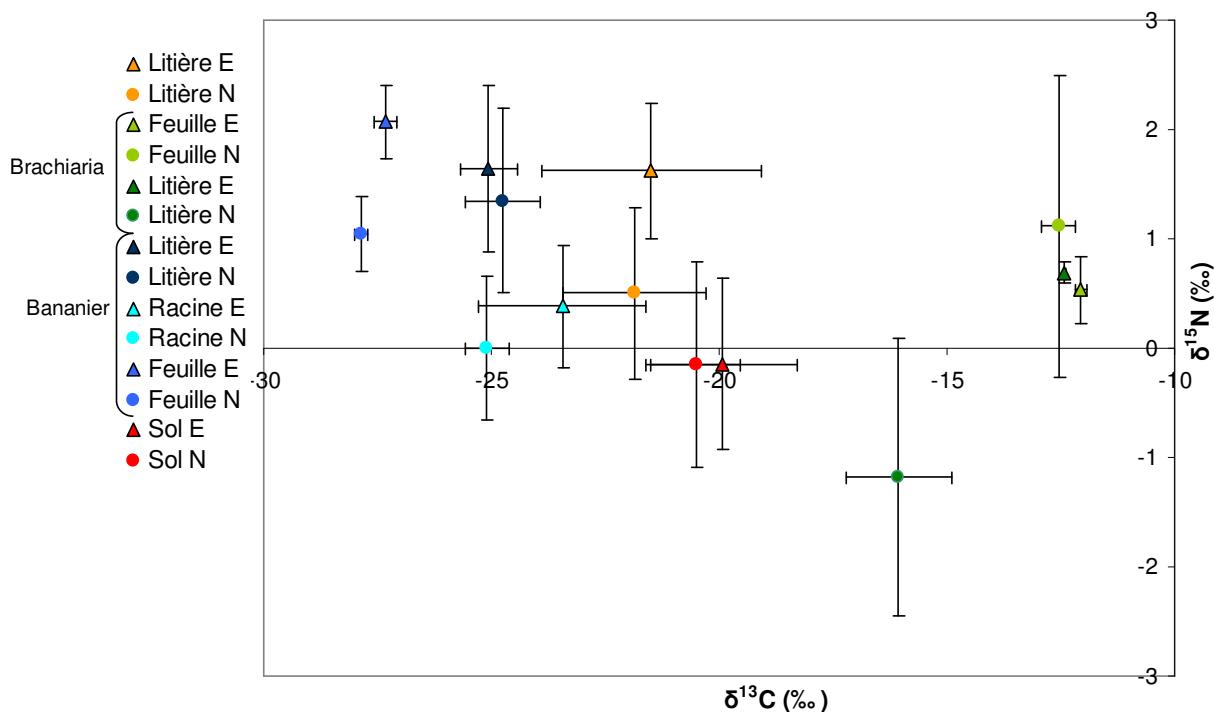


Figure 7 : Valeurs moyennes (\pm erreur standard) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des prélèvements de sol et prélèvements végétaux

« E » signifie que les prélèvements ont été effectués sur des parcelles enherbées, « N » signifie que les prélèvements ont été effectués sur des parcelles non enherbées.

Les valeurs moyennes $\delta^{15}\text{N}$ des prélèvements végétaux et des prélèvements de sol sont toujours inférieures à 3 ‰, et les valeurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ sont comprises entre -30 ‰ et -10 ‰. La moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles de bananier est -27.58 ‰ et -12.22 ‰ pour les feuilles de *B. decumbens*. Les moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ sont 1.56 ‰ et 0.73 ‰ pour les feuilles de bananiers et les

feuilles de *B. decumbens* respectivement. Les moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ des racines de bananiers sont inférieures à 1 ‰ et les moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ sont supérieures à celles des feuilles (comprises entre -25 et -20 ‰). Les moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ des litières sont comprises entre celles des deux sources C3 et C4, avec la litière essentiellement à base de bananier plus proche de -27.58 ‰, et la litière essentiellement à base de *B. decumbens* plus proche de -12.22 ‰.

2.2. Taux en isotopes stables des différents taxa

Pour chaque taxon, en fonction du traitement, les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ et en $\delta^{13}\text{C}$ sont calculées, ainsi que l'erreur standard (figure 8).

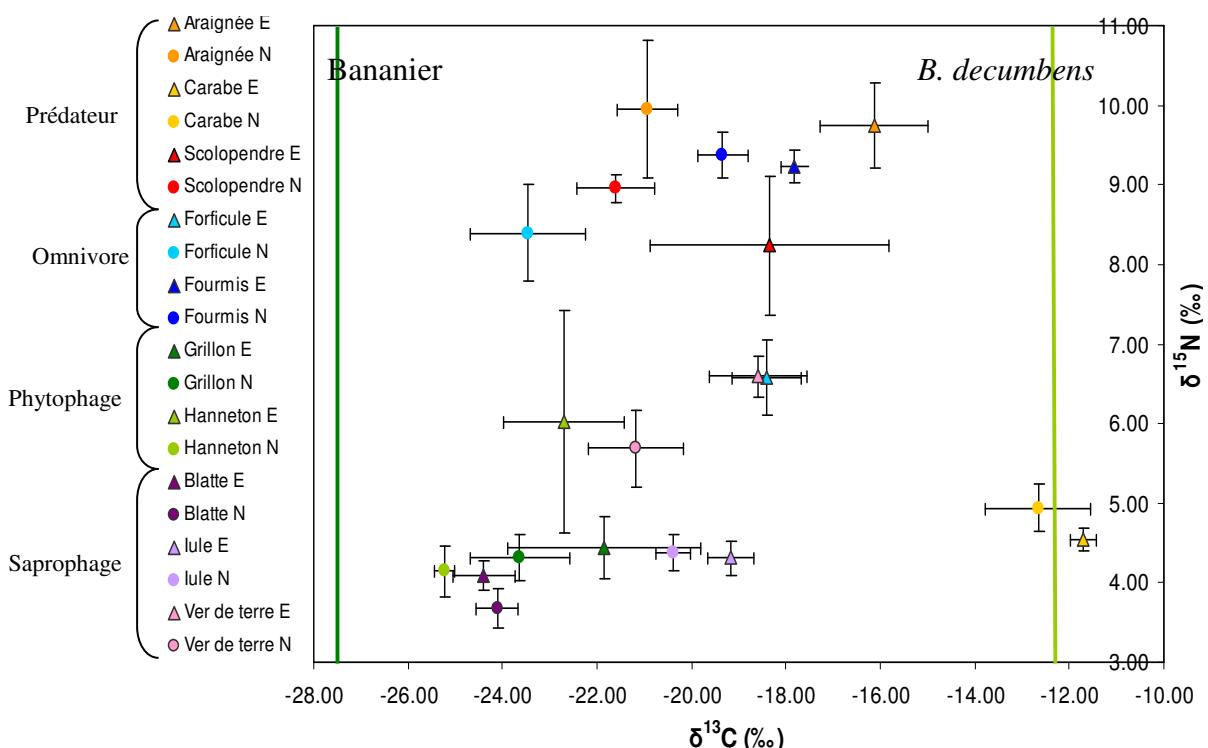


Figure 8 : Valeurs moyennes (\pm erreur standard) des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des organismes collectés

« E » signifie que les organismes ont été piégés sur les parcelles enherbées, « N » signifie que les organismes ont été piégés sur les parcelles non enherbées. Les traits verticaux de couleur verte représentent la moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles de bananier (vert foncé) et des feuilles de *B. decumbens* (vert clair).

Les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ et en $\delta^{13}\text{C}$ sont comprises entre 3 et 11 ‰, et -25 et -10 ‰ respectivement. Dans l'espace de la niche trophique ($\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N}$) les taxa se situent donc au-dessus de l'ensemble des prélèvements de végétaux et de sol pour le ^{15}N , et sont compris entre les deux sources pour le ^{13}C . On note également que les prédateurs et omnivores sont globalement au-dessus des saprophages et des phytophages, excepté les carabes.

D'après l'analyse de variance, l'effet du régime alimentaire est significatif sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (tableau 4, $p < 0.0001$). Pour un régime alimentaire donné, les taxa ont des effets significatifs sur le $\delta^{13}\text{C}$ au sein de ce même régime alimentaire (tableau 4, $p < 0.0001$). On constate notamment que les carabes constituent le seul taxon significativement différent de tous les autres en ce qui concerne les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0.0001$ pour tous les couples possibles, test de Tukey).

Lorsque les parcelles sont enherbées, les valeurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ des taxa tendent à augmenter (figure 8). L'enherbement augmente donc de façon significative les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ (tableau 4, $p < 0.0001$). L'effet de l'interaction du traitement avec le régime alimentaire est significatif (tableau 4, $p < 0.0001$). Quel que soit le régime alimentaire, il y a augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ lorsque les parcelles sont enherbées (figure 9). L'effet de l'interaction du régime alimentaire avec le taxon et le traitement est également significatif (tableau 4, $p < 0.01$). L'effet de l'enherbement sur la teneur en $\delta^{13}\text{C}$ diffère selon le taxon (figure 10). La teneur en $\delta^{13}\text{C}$ augmente lorsque les parcelles sont enherbées pour tous les taxa, sauf pour les blattes. L'augmentation est la plus forte pour les araignées et les forficules ; elle est la plus faible pour les carabes, fourmis, iules et *G. assimilis* ; elle est intermédiaire pour les scolopendres, les vers de terre et les hennetons (figure 10).

Tableau 4 : Analyse de la variance des effets du régime alimentaire, du taxon et du traitement, sur le $\delta^{13}\text{C}$

Le taxon est un facteur imbriqué dans le régime alimentaire. Les interactions entre les facteurs sont notées par des deux-points (régime alimentaire : taxon).

	ddl	Valeur de F	Valeur de p
Régime alimentaire	4	87.35	<0.0001
Traitement	1	50.04	<0.0001
Régime alimentaire : taxon	5	21.17	<0.0001
Régime alimentaire : traitement	4	0.72	0.58
Régime alimentaire : taxon : traitement	5	2.95	0.01
Résidus	213		

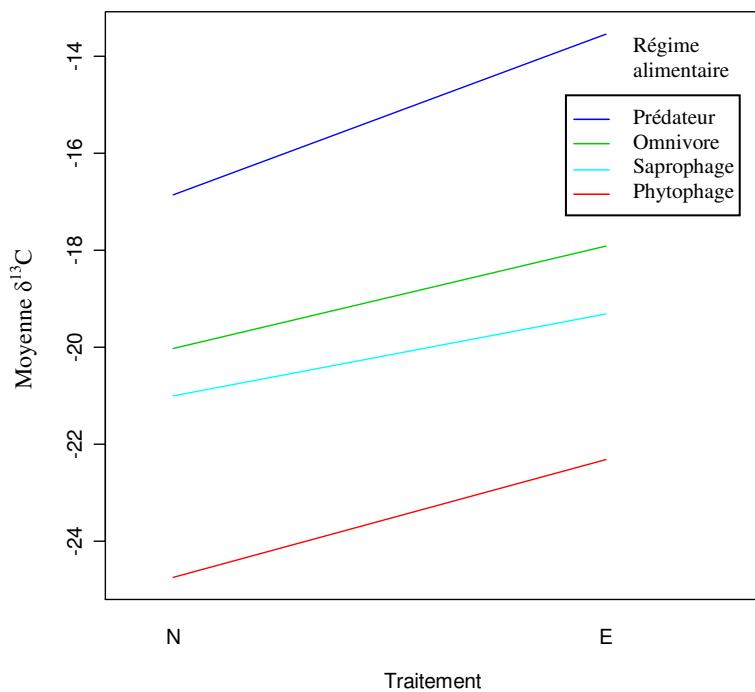


Figure 9 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des régimes alimentaires en fonction du traitement

Le facteur traitement prend deux modalités qui sont « sol nu » (N) ou « sol enherbé » (E).

Le facteur régime alimentaire prend quatre modalités : prédateur, omnivore, saprophage et phytopophage.

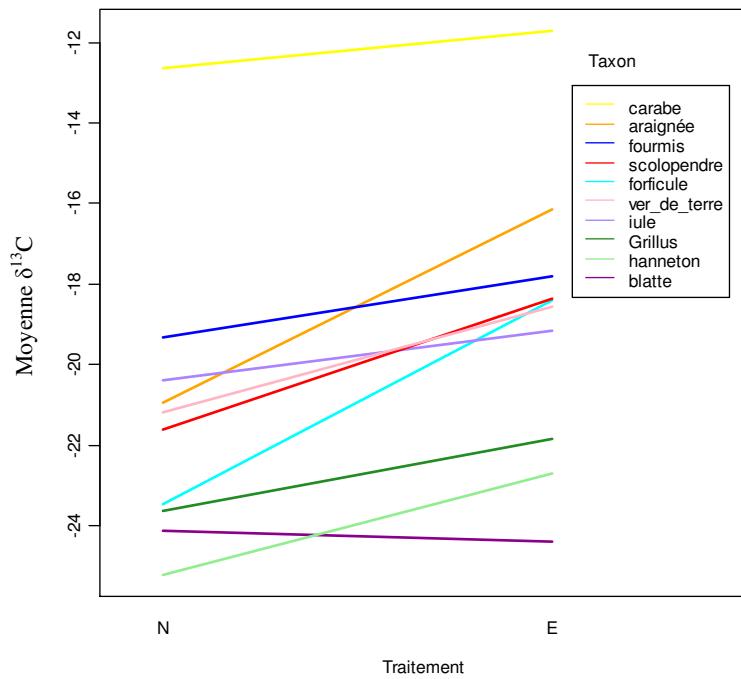


Figure 10 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des taxa en fonction du traitement

Le facteur traitement prend deux modalités qui sont « sol nu » (N) ou « sol enherbé » (E).

Le facteur taxon prend dix modalités.

L'analyse des moyennes des $\delta^{15}\text{N}$ indique que les organismes qui sont prédateurs ou omnivores ont des valeurs moyennes de 6.74 ‰ et 8.96 ‰ respectivement, alors que les phytophages et saprophages ont des valeurs moyennes de 4.48 ‰ et 4.69 ‰ respectivement. Les prédateurs et les omnivores ont donc des niveaux trophiques significativement supérieurs aux herbivores et saprophages (tableau 5, $p < 0.0001$). Pour un régime alimentaire donné, les taxa ont des effets significatifs sur le $\delta^{15}\text{N}$ au sein de ce même régime alimentaire (tableau 5, $p < 0.0001$). L'effet de l'interaction entre le régime alimentaire et le traitement n'est pas significatif (tableau 5, $p = 0.11$).

Tableau 5 : Analyse de la variance des effets du régime alimentaire, du taxon et du traitement, sur le $\delta^{15}\text{N}$

Le taxon est un facteur imbriqué dans le régime alimentaire. Les interactions entre les facteurs sont notées par des deux-points (régime alimentaire : taxon).

	ddl	Valeur de F	Valeur de p
Régime alimentaire	4	117.56	<0.0001
Traitement	1	0.81	0.37
Régime alimentaire : taxon	5	48.79	<0.0001
Régime alimentaire : traitement	4	1.92	0.11
Régime alimentaire : taxon : traitement	5	1.64	0.15
Résidus	213		

Les statistiques circulaires sont utilisées en complément des statistiques traditionnelles pour analyser les taux en isotopes stables. Les figures 11 et 12 représentent les vecteurs de changement de direction pour l'ensemble de la communauté, et pour chaque régime alimentaire, respectivement. Mis à part pour un taxon, les vecteurs de changement de direction des taxa s'orientent vers les $\delta^{13}\text{C}$ croissant.

Le tableau 6 montre les résultats des statistiques circulaires pour l'ensemble de la communauté et pour chaque régime alimentaire. Il y a une direction moyenne significative du mouvement de la communauté dans l'espace de la niche trophique (tableau 6, test de Rayleigh, $p < 0.001$). Entre le traitement sol nu et le traitement enherbé, il y a une augmentation significative des taux en $\delta^{13}\text{C}$ (figure 11). Pour chacun des groupes il n'y a pas de direction moyenne significative du mouvement des taxa, excepté pour les prédateurs dont le changement de direction est faiblement significatif et orienté vers les $\delta^{13}\text{C}$ croissant (tableau 6, test de Rayleigh, $p = 0.04$).

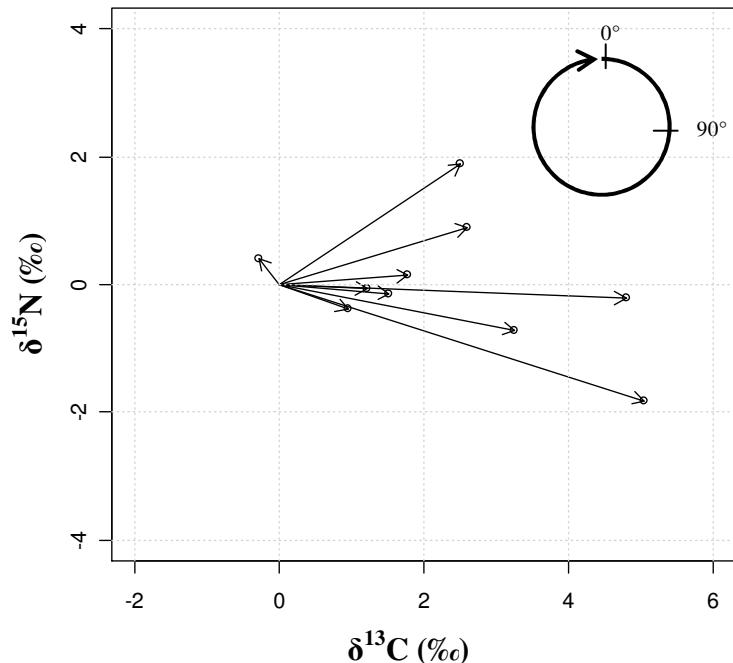


Figure 11 : Vecteurs des changements de direction des taxa entre le traitement sol nu et le traitement enherbé

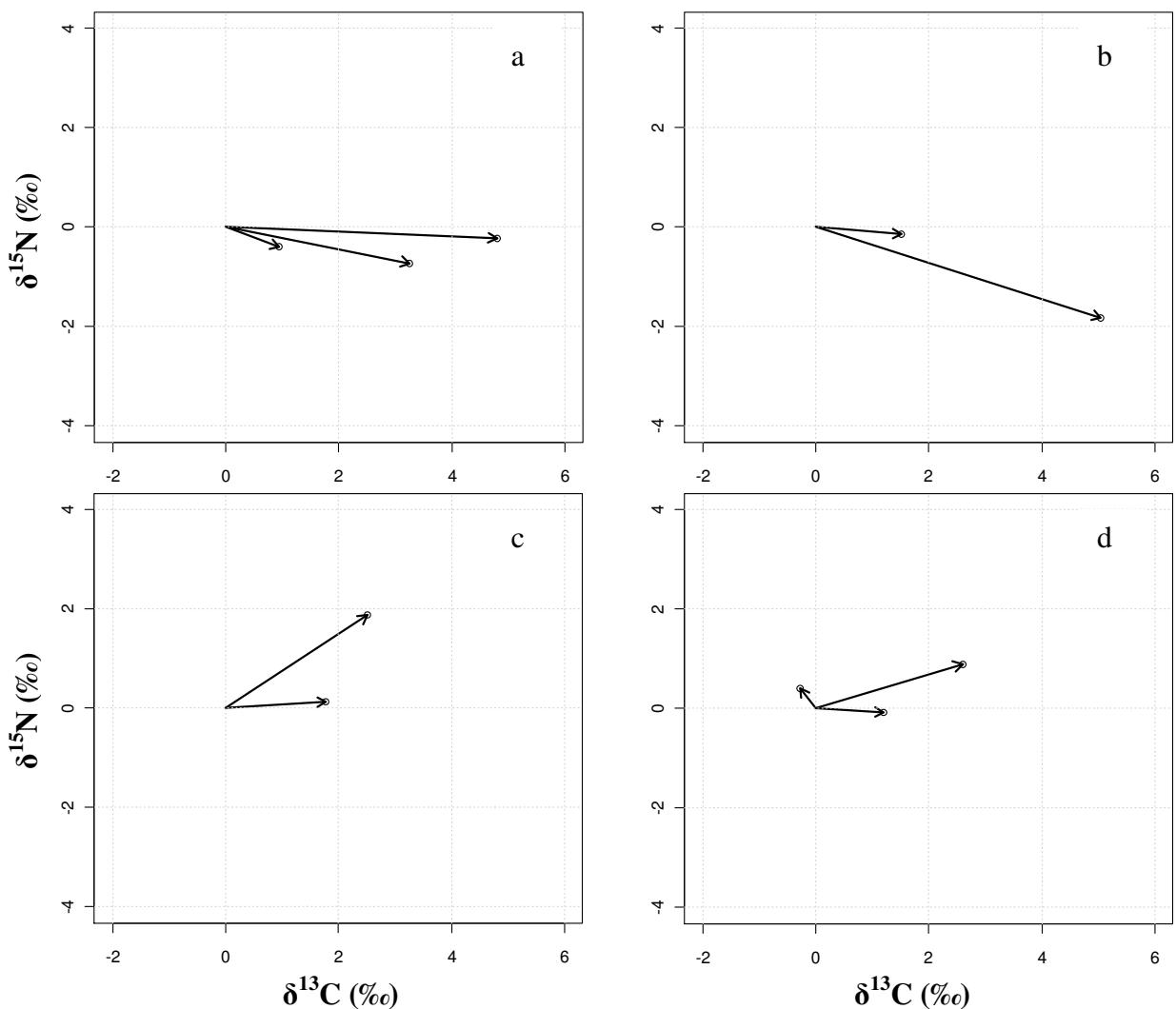


Figure 12 : Vecteurs des changements de direction des taxa entre le traitement sol nu et le traitement enherbé
 (a) le graphique des vecteurs de changements de direction des taxa prédateurs, (b) celui des taxa omnivores, (c) celui des taxa phytophages, (d) celui des taxa saprophages

Tableau 6 : Statistiques circulaires quantifiant les changements dans l'espace de la niche trophique
La direction moyenne est donnée en degrés (sens horaire)

Sol nu à sol enherbé	Vecteur moyen		Test de Rayleigh
	Direction moyenne (μ)	Longueur (r)	
Communauté	84.80	0.80	<0.001
Prédateurs	102.56	0.99	0.04
Omnivores	102.56	0.99	0.14
Phytophages	69.33	0.96	0.16
Saprophages	51.57	0.58	0.39

3. Etude de la niche trophique de la communauté

Le TA de la communauté est tracé sur un graphique $\delta^{15}\text{N}$ en fonction de $\delta^{13}\text{C}$, pour chaque traitement. L'enherbement modifie très peu la longueur du réseau et la diversité trophique de la communauté. L'aire est sensiblement identique : 30.01 et 29.69 %^{o2} respectivement, pour le traitement sol nu et le traitement enherbé. La niche trophique est déplacée d'environ 30 % vers les $\delta^{13}\text{C}$ croissants pour le traitement enherbé. Ce déplacement est plus notable pour les niveaux trophiques les plus élevés.

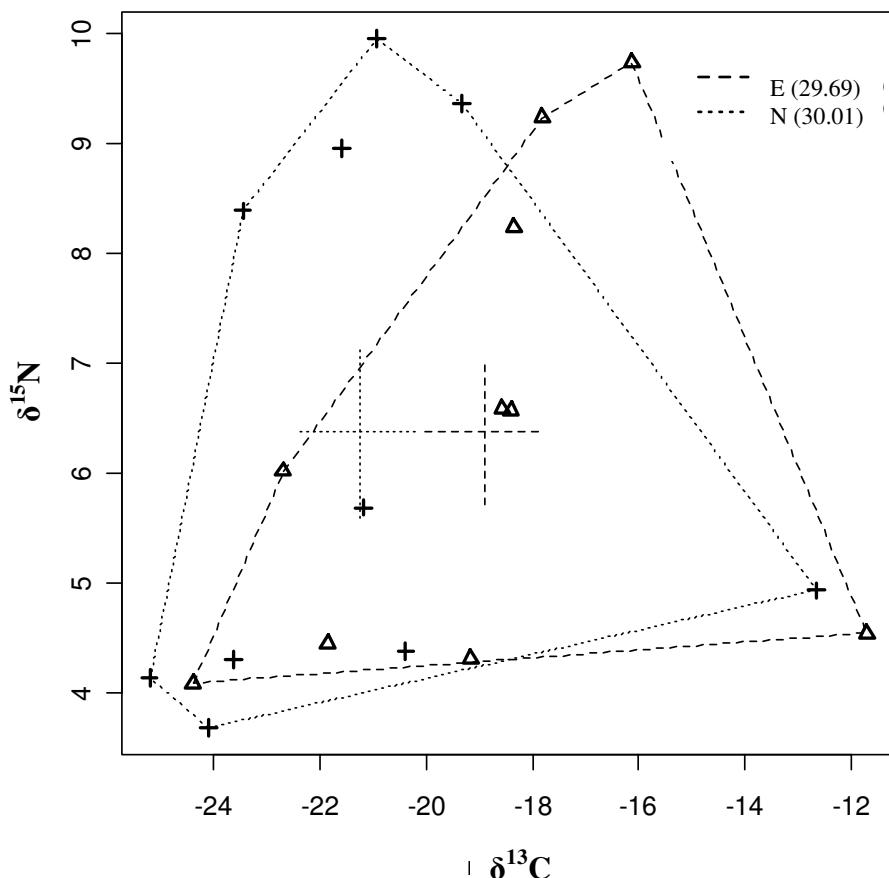


Figure 13 : TA de la communauté

Chaque symbole représente la valeur moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ pour un taxon, pour un traitement : des triangles pour le traitement E (sol enherbé), des croix pour le traitement N (sol nu). Le TA est symbolisé par les pointillés et la valeur est donnée entre parenthèse pour chaque traitement.

4. Niveaux trophiques des taxa

Le niveau trophique de chaque taxa est calculé, à l'aide des équation décrites dans la partie 2 (tableau 7). Sur le traitement sol nu, pour les prédateurs, le niveau trophique varie entre 1.2 pour les carabes et 2.7 pour les araignées, celui des omnivores varie entre 2.2 (forficules) et 2.5 (fourmis), celui des saprophages varie entre 0.8 pour les blattes 1.4 pour les vers de terre. Le niveau trophique est de 1 et 0.7 pour les deux phytophages. Entre le traitement sol nu et le traitement enherbé les niveaux trophiques restent sensiblement les mêmes pour les prédateurs et les fourmis, avec une tendance à la diminution. Il y a une forte diminution du niveau trophique des forficules (-0.5). Les niveaux trophiques des iules et des blattes restent sensiblement les mêmes. Ils augmentent pour les phytophages et les vers de terre (+0.3 à +0.5).

Globalement sur sol enherbé, la proportion de bananier dans le régime alimentaire des différents taxa diminue, excepté pour *G. assimilis* pour lesquels la proportion de bananier augmente de 20 %. Les phytophages et les blattes, dans le système considéré (deux sources), quel que soit le traitement, ont un régime alimentaire basé quasiment uniquement sur le bananier. Les iules consomment pour moitié de la matière organique issue du bananier, que ce soit sur sol nu ou sol enherbé, et la proportion de bananier dans le régime alimentaire varie peu. Les fourmis consomment pour moitié des organismes dont la signature en $\delta^{13}\text{C}$ est celle du bananier, quel que soit le traitement. Les araignées et les forficules, sur sol nu, consomment principalement des organismes pour lesquels la base du réseau trophique est le bananier. Sur sol enherbé, cette proportion diminue de près de 40 %. On observe la même tendance pour les vers de terre et les scolopendres, mais avec une diminution de l'ordre de 20 %. Les carabes quant à eux ne consomment que la plante de couverture, quel que soit le traitement.

Tableau 7 : Niveaux trophiques

« N » le traitement sol nu, « E » le traitement enherbé, « a » l'estimation de la proportion de bananier dans le régime alimentaire du consommateur considéré

Régime alimentaire	Taxon	Niveau trophique		a	
		N	E	N	E
Prédateur	araignée	2.69	2.64	0.71	0.36
	carabe	1.24	1.12	0.07	0.00
	scolopendre	2.39	2.19	0.75	0.51
Omnivore	fourmis	2.52	2.48	0.59	0.40
	forficule	2.22	1.7	0.89	0.50
Saprophage	iule	1.05	1.03	0.63	0.54
	blatte	0.83	0.95	0.89	0.92
	ver de terre	1.43	1.7	0.70	0.51
Phytophage	hanneton	0.96	1.52	0.98	0.81
	<i>G. assimilis</i>	0.734	1.06	0.86	1.00

Les différences isotopiques pour le $\delta^{15}\text{N}$ entre les prédateurs/omnivores et les saprophages ($\Delta_{\text{PO-S}}$), et les prédateurs/omnivores et les phytophages ($\Delta_{\text{PO-Ph}}$), sont plus faibles sur le traitement enherbé que sur le traitement sol nu (tableau 8). Les différences isotopiques entre les prédateurs/omnivores et les saprophages passent de 3.82 sur sol nu à 2.81 sur sol enherbé, et celles entre prédateurs/omnivores et les phytophages passent de 4.16 à 2.33. Les différences isotopiques entre deux niveaux trophiques consécutifs sont donc supérieures à 3.4 ‰ sur sol nu, et inférieures à 3.4 ‰ sur sol enherbé. Cette dernière tendance traduirait une augmentation du degré d'omnivorie (Post et Takimoto, 2007).

Tableau 8 : Différences isotopiques entre deux niveaux trophiques consécutifs

$\Delta_{\text{PO-S}}$ la moyenne des prédateurs et omnivores moins la moyenne des saprophages, $\Delta_{\text{PO-Ph}}$ la moyenne des prédateurs et omnivores moins la moyenne des phytophages. « N » le traitement sol nu et « E » le traitement enherbé.

$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\Delta_{\text{PO-S}}$	$\Delta_{\text{PO-Ph}}$
N	3.82	4.16
E	2.81	2.33

DISCUSSION

1. Caractérisation des réseaux trophiques en bananeraies

L'analyse de l'abondance a permis de déterminer les principaux taxa représentés dans un système bananier lorsque l'on utilise le piégeage : les fourmis, les forficules, les iules, les carabes, les araignées, les hennetons et les grillons (types 1 et 2).

L'étude sur les teneurs en isotopes stables n'a été effectuée que sur les dix taxa les plus abondants. Les valeurs de la déviation en $\delta^{13}\text{C}$ des feuilles du bananier et du *B. decumbens* sont respectivement de -27.58 ‰ et -12.22 ‰. Ces données sont conformes à la littérature qui donne comme valeurs -26.5 ‰ pour le bananier (Yakir et Israeli, 1995) et -12.1 ‰ pour le *B. decumbens* (Medina *et al.*, 1999). Il semblerait qu'il y ait deux réseaux trophiques présents : un réseau dont l'un des producteurs primaires serait le bananier ($\delta^{13}\text{C} = -27.58 \text{ ‰}$), et un deuxième réseau dont le *B. decumbens* ($\delta^{13}\text{C} = -12.30 \text{ ‰}$) serait l'un des producteurs primaires, et dont les carabes seraient le seul composant piégé. En effet, d'après le test de Tukey HSD, les carabes sont les seuls organismes significativement différents de tous les autres en ce qui concerne les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ (valeur de p égale à 0 pour tous les couples possibles).

Les prédateurs et omnivores ont des teneurs en $\delta^{15}\text{N}$ significativement supérieures aux phytophages et saprophages. Ceci confirme que le $\delta^{15}\text{N}$ dépend bien du régime alimentaire dans le système étudié (Ponsard et Arditi, 2000). De plus, les niveaux trophiques calculés pour les différents taxa correspondent globalement au régime alimentaire trouvé dans la littérature : entre 0.8 et 1.1 pour les saprophages et phytohages, entre 1.7 et 2.7 pour les prédateurs et omnivores. Le seul niveau trophique qui ne concorde pas avec le régime alimentaire, est celui des carabes : leur niveau trophique aurait dû être au minimum de 2, puisqu'ils sont prédateurs (Delvare et Aberlenc, 1989), or il n'est que de 1.24 et 1.12 sur sol nu et sol enherbé respectivement. Les carabes pourraient appartenir à un réseau trophique différent et utiliser une autre ressource exogène à la parcelle ou inconnue, ayant une signature isotopique différente de celle du bananier : avec un $\delta^{15}\text{N}$ inférieur à celui des bananiers et un $\delta^{13}\text{C}$ supérieur à celui du *B. decumbens*. Ces résultats doivent cependant être analysés avec précaution car l'enrichissement trophique isotopique des consommateurs est inconnu, or il peut varier fortement en fonction du régime alimentaire (Halaj *et al.*, 2005). L'enrichissement trophique isotopique des saprophages peut ainsi n'être que de 0.5 ‰ (au lieu des 3.4 ‰ utilisés) (Vanderklift et Ponsard, 2003).

2. Effet de l'enherbement

L'enherbement augmente de façon significative les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$. On constate une direction moyenne significative du mouvement de la communauté vers les $\delta^{13}\text{C}$ croissants. L'ensemble de la niche trophique se trouve ainsi décalée d'environ 30 % dans cette direction, avec un mouvement plus marqué pour les niveaux trophiques les plus élevés ($\delta^{15}\text{N} > 8\text{‰}$). Les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des taxa se rapprochent donc de la valeur de la déviation en $\delta^{13}\text{C}$ du *B. decumbens*. Cela traduirait une augmentation des ressources exploitées par les différents taxa : les consommateurs primaires intègreraient dans leur régime alimentaire la plante de couverture, d'où une modification de la teneur en $\delta^{13}\text{C}$ à tous les niveaux de la chaîne trophique. On peut supposer également que le régime alimentaire des prédateurs et omnivores est plus diversifié lorsqu'il y a intégration d'une plante de couverture. Les statistiques circulaires indiquent de plus que les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des organismes prédateurs diminuent lorsque les parcelles sont enherbées (valeur de p cependant à la limite de la significativité). D'après Post et Takimoto (2007) une diminution du $\delta^{15}\text{N}$ peut être due à un changement du degré d'omnivorie. En effet, lorsqu'il y a prédation intragUILDE, la longueur de la chaîne trophique diminue avec l'augmentation de la disponibilité en ressources, et plus la disponibilité augmente, plus le degré d'omnivorie augmente (Post et Takimoto, 2007). Les données isotopiques des prédateurs et omnivores dans le cas de l'étude ne permettent pas de conclure à une prédation intragUILDE, bien que beaucoup de prédateurs de la litière soient généralistes et puissent avoir des comportements cannibales ou de prédation intragUILDE (Halaj *et al.*, 2005). Il n'y a pas de modification significative des taux en $\delta^{15}\text{N}$ pour les autres régimes alimentaires.

Les différences isotopiques pour le $\delta^{15}\text{N}$ entre deux niveaux trophiques consécutifs (entre les prédateurs/omnivores et les saprophages, et entre les prédateurs/omnivores et les phytophages) sont plus faibles sur le traitement enherbé que sur le traitement sol nu. Les différences isotopiques sont supérieures à 3.4 ‰ sur sol nu, et inférieures à 3.4 ‰ sur sol enherbé. On peut alors supposer qu'il y a de la prédation intragUILDE au sein du groupe prédateur/omnivores (Ponsard et Ardit, 2000). Cela confirmerait l'hypothèse de l'augmentation de l'omnivorie décrite plus haut.

La composition du régime alimentaire, a été calculée dans le cas d'un système composé de deux sources : le bananier et le *B. decumbens*. Globalement sur sol enherbé, la proportion de bananier dans le régime alimentaire des différents taxa diminue, excepté pour *G. assimilis* pour lequel la proportion de bananier augmente de 20 %. Les phytophages et les blattes, quel que soit le traitement considéré, ont un régime alimentaire basé quasiment uniquement sur le bananier. Que

ce soit sur sol nu ou sol enherbé, les iules et les fourmis consomment environ pour moitié des organismes dont la signature en $\delta^{13}\text{C}$ est proche de celle du bananier. Les araignées et les forficules, sur sol nu, consomment principalement des organismes pour lesquels la base du réseau trophique est le bananier. Sur sol enherbé, cette proportion diminue de près de 40 %. On observe la même tendance pour les vers de terre et les scolopendres, mais avec une diminution de l'ordre de 20 %. Les carabes quant à eux ne consomment que la plante de couverture, quel que soit le traitement. La diminution d'intervention du bananier en tant que producteur primaire sur sol enherbé pour l'ensemble des taxa concorde avec les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$. Cela conforte l'hypothèse de la diversification trophique de ces groupes sur sol enherbé.

Pour ce qui est de l'effet de l'enherbement sur le niveau trophique, il concorde avec l'analyse des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ pour les prédateurs : les niveaux trophiques restent sensiblement les mêmes, avec une tendance à la diminution. On constate la même tendance pour les omnivores, avec une diminution particulièrement forte pour les forficules (-0.5). Les niveaux trophiques des phytophages et saprophages tend à augmenter, avec des augmentations plus fortes pour les phytophages et vers de terre (+0.3 à +0.5). Ces données confortent l'hypothèse de la prédation intragUILde au sein du groupe prédateur/omnivores et de l'augmentation du degré d'omnivorie décrit.

3. Contrôle des bioagresseurs

Cette étude a permis d'avoir un aperçu de l'ensemble des espèces présentes dans les bananeraies, autres que les ravageurs. Peu d'études ont été menées sur ce sujet. Pourtant avec la diminution du nombre de substances actives autorisées, il devient impératif de trouver des moyens de lutte alternative qui peuvent passer notamment par l'utilisation de méthodes favorisant le développement d'une faune auxiliaire. D'autres études plus approfondies pourraient se focaliser sur l'étude des auxiliaires potentiels, qui appartiennent principalement aux groupes des prédateurs et omnivores.

Des études récentes ont été menées sur l'utilisation possible de fourmis pour lutter contre le charançon du bananier. Les stades immatures du charançon se déroulent entièrement au sein du bulbe du bananier, rendant le contrôle de ce ravageur difficile. N'ayant pas trouvé de parasitoïde du charançon, la lutte biologique à l'aide d'arthropodes prédateurs est considérée comme le meilleur moyen de contrôle de ce ravageur (Abera-Kalibata *et al.*, 2006 ; Gold *et al.*, 2001). Les ennemis naturels, potentiellement capables de se nourrir des stades immatures des charançons dans les bulbes, sont les plus susceptibles de convenir comme agent de lutte biologique. Les

fourmis sont de plus en plus reconnues comme étant d'importants prédateurs dans les systèmes agricoles (Way et Khoo, 1992 ; Perfecto et Casteñieras, 1998 cités par Abera-Kalibata *et al.*, 2008), notamment dans les systèmes bananiers (Gold *et al.*, 2001). Elles ont en effet la possibilité de maintenir des niveaux élevés d'approvisionnement (la satiété n'affecte pas la prédation et les excès de nourriture sont stockés dans le nid). Certaines espèces sont capables d'aller chercher les oeufs de charançons dans les bulbes infestés, ce qui pourrait réduire les dommages causés (Abera-Kalibata *et al.*, 2007, 2008). Elles peuvent facilement être manipulées par des agriculteurs (Risch et Caroll, 1982). Des fourmis de la famille des Myrmicinae ont déjà été utilisées pour contrôler le charançon du bananier à Cuba (Casteñieras et Ponce, 1991 ; Perfecto et Casteñieras, 1998 cités par Abera *et al.*, 2008). Les fourmis ont permis de réduire de 60 à 70 % la population des charançons (Perfecto et Casteñieras, 1998 cités par Abera *et al.*, 2008).

4. Limites de l'étude

Si l'enherbement ne semble pas avoir d'effet sur l'abondance globale, l'abondance de certains taxa est favorisée par rapport à d'autres. C'est le cas des carabes, des fourmis et des hylodes. Cependant, certains taxa piégés ne sont composés que d'un seul échantillon, comportant un seul individu, qui n'est donc piégé que sur l'un ou l'autre des traitements. Il devient dans ce cas difficile d'évaluer le véritable effet de l'enherbement, car la présence d'un taxon sur un seul des deux traitements peut n'être dû qu'à l'effet du hasard. De plus, l'analyse de l'abondance a permis de déterminer les principaux taxa représentés dans un système bananier lorsque l'on utilise le piégeage. Mais si les individus avaient été comptés lors de la réalisation des monolithes, les scolopendres et les vers de terre auraient également fait partie des taxa principaux. Les données d'abondance en auraient été certainement fortement modifiées.

Seuls deux charançons ont été piégés, et uniquement sur le traitement sol nu. Cela est très certainement dû à la présence de pièges à phéromone présents sur les parcelles. Les données isotopiques des charançons n'ont donc pas pu être analysées du fait d'un échantillon de taille trop faible. Il aurait pourtant été intéressant d'étudier la teneur en isotopes stables du charançon, principal ravageur sur bananier à la Martinique.

Les parcelles utilisées pour cette étude n'ont pas été spécialement mises en place pour l'expérimentation. Le sol nu n'était donc pas parfaitement nu, et il y avait par endroits présence d'adventices. Les parcelles élémentaires sont aussi relativement petites (230 m²). Il y a pu se produire des déplacements des organismes les plus mobiles. Il est donc possible qu'il y ait eu

intervention d'autres plantes en C4 dans la signature isotopique des organismes analysés et des prélevements de litière et de sol.

Il faut noter que pour le calcul du niveau trophique et pour le calcul de l'intervention du bananier dans le régime alimentaire des différents taxa, la valeur de l'enrichissement trophique isotopique est constant quel que soit le taxon (ce sont des moyennes qui sont utilisées). Ces moyennes ont été calculées sur un grand nombre d'espèces. Or cette valeur peut fortement varier entre les taxa (Philipps et Koch, 2002). Cela est susceptible de modifier fortement les calculs.

5. Perspectives et améliorations

En premier lieu, en ce qui concerne le dispositif expérimental, il serait préférable d'utiliser des parcelles de taille supérieure (doublée), pour lesquelles le traitement sol nu soit parfaitement réalisé et établi depuis plusieurs mois. Cela limiterait les déplacements d'espèces entre les parcelles et l'intervention d'autres plantes en C4 dans la signature isotopique des échantillons analysés. Il serait également nécessaire d'utiliser des parcelles sur lesquelles il n'y a pas de pièges à phéromones pour capturer des charançons. Il serait ainsi possible de tester l'effet de l'enherbement sur l'abondance en charançons. Il serait intéressant de tester plusieurs espèces comme plantes de couverture. Il faudrait enfin qu'il y ait des répétitions à différentes périodes de l'année, pour étudier l'évolution des réseaux en fonction du stade de la culture et du climat.

Les techniques de piégeage et de réalisation de monolithes étant complémentaires, il est donc nécessaire de garder les deux techniques. Mais il serait judicieux de choisir au préalable les taxons étudiés, et peut-être essayer d'échantillonner la microfaune. Les taxa conservés doivent posséder un intérêt fonctionnel certain ou possible (vers de terre, fourmis...), ou avoir une importance économique. Afin d'obtenir plus d'échantillons, la méthode d'échantillonnage doit être modifiée : l'échantillon doit être constitué d'un seul individu, et les organismes récupérés lors de la réalisation des monolithes doivent être comptés.

On veillera également à piéger et différencier plusieurs espèces de fourmis, et analyser œufs et larves de charançons pour déterminer si ces espèces sont des consommatrices des stades immatures. Cela permettrait d'évaluer les possibilités de mise en place d'une lutte biologique sur les bananeraies grâce à une ou plusieurs de ces espèces.

Des études en laboratoire s'avèrent indispensables pour identifier dans un premier temps la véritable composition du régime alimentaire des taxa étudiés, et dans un deuxième temps l'enrichissement trophique isotopique des espèces étudiées. Ainsi il sera possible de réaliser des analyses plus précises, notamment à l'aide du logiciel isosource (Phillips et Koch, 2002 ; Phillips et Gregg, 2003).

Conclusion

Les plantes de couverture sont de plus en plus utilisées dans les nouveaux systèmes de culture, à la fois pour leur intérêt mécanique (maintien du sol) et leur capacité à réguler les populations d'adventices. Le choix de plantes de couverture adaptées devrait participer à la restauration des équilibres au sein du peuplement végétal.

Cette étude a montré que les plantes de couverture ont également des effets sur les communautés de la macrofaune du sol. En effet, l'intégration de *Brachiaria decumbens* dans les parcelles a entraîné des changements de la structure trophique de la communauté étudiée (figure 14). Il y a notamment augmentation des ressources exploitées par les différents taxa : les consommateurs primaires intègrent le *B. decumbens* dans leur régime alimentaire, et le degré d'omnivorie des prédateurs augmente.

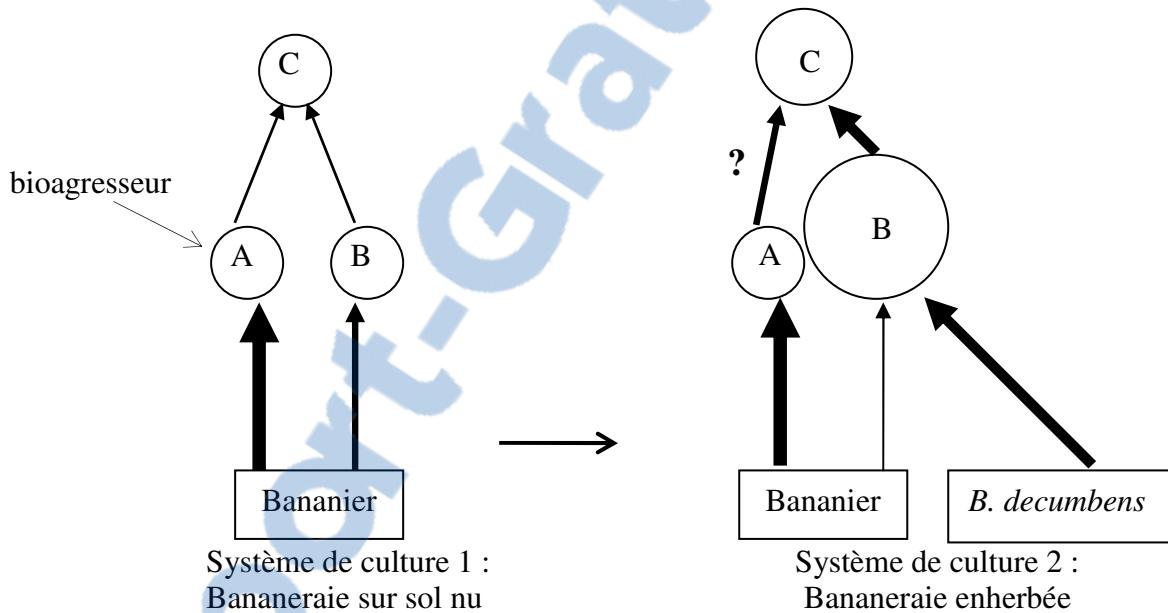


Figure 14 : Effets de l'ajout d'une plante de couverture sur la structure du réseau trophique et régulation potentielle des bioagresseurs

A, B, C et D des éléments de la macrofaune, avec A un bioagresseur.

Les flèches simples en traits pleins représentent les liens trophiques entre les différents éléments du réseau : à la base de la flèche se trouve l'organisme consommé par celui qui est à la pointe de la flèche.

Les principales questions qui découlent de cette étude concernent l'effet de l'intégration d'une plante de couverture sur l'abondance et la stabilité des espèces phytophages non inféodées au bananier (B sur la figure 14). En effet, cela pourrait favoriser les espèces prédatrices (C sur la figure 14), entraînant une régulation plus importante des bioagresseurs (A sur la figure 14). Les études à venir devront mettre l'accent sur ce phénomène de manière quantitative. Enfin, l'intégration de l'ensemble des données collectées dans des modèles devrait permettre de simuler l'évolution à long terme des populations en fonction des différentes espèces associées et d'aider au développement de moyens alternatifs de lutte contre les bioagresseurs.

Références bibliographiques

- Abera-Kalibata A.M., Gold C.S. et Van Driesche R., 2008. Experimental evaluation of the impacts of two ant species on banana weevil in Uganda. *Biological Control* 46 (2) : 147-157.
- Abera-Kalibata A.M., Gold C.S., Van Driesche R. et Ragama PE., 2007. Composition, distribution, and relative abundance of ants in banana farming systems in Uganda. *Biological Control* 40 (2) : 168-178.
- Abera-Kalibata A.M., Gold C.S. et Van Driesche R., 2006. Field surveys in Indonesia for natural enemies of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar). *Biological Control* 37 (1) : 16-24.
- Achard R., Tixier P., Thieuleux L., Langlais C. et Lavigne C., 2005. Du raisonné au biologique : convergence ou divergence ? Exemple des systèmes de culture bananiers, maraîchers et de l'arboriculture fruitière en Martinique. *Les cahiers du PRAM* 5 : 55-60.
- Adis J. (ED), 2001. Amazonian Arachnida and Myriapoda, Keys for the identification to classes, orders, families, some genera, and lists of known species. Pensoft Series Faunistica 24. Sofia-Moscow, 590 p.
- Agreste, 2007. Mémento agricole 2007 (Résultats 2006). Direction de l'Agriculture et de la Forêt de la Martinique, [s.l.].
- Altieri M.A, 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 (1-3) : 19-31.
- Anderson J.M., Ingram JSI, 1993. TSBF-Handbook of Methodology. Chapitre 3 : Field procedures, Soil fauna : 44-46. CAB International, Wallingford (UK), 236 p.
- Anderson W.A. et Polis G.A., 1998. Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. *Oikos* 81 : 75-80.
- Bachelier G., 1979. La faune des sols, son écologie et son action. ORSTOM, Paris, 391 p.
- Bikay S., 2005. Inventaire de la macrofaune en culture cotonnière sous quatre modes de gestion des sols : cas de Windé Pintchoumba (Nord) et Zouana (Extrême-Nord). Mémoire présenté en vue de l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome. Université de Dschang, Cameroun. 71 p.
- Breuil M., 2002. Histoire naturelle des Amphibiens et Reptiles terrestres de l'archipel Guadeloupéen. Guadeloupe, Saint-Martin, Saint-Barthélemy. Patrimoines Naturels 54. SPN / IEGB / MNHN, Paris, 339 p.
- Brévault T., Bikay S., Maldès J.M. et Naudin K., 2007. Impact of a no-till with mulch soil management strategy on soil macrofauna communities in a cotton cropping system. *Soil and Tillage Research* 97 (2) : 140-149.
- Casteñeras A.T. et Ponce E., 1991. Efectividad de la utilización de *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae) en la lucha biológica contra *Cosmopolites sordidus* (Coleoptera: Curculionidae), *Protección de Plantas* 1 : 15-21.

Côte F., 2007.

http://www.cirad.fr/recherches/axes_prioritaires/intensification_ecologique/exemples/reintroduire_la_biodiversite_dans_les_agrosystemes_de_bananiers

CSIRO, [s.d] : <http://www.ento.csiro.au/education/insects/dermoptera.html>

Delvare G. et Aberlenc H.P., 1989. Insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale. Clés pour la reconnaissance des familles. CIRAD, Montpellier 298 p.

DeNiro M.J. et S. Epstein, 1976. You are what you eat (plus a few %): the carbon isotope cycle in food chains. Geological Society of America Annual Meeting. Denver, Colorado, USA 8 : 834-835.

Europa (portail de l'Union européenne), 2007.

<http://europa.eu/rapid/pressReleasesAction.do?reference=MEMO/07/489&format=HTML&aged=0&language=FR&guiLanguage=en>

Ganry J., 2004. Diversité spécifique des peuplements végétaux à l'échelle du bassin versant et contrôle des parasites des cultures : l'exemple de la culture bananière aux Antilles françaises. Comptes Rendus Biologies 327 (7) : 621-627.

Gearing J.N., Gearing P.J., Rudnick D.T., Requejo A.G. et Hutchins M.J, 1984. Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based estuary. Geochimica et Cosmochimica Acta 48 : 1089-1098.

Gold C.S., Pena J.E. et Karamura E.B., 2001. Biology and integrated pest management for the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar) (coleoptera: Curculionidae). Integrated Pest Management Reviews 6 (2) : 79-155.

Grasman R. et Gramacy R.B., 2008. geometry: Mesh generation and surface tessellation. R package version 0.1-2. <http://users.fmg.uva.nl/rgrasman/Rqhull.html>

Halaj J., Peck R.W. et Niwa C.G., 2005. Trophic structure of a macroarthropod litter food web in managed coniferous forest stands: a stable isotope analysis with $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ Pedobiologia, 49 (2) : 109-118.

Hobson K.A., Piatt J.F. et Pitochelli J., 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. Journal of Animal Ecology 63 : 786-798.

INRA, 1998. <http://www.inra.fr.hypzz/pa.htm>

Insee Martinique, 2007. "Tableaux Économiques Régionaux" de la Martinique. Insee, Martinique, 165 p.

Lassoudière A., 2007. Le bananier et sa culture. Quae (Savoir-faire), Versailles, 383 p.

Lavelle P. et Spain A.V., 2005. Soil ecology. Springer, Netherlands, 654 p.

Layman C.A., Quattrochi J.P., Peyer C.M. et Allgeier J.E., 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. Ecology Letters 10 (10) : 937 – 944.

Lund U. et Agostinelli C., 2007. CircStats: Circular Statistics, from "Topics in circular Statistics" (2001). R package version 0.2-3. S-plus original at <http://statweb.calpoly.edu/lund/>

McNabb D.M., Halaj J. et Wise D.H., 2001. Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: a stable isotope analysis. *Pedobiologia* 45 : 289-297.

Medina E., Martinelli L.A., Barbosa E. et Victoria R.L., 1999. Natural abundance of ^{13}C in tropical grasses from the INPA, Instituto Nacional de pesquisas da Amazônia, herbarium. *Revista brasileira de Botânica* 22 (1).

Minagawa et Wada M.E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 50 : 2143-2146.

Moenen A. et Bärberi P., 2008. Functionel biodiversity: an agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 127 : 7-21.

Nadama, 2006. Influence de trois modes de gestion des sols sur le profil de la macrofaune du sol en parcelles cotonnières paysannes au nord Cameroun. Mémoire présenté en vue de l'obtention du Diplôme d'Ingénieur Agronome. Université de Dschang, Cameroun. 54 p.

Neilson R., Hamilton D., Wishart J., Marriott C.A., Boag B., Handley L.L., Scrimgeour C.M., McNicol J.W., Robinson D., 1998. Stable isotope natural abundances of soil, plants and soil invertebrates in an upland pasture. *Soil Biology and Biochemistry* 30 (13) : 1773-1782.

ONCFS, 2005. http://www.oncfs.gouv.fr/_OUTREMER/fauneprotegeeantilles.htm

Phillips D.L. et Koch P.L., 2002, Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* 130 (1) : 114-125.

Phillips D.L. et Gregg J.W., 2003, Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources. *Oecologia* 136 (2) : 261-269.

Pohar M. et Vidmar G., 2008. chplot: Augmented Convex Hull Plots. R package version 1.2. <http://www.mf.uni-lj.si/ibmi-english>

Ponsard S, Ardit R., 2000. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology* 81 (3) : 852-64.

Post D.M. et Takimoto G., 2007. Proximate structural mechanisms for variation in food-chain length. *Oikos* 116 (5) : 775-782.

R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Remaud G. et Akoka S., 2004.
<http://culturesciences.chimie.ens.fr/dossiers-chimie-societe-article-IsotopeTraceur.html>

Risch S.J. et Carroll C.R., 1982. The ecological role of ants in two Mexican agroecosystems, *Oecologia* 55 : 114-119.

Salmon F., 2006. La création de nouvelles variétés de bananes : un défi environnemental. Les cahiers du PRAM 6 : 23-29.

Schmidt O., Curry J.P., Dyckmans J., Rota E. et Scrimgeour C.M., 2004. Dual stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil invertebrates and their food sources. *Pedobiologia* 48 (2) : 171-180.

Staddon P., 2004. Carbon isotopes in functional soil ecology. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19 (3) : 148-154.

Vanderklift M.A. et Ponsard S., 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: meta-analysis. *Oecologia* 136 : 169-182.

Vander Zanden MJ, Rasmussen JB., 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80 (4) : 1395-404.

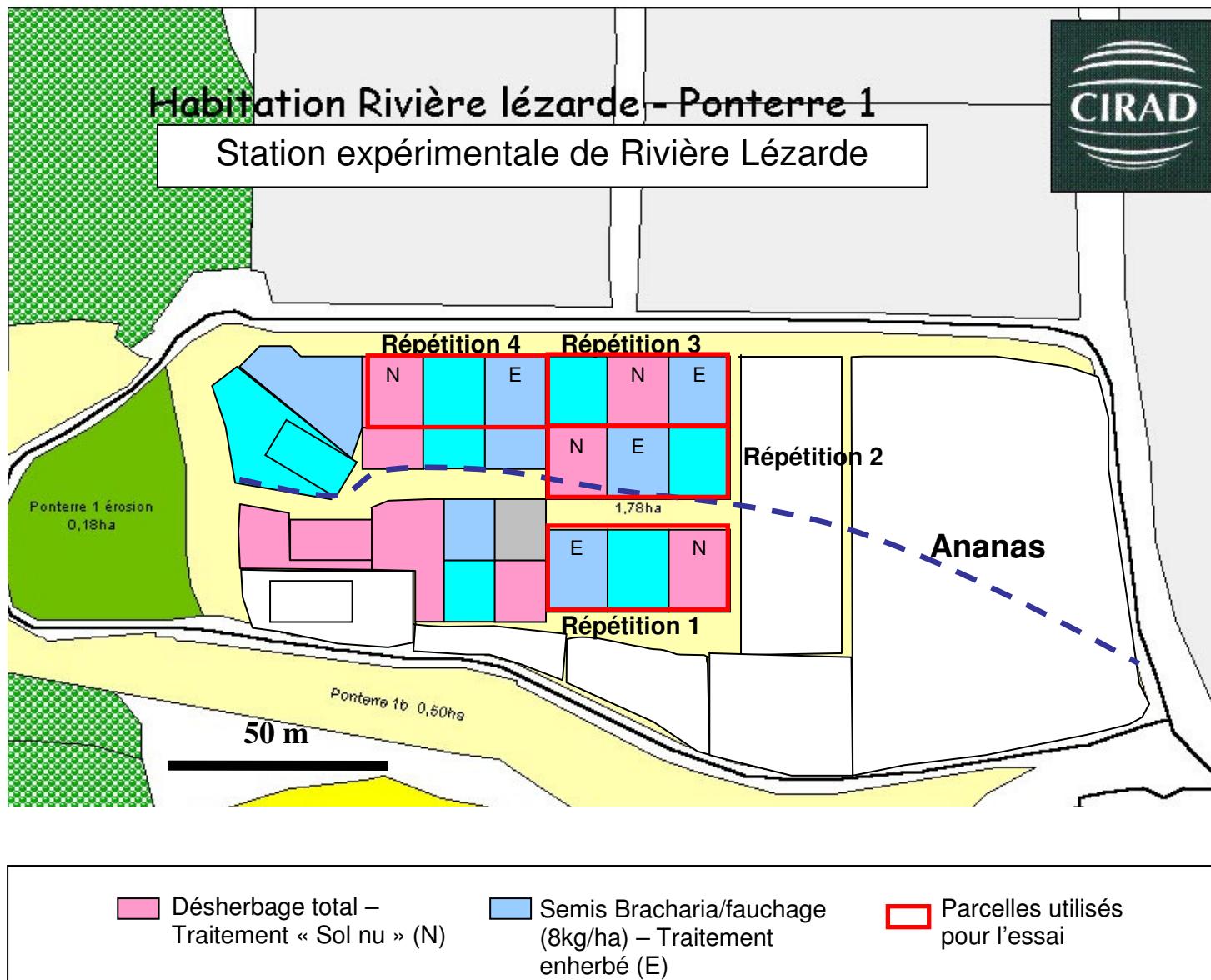
Way M.J. et Khoo K.C., 1992. Role of ants in pest management, *Annual Review of Entomology* 37 : 479-503.

Yakir D. et Israeli Y., 1995. Reduced solar irradiance effects on net primary productivity (NPP) and the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values in plantations of *Musa* sp., *Musaceae*. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59 (10) : 2149-2151.

Annexes

Annexe 1 : Site de l'étude et dispositif expérimental.....	40
Annexe 2 : Echantillons analysés.....	41
Annexe 3 : Méthode d'analyse isotopique	44
Annexe 4 : Photographies des taxa prélevés lors de l'étude	45

Annexe 1 : Site de l'étude et dispositif expérimental



Annexe 2 : Echantillons analysés

Données brutes des échantillons soumis aux analyses isotopiques

Les cases vides sont les échantillons pour lesquels l'analyse isotopique n'a pas fonctionnée

Parcelle	Traitement	Taxon	Régime alimentaire	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Parcelle	Traitement	Taxon	Régime alimentaire	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
1	N	forficule	omnivore	8.2	-20.66	3	E	fourmis	omnivore	9.53	-16.52
1	E	forficule	omnivore	6.84	-22.59	3	N	fourmis	omnivore	9.77	-20.45
1	N	forficule	omnivore	8.09	-23.38	3	N	fourmis	omnivore	8.44	-12.93
1	N	forficule	omnivore	8.37	-24.22	3	E	fourmis	omnivore	10.14	-18.29
1	N	forficule	omnivore			3	E	fourmis	omnivore	9.88	-16.35
2	E	forficule	omnivore	7.83	-16.58	3	N	fourmis	omnivore	9.28	-19.69
2	E	forficule	omnivore	7.49	-16.82	3	E	fourmis	omnivore	10	-15.24
2	E	forficule	omnivore	8.35	-21.05	3	E	fourmis	omnivore	9.65	-16.98
2	E	forficule	omnivore	4.86	-16.6	3	N	fourmis	omnivore	10.3	-19.7
2	N	forficule	omnivore	7.21	-24.28	3	N	fourmis	omnivore	9.65	-20.08
2	N	forficule	omnivore	10.09	-24.76	3	E	fourmis	omnivore	8.6	-17.83
4	E	forficule	omnivore	6.7	-21.39	3	E	fourmis	omnivore	6.89	-14.21
4	E	forficule	omnivore	3.96	-13.86	4	E	fourmis	omnivore	10.95	-21.4
1	E	fourmis	omnivore	9.19	-19.36	4	N	fourmis	omnivore		
1	N	fourmis	omnivore	9.84	-22.31	4	E	fourmis	omnivore	7.88	-17.65
1	E	fourmis	omnivore	8.89	-21.66	4	N	fourmis	omnivore	9.02	-18.18
1	E	fourmis	omnivore	9.02	-18.61	4	E	fourmis	omnivore	9.33	-16.82
1	N	fourmis	omnivore	10.39	-21.21	4	N	fourmis	omnivore	9.13	-19.86
1	E	fourmis	omnivore	9.52	-18.36	4	N	fourmis	omnivore	9.89	-19.92
1	E	fourmis	omnivore	8.72	-16.73	4	E	fourmis	omnivore	9.4	-18.15
1	E	fourmis	omnivore	8.9	-18.19	4	N	fourmis	omnivore	9.35	-18.65
1	N	fourmis	omnivore	10.12	-22.6	4	E	fourmis	omnivore	10.58	-19.17
1	E	fourmis	omnivore	8.89	-18.59	4	E	fourmis	omnivore	6.53	-14.81
1	N	fourmis	omnivore	10.05	-21.57	4	E	fourmis	omnivore	8.54	-16.87
1	E	fourmis	omnivore	8.64	-18.52	1	N	G. assimilis	phytopophage	4.32	-24.09
1	N	fourmis	omnivore	7.9	-17.41	1	N	G. assimilis	phytopophage		
1	E	fourmis	omnivore	9.05	-19.36	1	N	G. assimilis	phytopophage	5.3	-22.84
1	E	fourmis	omnivore	6.26	-15.29	1	N	G. assimilis	phytopophage	4.9	-23.2
1	E	fourmis	omnivore			2	E	G. assimilis	phytopophage	3.67	-18.57
2	E	fourmis	omnivore	9.85	-18.53	3	E	G. assimilis	phytopophage	4.9	-21.41
2	E	fourmis	omnivore	10.37	-18.23	3	N	G. assimilis	phytopophage	4.05	-23.95
2	N	fourmis	omnivore	4.18	-11.32	3	N	G. assimilis	phytopophage	3.35	-27.83
2	E	fourmis	omnivore	6.76	-15.67	3	N	G. assimilis	phytopophage	3.94	-19.88
2	N	fourmis	omnivore	7.85	-18.65	3	E	G. assimilis	phytopophage	4.77	-25.58
2	N	fourmis	omnivore	9.47	-19.45	1	N	hanneton	phytopophage	5.21	-26.04
2	E	fourmis	omnivore	10.32	-17.54	1	N	hanneton	phytopophage	3.4	-24.98
2	N	fourmis	omnivore	9.89	-21.01	1	N	hanneton	phytopophage	1.99	-23.42
2	E	fourmis	omnivore	9.86	-18.84	1	E	hanneton	phytopophage	3.83	-23.26
2	E	fourmis	omnivore	11.13	-21.06	1	N	hanneton	phytopophage	3.48	-26.13
2	E	fourmis	omnivore	11.04	-19.22	2	N	hanneton	phytopophage	5.36	-25.47
2	N	fourmis	omnivore	9.03	-19.17	2	N	hanneton	phytopophage	3.98	-25.61
2	N	fourmis	omnivore	10.66	-20.13	2	E	hanneton	phytopophage	7.88	-18.95
2	E	fourmis	omnivore	9.97	-18.11	2	N	hanneton	phytopophage	1.97	-24.17
2	N	fourmis	omnivore	11.6	-19.35	2	E	hanneton	phytopophage	3.46	-23.85
2	E	fourmis	omnivore	10.3	-18.94	3	N	hanneton	phytopophage	4.04	-24.62
2	N	fourmis	omnivore	10.5	-18.47	3	N	hanneton	phytopophage	6.15	-24.76
3	N	fourmis	omnivore	10.3	-22.09	3	E	hanneton	phytopophage		
3	E	fourmis	omnivore	9.33	-16.36	3	N	hanneton	phytopophage	3.46	-24.78
3	N	fourmis	omnivore	8.3	-19.97	3	E	hanneton	phytopophage	8.92	-24.75
3	E	fourmis	omnivore	9.37	-16.23	3	N	hanneton	phytopophage	5.38	-26.74

Parcelle	Traitement	Taxon	Régime alimentaire	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
3	N	hanneton	phytophage	4.1	-25.28
4	N	hanneton	phytophage	3.82	-25.85
4	N	hanneton	phytophage	4.88	-25.24
4	N	hanneton	phytophage	4.9	-25.13

Parcelle	Traitement	Taxon	Régime alimentaire	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
4	E	iule	saprophage	4.54	-20.9
4	N	iule	saprophage	2.6	-21.7
4	E	iule	saprophage	4.63	-20.15
4	N	iule	saprophage	4.13	-20.67
4	N	iule	saprophage	6.12	-18.6
4	E	iule	saprophage		
4	N	iule	saprophage		
4	N	iule	saprophage	6.27	-21.65
4	N	iule	saprophage	5.15	-22.07
4	E	iule	saprophage	4.31	-16.49
4	E	iule	saprophage	6.19	-20.34
4	N	iule	saprophage	4.29	-24.37
4	E	iule	saprophage	4.05	-20.54
4	E	iule	saprophage	3.41	-10.9
1	E	ver-de-terre	saprophage	6.9	-22.57
1	N	ver-de-terre	saprophage		
1	N	ver-de-terre	saprophage	3.5	-18.88
1	N	ver-de-terre	saprophage	6.25	-23.96
1	E	ver-de-terre	saprophage	4.81	-20.67
1	N	ver-de-terre	saprophage	5.7	-14.34
1	E	ver-de-terre	saprophage	7.6	-22.42
1	N	ver-de-terre	saprophage	7.39	-18.21
1	N	ver-de-terre	saprophage	5.61	-16.54
1	N	ver-de-terre	saprophage	4.46	-22.66
1	E	ver-de-terre	saprophage	5.81	-21.97
1	N	ver-de-terre	saprophage	6.72	-20.76
1	E	ver-de-terre	saprophage	6.25	-23
2	N	iule	saprophage	2.14	-18.77
2	E	iule	saprophage	3.58	-18.85
2	N	iule	saprophage	5.44	-20.04
2	E	iule	saprophage	5.32	-17.8
2	E	iule	saprophage		
2	E	iule	saprophage		
2	N	iule	saprophage		
2	N	iule	saprophage	3.5	-18.96
2	E	iule	saprophage	5.41	-21.84
2	E	iule	saprophage	3.96	-18.28
3	N	iule	saprophage	3.39	-19.6
3	N	iule	saprophage	2.11	-20.43
3	E	iule	saprophage	3.46	-18.32
3	N	iule	saprophage	5.21	-19.45
3	E	iule	saprophage	4.13	-17.56
3	E	iule	saprophage	5.9	-19.84
3	N	iule	saprophage	4.02	-19.34
3	E	iule	saprophage	4.39	-17.73
3	N	iule	saprophage	4.2	-20.92
3	N	iule	saprophage	5.06	-19.49
3	E	iule	saprophage	3.43	-16.31
3	E	iule	saprophage	3.68	-17.57
3	E	iule	saprophage	1.38	-19.56
3	N	iule	saprophage	4.53	-22.1
3	E	iule	saprophage	2.74	-21.41
4	N	iule	saprophage	4.14	-22.07
4	E	iule	saprophage	5.86	-19.61
1	N	araignée	prédateur	8.92	-23.24
1	N	araignée	prédateur	11.46	-21.77
1	N	araignée	prédateur	9.16	-18.21
1	N	araignée	prédateur	11.13	-21.88
2	E	araignée	prédateur	9.42	-21.17
2	N	araignée	prédateur	8.71	-21.15
2	E	araignée	prédateur	8.42	-14.42
2	E	araignée	prédateur	8.53	-13.76
2	N	araignée	prédateur	4.46	-21.95
3	N	araignée	prédateur	10.66	-20.02
3	E	araignée	prédateur	10.61	-13.53
3	E	araignée	prédateur	11.03	-16.09
3	N	araignée	prédateur	11.51	-17.66
3	E	araignée	prédateur	8.66	-12.2
3	E	araignée	prédateur	11.71	-15.57
4	E	araignée	prédateur	12.75	-20.65
4	E	araignée	prédateur	8.79	-21.37
4	N	araignée	prédateur	13.61	-22.55
3	N	carabe	prédateur	4.45	-10.34

Parcelle	Traitement	Taxon	Régime alimentaire	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
3	N	carabe	prédateur	5.16	-9.97
3	E	carabe	prédateur	4.4	-13.02
3	E	carabe	prédateur	4.56	-10.76
1	E	carabe	prédateur		
2	N	carabe	prédateur	4.56	-11.07
2	E	carabe	prédateur	5.08	-12.01
2	E	carabe	prédateur	5.34	-10.06
4	E	carabe	prédateur		
4	N	carabe	prédateur		
4	N	carabe	prédateur	4.41	-23.98
2	N	carabe	prédateur		
2	E	carabe	prédateur	5.69	-11.93
3	E	carabe	prédateur	3.85	-12.86
1	E	carabe	prédateur	4.03	-11.13
3	E	carabe	prédateur	4.27	-10.33
1	E	carabe	prédateur	3.97	-12.86
1	N	carabe	prédateur	4.03	-14.56
2	E	carabe	prédateur		
3	N	carabe	prédateur	7.21	-13.91
3	E	carabe	prédateur	5.13	-11.38
3	E	carabe	prédateur	4.57	-9.97
1	E	carabe	prédateur	4.87	-11.62
1	N	carabe	prédateur	4.69	-11.46
4	N	carabe	prédateur	3.78	-12.72
4	E	carabe	prédateur	5.35	-11.44
3	E	carabe	prédateur	4.06	-11.22
3	N	carabe	prédateur	3.91	-10.68
1	E	carabe	prédateur	3.28	-11.29
2	E	carabe	prédateur		
1	E	carabe	prédateur	4.07	-10.78
4	E	carabe	prédateur	3.63	-15
4	E	carabe	prédateur	4.57	-12.78
3	N	carabe	prédateur	6.2	-10.68
1	E	carabe	prédateur	4.17	-12.01
2	N	carabe	prédateur	5.01	-10.92
3	E	carabe	prédateur	4.66	-9.9
4	E	carabe	prédateur	5.92	-11.55
4	N	carabe	prédateur	5.84	-11.56
2	E	carabe	prédateur	4.55	-13.67
2	N	carabe	prédateur		
3	N	scolopendre	prédateur	9.03	-22.19
3	N	scolopendre	prédateur	9.22	-19.97
3	N	scolopendre	prédateur		
2	E	scolopendre	prédateur	6.5	-20.04
2	N	scolopendre	prédateur		
1	N	scolopendre	prédateur	8.63	-22.65
1	E	scolopendre	prédateur	8.93	-21.65
1	E	scolopendre	prédateur		
4	E	scolopendre	prédateur	9.29	-13.38

Annexe 3 : Méthode d'analyse isotopique

Du laboratoire d'analyse Scottish Crop Institute de Dundee en Ecosse.

Les échantillons sont finement broyés, 1mg en est mis dans des capsules en étain, et analysés avec un « Europa Scientific ANCA-NT 20-20 Stable Isotope Analyser » avec un module de préparation solide-liquide « ANCA-NT » (PDZ Europa Ltd., Crewe, UK).

Pour les échantillons contenant environ 10% d'azote, le CF-IRMS est utilisé en mode « dual isotope », permettant au $\delta^{15}\text{N}$ et au $\delta^{13}\text{C}$ d'être mesurés sur le même échantillon ; La précision de l'analyse est de 0.2 ‰ pour le carbone comme pour l'azote, estimée à partir des standards analysés avec les échantillons. Les standards utilisés sont de 1 mg de leucine préparés à partir de 50 μL d'une solution de 20mg/mL, dans les capsules d'étain.

D'après Scrimgeour (communication personnelle).

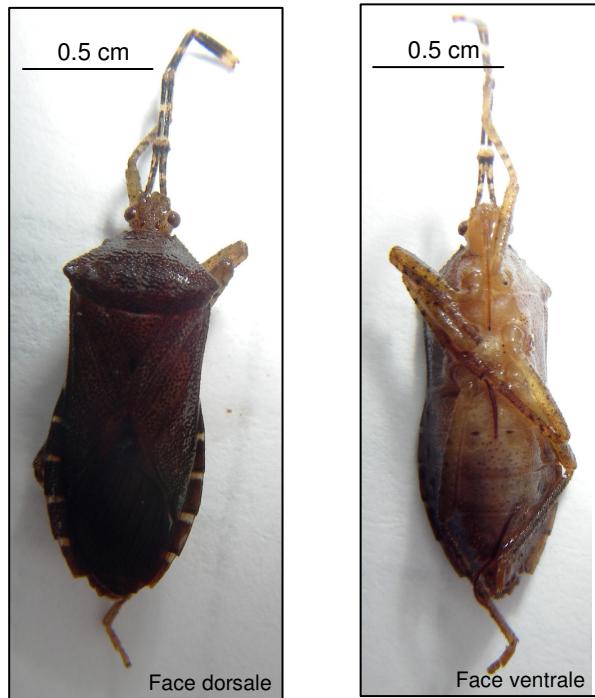
Annexe 4 : Photographies des taxa prélevés lors de l'étude



Figures 1 et 2 : Punaise (phytopophage)
Hexapoda
Hemiptera (Heteroptera)
Cydnidae



Figures 3 et 4: Hanneton (phytopophage)
Hexapoda
Coleoptera
Scarabidae



Figures 5 et 6 : Punaise (phytopophage)
Hexapoda
Hemiptera (Heteroptera)
Coreidae



Figure 7 : Escarbot (phytopophage)
Hexapoda
Coleoptera
Scarabaeidae
Ligyrus ebenus





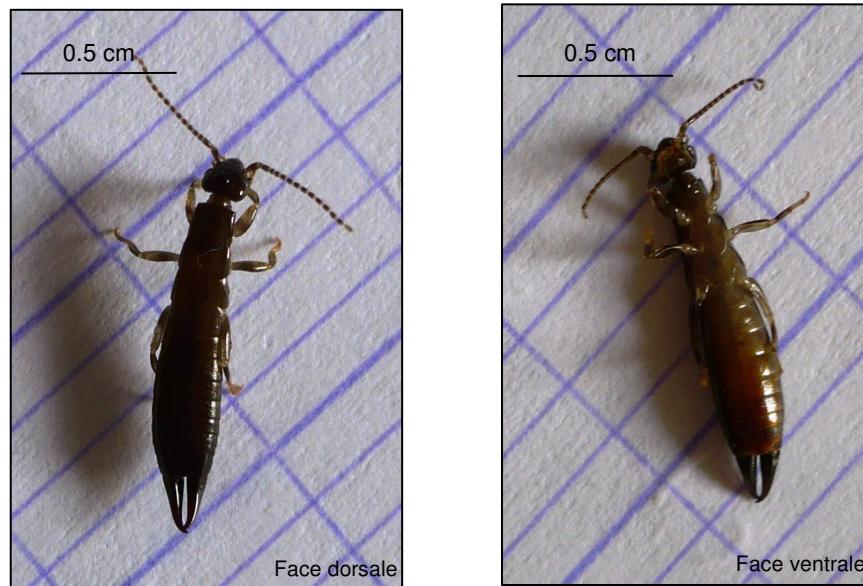
Figure 8 : Grillon (phytopophage)
Hexapoda
Orthoptera
Gryllidae
Grillus assimilis



Figure 9 : Charançon (phytopophage)
Hexapoda
Coleoptera
Curculionidae
Cosmopolites sordidus



Figure 10 : Fourmis (polyphage)
Hexapoda
Hymenoptera
Formicidae



Figures 11 et 12 : Forficule (polyphage)

Hexapoda

Dermaptera

Forficulidae



Figures 13 : Staphylin (prédateur)

Hexapoda

Coleoptera

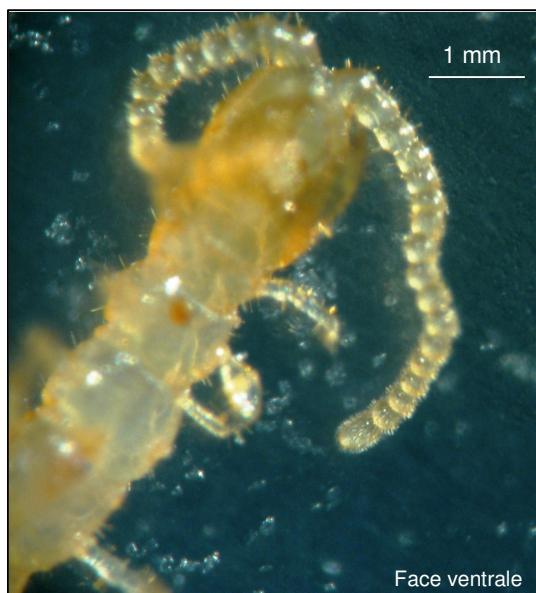
Staphylinidae



Figures 14 et 15 : Carabe (prédateur)
Hexapoda
Coleoptera



Figures 16 et 17 : Carabe (prédateur)
Hexapoda
Coleoptera
Carabidae



Figures 18 et 19 : Scolopendre (prédateur)
Chilopoda
Scolopendromorpha



Figures 20 et 21 : Scolopendre (prédateur)
Chilopoda
Scolopendromorpha



Figure 22 : Hylode de Johnstone (prédateur)
Amphibia
Anura
Leptodactylidae
Eleutherodactylus johnstonei

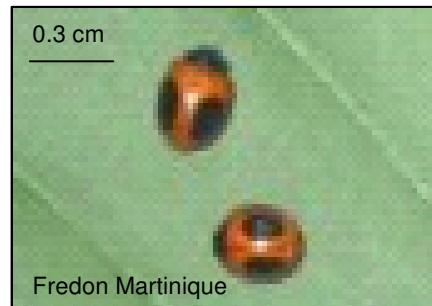
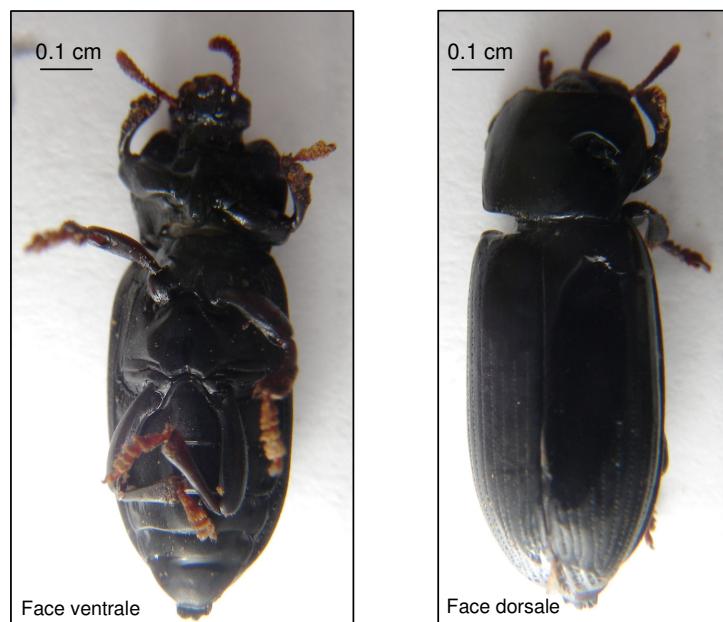


Figure 23 : Coccinelle (prédateur)
Hexapoda
Coleoptera
Coccinellidae
Zagreus bimaculosus



Figure 24 : Iule juvénile (saprophage)
Diplopoda



Figures 25 et 26 : Ténébrion (saprophage)
Hexapoda
Coleoptera
Tenebrionidae
***Tenebrio* sp.**



Figures 27 et 28 : Blatte (saprophage)
Hexapoda
Dictyoptera (Blattodea)



Figures 29 et 30 : Blatte (saprophage)
Hexapoda
Dictyoptera (Blattodea)