

## Influence des habitats adjacents sur l'infestation et le biocontrôle de *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) en culture du maïs au Bénin

S. A. Boukari<sup>1,3\*</sup>, A. A. C. Sinzogan<sup>1</sup>, N. Zossou<sup>2</sup>, R. Sikirou<sup>3</sup> et A. C. Adomou<sup>4</sup>

MSc. Sharif Adébiayé BOUKARI, Laboratoire d'Entomologie Agricole (LEAg), Faculté des Sciences Agronomiques (FSA), Université d'Abomey-Calavi (UAC), Abomey-Calavi, 01 BP 526 Recette Principale Cotonou 01 & Centre de Recherches Agricoles d'Agonkanmey (CRA-Agonkanmey), Institut National des recherches Agricoles du Bénin (INRAB), BP 884 Recette Principale, Cotonou 01, E-mail : bsharif5.sb@gmail.com, Tél. : (+229)96416357, République Bénin  
Dr Ir Antonio A. C. SINZOGAN, LEAg/FSA/UAC, Abomey-Calavi, 01 BP 526 Recette Principale Cotonou 01, E-mail : sinzogan2001@yahoo.fr, Tél. : (+229)97085626, République Bénin

Dr Ir Norliette ZOSSOU, Laboratoire de Biologie Végétale (LBV/FSA/UAC), Abomey-Calavi, 01 BP 526 Cotonou, Tél. : (+229)66310372, E-mail : norliette.zossou@yahoo.fr, République Bénin

Pr Dr Ir Rachidatou SIKIROU, CRA-Agonkanmey/INRAB, 01 BP 884 Recette Principale Cotonou 01, E-mail : rachidatous@yahoo.fr, Tél. : (+229)97882620, République Bénin

Pr Dr Aristide C. ADOMOU, Département de Biologie Végétale, Faculté des Sciences et Techniques (FAST/UAC), Abomey-Calavi, 01 BP 526 Recette Principale Cotonou 01, E-mail : adomou.a@gmail.com, Tél. : (+229)96153957, République Bénin

\*Auteur Correspondant : MSc. Sharif Adébiayé BOUKARI, E-mail : bsharif5.sb@gmail.com.

### Résumé

Les agriculteurs installent leurs cultures dans un paysage très diversifié dont le rôle est connu pour la gestion durable des ravageurs. L'objectif de l'étude était d'évaluer l'influence des habitats à proximités des champs de maïs sur l'infestation de *Spodoptera frugiperda* et sa régulation naturelle. L'expérience a été menée en milieu paysan dans 120 champs de maïs au cours de deux années dans trois localités du Bénin. Les données ont porté sur la fréquence des habitats adjacents aux champs focaux, le degré d'infestation de la culture du maïs, et le taux de biocontrôle des ennemis naturels. Des modèles de régression linéaire PLS et généralisés ont été implémentés à l'aide du logiciel R. Les résultats indiquent qu'une forte présence des plantations de teck, des forêts et/ou savanes ainsi qu'une richesse et un nombre de patches élevés autour des champs de maïs étaient en relation avec une faible incidence et sévérité des dommages de *S. frugiperda*. Concernant les ennemis naturels, une association négative a été observée entre l'activité biologique des parasitoïdes *Chelonus bifoveolatus* puis *Drino quadrizonula* et l'occurrence des forêts et/ou savanes autour des champs de maïs. L'étude donne un aperçu sur la contribution des habitats présents autour des champs de maïs dans la gestion de *S. frugiperda*. Toutefois, des études supplémentaires sont nécessaires pour une mise à l'échelle de la gestion des habitats pour un contrôle durable la *S. frugiperda* en Afrique.

**Mots clés** : Chenille légionnaire d'automne, ennemis naturels, gestion des habitats, lutte biologique par conservation.

## Influence of adjacent habitats on infestation and biocontrol of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) in maize crops in Bénin

### Abstract

Farmers plant their crops in a highly diverse landscape which plays an important role in sustainable pest management. The study aims at assessing the influence of habitats near maize fields on *Spodoptera frugiperda* infestation and its natural regulation. The experiment was conducted in 120 maize fields in three locations of Benin. Data were collected on the occurrence of adjacent habitats to the focal fields, the degree of maize crop infestation, and the biocontrol rate of natural enemies. Generalized and PLS linear regression models were performed using R software. The results indicate that a high presence of teak plantations, forest/savannahs in maize fields proximity and a high patch richness and number of patches around maize fields were related to low infestation rate and damage severity of *S. frugiperda*. Negative association was observed between the biological activity of the parasitoids *Chelonus bifoveolatus* and *Drino quadrizonula* and the occurrence of forests/savannahs around maize fields. The study provides insight on the contribution of surrounding habitats of maize fields to the management of *S. frugiperda*. However, further research is needed to scale up habitat management for sustainable control of *S. frugiperda* in Africa.

**Keywords**: Fall armyworm, natural enemies, habitat management, conservative biological control

### Introduction

Les interactions entre les plantes cultivées et les ravageurs ont longtemps été considérées comme des relations binaires. L'importance de la végétation environnante est actuellement de plus en plus reconnue (Barbosa *et al.*, 2009). Il a été admis que les dommages causés par les ravageurs à une culture sont réduits par la diversité de la végétation environnante qui fournit une résistance associative (Root, 1973 ;

Jactel et Brockerhoff, 2007). Les cultures secondaires et les habitats non cultivés jouent habituellement un rôle important en fournissant des hôtes alternatives aux ravageurs des cultures principales et d'autres sources de proies ou de nectar ainsi que des refuges ou des habitats d'hivernage pour les ennemis naturels (Tscharntke *et al.*, 2007 ; Dainese *et al.*, 2017). Dans une étude réalisée en Chine, les auteurs ont montré qu'une forte proportion d'habitats non cultivés adjacents aux champs de coton et de maïs pourrait renforcer le parasitisme de *Trichogramma* sp. sur les œufs de *Helicoverpa armigera* (Liu *et al.*, 2016). Molina-Ochoa *et al.* (2004) ont constaté dans quatre États de Mexico que la diversité des parasitoïdes et les taux de parasitisme de la chenille légionnaire d'automne étaient les plus élevés dans les zones présentant plus de forêts, de vergers et de pâturage près des champs de maïs.

Les végétaux non hôtes en bordure des parcelles de cultures pourraient donc constituer de potentielles zones de connectivité entre le paysage et les parcelles de cultures ciblées. L'avantage des végétaux non hôtes en bordure des parcelles de cultures comme le maïs a été mis en évidence par le système intelligent d'agriculture kényan nommé « push-pull » (Midega *et al.*, 2018). Ce système devrait être encouragé dans plusieurs régions du monde surtout dans les pays de l'Afrique sub-saharienne dominés par les petits producteurs. Cependant, il est nécessaire que la recherche propose aux producteurs des systèmes de « push-pull » avec des ressources locales, facilement accessibles. Cette étude cible la chenille légionnaire d'automne (CLA) *Spodoptera frugiperda* (JE Smith). Cet insecte est un ravageur qui a fait son invasion en Afrique et notamment au Bénin en 2016 (Goergen *et al.*, 2016). Il est un polyphage qui s'attaque à plus de 350 espèces végétales (Montezano *et al.*, 2018), mais son hôte préférentiel est le maïs auquel il inflige de sérieux dommages (Sylva *et al.*, 2017). Plusieurs études ont montré sa tolérance à plusieurs familles d'insecticides chimiques (Carvalho *et al.*, 2013), ce qui suggère que la lutte chimique n'est pas une bonne option pour la gestion durable de ce migrant en Afrique. Cependant, malgré sa présence récente en Afrique, il est la proie de plusieurs ennemis naturels indigènes (Agboyi *et al.*, 2020 ; Caniço *et al.*, 2021 ; Kenis *et al.*, 2019 ; Sisay *et al.*, 2018). Au Bénin, plus d'une dizaine d'espèces d'ennemi naturel de la CLA appartenant à plusieurs groupes taxonomiques a été déjà identifiée (Agboyi *et al.*, 2020 ; Boukari *et al.*, 2022 ; Winsou *et al.*, 2022).

La lutte agro-écologique a été préconisée par plusieurs auteurs pour la gestion durable de la CLA et le renforcement du rôle de ses ennemis naturels (Thierfelder *et al.*, 2018 ; Harrison *et al.*, 2019 ; Kumar *et al.*, 2022) mais des études concrètes sur le terrain sont rares dans le monde (Penagos *et al.* 2003 ; Wyckhuys et O'Neil, 2007) et particulièrement en Afrique (Midega *et al.*, 2018 ; Jordon *et al.*, 2022). L'objectif de l'étude était d'identifier de potentiels habitats et cultures végétales susceptibles de modifier le comportement du ravageur et de ses ennemis naturels. Nous émettons l'hypothèse d'étude est que les habitats semis-naturels (par exemple la jachère) et les habitats naturels (par exemple forêts et/ou savanes) adjacents aux parcelles de maïs ont une influence négative sur le niveau des dommages du ravageur et une influence positive sur son biocontrôle.

### Milieu d'étude et sélection des parcelles d'étude

La présente recherche a été effectuée en 2020 et 2021 dans les trois localités du Bénin suivantes : Adjohoun (2°25'-2°35' E ; 6°38'-6°48' N) situé dans la zone guinéenne ; Djidja (1°38'-2°14' E ; 7°08'-7°39' N) situé dans la zone soudano-guinéenne ; N'dali (2°03'-2°49' E ; 9°23'-10°01' N) situé dans la zone soudanienne. Les caractéristiques des différentes zones climatiques ont été consignées dans le tableau 1.

Tableau 1. Caractéristiques environnementales des trois zones climatiques

Caractéristiques	Zone guinéenne	Zone soudano-guinéenne	Zone soudanienne
Latitude	6°25'-7°30' N	7°30'-9°45' N	7°30'-9°45' N
Climat	Tropical humide	Tropical subhumide	Tropical sec
Pluviométrie annuelle (mm)	1.200	900-1.100	<1.000
Régime pluviométrique	Bimodal	Bimodal/unimodal	Unimodal
Variation de températures (°C)	25-29	25-29	24-31

Source : Adapté de Assogbadjo *et al.* (2017)

L'étude a été conduite dans 120 champs de maïs (champs focaux) sélectionnés au hasard dans les trois localités, soit 20 champs par localité et par année. Le choix des champs focaux était basé sur les critères suivants :

- disponibilité du propriétaire du champ à renseigner l'itinéraire technique et les pratiques culturales adoptés ;
- la culture de maïs au stade végétatif, installée entre trois et six semaines ;
- les unités d'occupation du sol autour de chaque champ focal partagent au moins 10 m de bordure avec ce dernier ;
- distance d'au moins 200 m entre les champs focaux.

Un GPS de marque Garmin et une application android « GPS Essentials version 4.4.27 » ont été utilisés pour géo-localiser et déterminer les distances entre les champs focaux et leur superficie comprise entre 0,4 et 0,8 ha.

## Matériels et méthodes

### **Dispositif expérimental et collecte des données sur le terrain**

Les investigations de terrain étaient faites au cours de la grande saison des pluies entre mai et juillet. Ces mois représentent les périodes de forte production de maïs et de forte infestation des champs par la CLA, par conséquent coïncident avec la présence optimale des ennemis naturels de ce lépidoptère (Abang *et al.*, 2021). Les investigations ont été menées en les deux phases suivantes : -i- détermination des habitats adjacents aux champs focaux ; -ii- évaluation du degré d'infestation de la culture. Les unités d'occupations du sol (patch) ont été recensées autour de chaque champ focal. Les patchs recensés au cours de la présente étude étaient issus des habitats de culture annuelle, des habitats de culture pérenne, des habitats semi-naturels (jachère) et des habitats naturels (Forêt, savane), soit cinq habitats. Les champs de maïs adjacents étaient de variété ou d'âge différents du maïs installé dans le champ focal.

Pour évaluer le degré d'infestation de la culture de maïs, 10 placettes de 4 m<sup>2</sup> (2 m × 2 m) ont été réparties le long de deux transects perpendiculaires. Les transects étaient installés à 5 m de la bordure des parcelles cibles pour réduire les effets de bordure. Les placettes ont été disposées le long des transects à des intervalles de 5 à 10 m selon la longueur des transects. Le degré d'infestation du maïs par les chenilles de *S. frugiperda* a été évalué avec les deux paramètres suivants : -i- la sévérité des dégâts (gravité des dommages par plant) ; -ii- des attaques (étendue des dommages dans le champ). La sévérité des dégâts a été évaluée par l'approche modifiée de Davis *et al.* (1992) développée par Boukari *et al.* (2022). Ainsi, cinq scores graduels de sévérité (0 à 4) ont permis d'apprécier les dommages infligés par *S. frugiperda* aux plants de maïs. L'incidence des attaques (I) a été déterminée par la formule suivante :  $I = \frac{NPA \times 100}{NTP}$ , avec : NPA = Nombre de plants présentant les symptômes des attaques de chenilles de *S. frugiperda* ; NTP = Nombre total de plants échantillonnés. Ensuite, tous les plants de maïs de chaque placette ont été dépouillés en vue d'extraire toutes les chenilles de *S. frugiperda*. Ces chenilles étaient acheminées séparément au laboratoire dans de petits flacons (pour éviter leur cannibalisme) pour poursuivre leur développement (Mutamiswa *et al.*, 2017 ; Sisay *et al.*, 2018).

### **Evaluation du biocontrôle de *Spodoptera frugiperda* au laboratoire**

Au total 3.819 et 3.190 chenilles ont été les nombres ramenés du terrain au laboratoire respectivement l'année 1 et l'année 2. Les chenilles ont été maintenues séparément pour poursuivre leur développement dans les conditions climatiques ci-après : température de 28 ± 2 °C ; humidité relative de 60 ± 10 % ; photopériode de 12 h :12 h (lumière : obscurité). Elles étaient nourries quotidiennement avec du maïs pré-germé. L'émergence des ennemis naturels était suivie quotidiennement jusqu'à la mort des chenilles ou l'émergence des papillons.

Au cours de la présente étude, trois groupes d'ennemis naturels ont été observés. Les groupes d'ennemis naturels étaient similaires à ceux observés et enregistrés dans une étude précédente (Boukari *et al.*, 2022) à l'exception d'une espèce de parasitoïde déterminée au niveau du genre à l'aide des travaux de Fiaboe *et al.* (2017). Le taux de parasitisme (P) des chenilles de *S. frugiperda* a été déterminé également en utilisant la formule suivante :  $P = \frac{Na \times 100}{NT}$ , avec : Na = nombre de chenilles attaquées par l'espèce d'ennemi naturel ; NT = nombre total de chenilles échantillonnées – nombre de chenilles mortes par suite de blessures ou dans des circonstances inconnues.

## Analyses statistiques des données

Les analyses statistiques des données collectées ont été réalisées avec le logiciel statistique R version 4.1.1 (R Core Team, 2021). L'effet des habitats adjacents sur les attaques de *S. frugiperda* a été évalué à l'aide des deux modèles de régression suivants :

- un modèle de régression linéaire des moindres carrés partiels (PLS) utilisé pour évaluer l'effet de ces variables sur l'incidence des attaques ;
- le modèle PLS implémenté sous la bibliothèque *mdatools* (Kucheryavskiy, 2020) à l'aide de la fonction *pls* et de la classification des variables explicatives par rapport à leur importance pour expliquer l'incidence des attaques a été générée par le coefficient VIP (*Variable Importance in the Projection*) suivi des coefficients de régression et leurs probabilités.

Une variable a été considérée comme importante pour expliquer le modèle lorsque  $VIP > 1$ . Sur la sévérité des dégâts par contre, le modèle de régression logistique ordinaire a été effectué avec la fonction *clm* sous la bibliothèque *Ordinal* (Christensen, 2019). L'évaluation de l'effet des habitats environnants sur l'occurrence des ennemis naturels de *S. frugiperda*, a été faite au moyen de régressions logistiques binaires. Ces modèles ont été réalisés avec les variables explicatives les plus représentatives (les habitats adjacents ayant une fréquence d'occurrence supérieure ou égale à 20 %).

## Résultats

### Diversité des habitats adjacents et d'ennemis naturels de *Spodoptera frugiperda* dans la zone d'étude

#### Habitats adjacents aux parcelles cibles

Dans les paysages agro-écologiques des trois localités, 29 patchs différents ont été recensés au voisinage des parcelles cibles, dont 16 patchs d'habitats de cultures annuelles, 10 patchs d'habitats de cultures pérennes (plantation d'espèces arbustives ou arborescentes), un patch d'habitat semi-naturel (jachère) et deux patchs d'habitats naturels (forêt et/ou savane et cours d'eau). Au nombre de ces patchs, seuls neuf ont eu une fréquence d'occurrence de 20 % dans l'échantillonnage. Les champs de maïs étaient très fréquemment observés à Adjohoun (FO > 50 %), par contre à Djidja en plus des champs de maïs s'ajoutaient les champs de coton et les parcelles en jachère alors que les champs de soja et de maïs, les plantations d'anacardier puis les forêts et/ou savanes ont prédominé à N'dali (Tableau 2). Les habitats naturels de type forêt et/ou savane étaient constitués de forêts claires, de galeries forestières, de savanes boisées et de savanes arbustives.

Tableau 2. Fréquence des habitats adjacents aux parcelles focales

Caractéristiques		Fréquence (%) en							
Habitat	Patchs	Année 1				Année 2			
		Adjohoun	Djidja	N'dali	Total	Adjohoun	Djidja	N'dali	Total
Cultivé annuel	Champ d'arachide	10	10	10	10	0	0	15	5
	Champs de pois d'angole	0	30	0	10	0	15	0	5
	Champ de célosie	10	0	0	3	15	0	0	5
	Champ de coton	0	60	10	23	0	15	10	8
	Champ de crinrin	10	0	0	3	5	0	0	2
	Champ de gombo	15	5	5	8	10	0	5	5
	Champ d'igname	0	0	20	7	0	0	20	7
	Champ de maïs	75	35	55	55	75	85	65	75
	Champ de manioc	5	10	5	7	10	5	0	5
	Champ de sorgho	0	0	10	3	0	5	5	3
	Champ de niébé	30	15	15	20	25	15	20	20
	Champ de pastèque	10	0	0	3	5	0	0	2
	Champ de piment	5	5	0	3	15	20	0	12
	Champ de riz	0	0	5	2	0	5	0	2
Champ de soja	0	20	55	25	0	10	55	22	

Caractéristiques		Fréquence (%) en							
Habitat	Patches	Année 1				Année 2			
		Adjohoun	Djidja	N'dali	Total	Adjohoun	Djidja	N'dali	Total
	Champ de tomate	0	5	0	2	0	0	0	0
Cultivé pérenne	Plantation d'acacia	0	0	0	0	5	0	0	2
	Plantation d'anacardier	0	30	30	20	0	10	55	22
	Plantation de karité	0	0	15	5	0	0	10	3
	Plantation de manguier	0	5	0	2	0	0	0	0
	Plantation de gmelina	0	5	0	2	0	0	0	0
	Plantation de mangousier	0	5	0	2	0	5	0	2
	Plantation de néré	0	0	0	0	0	0	5	2
	Plantation d'oranger	0	10	0	3	0	10	0	3
	Plantation de palmier	30	30	0	20	30	35	0	22
	Plantation de teck	0	40	20	20	0	40	30	23
	Semi-naturel	Espace en jachère	45	60	40	48	40	70	50
Naturel	Forêt et/ou Savane	0	30	30	20	0	30	65	32
	Plan d'eau	35	0	0	12	20	0	5	8

### Communautés des espèces d'ennemis naturels associées à *Spodoptera frugiperda*

L'élevage au laboratoire des chenilles collectées sur le terrain a révélé la présence de sept espèces d'ennemis naturels endoparasites de *S. frugiperda* dans la zone d'étude (Figure 1).

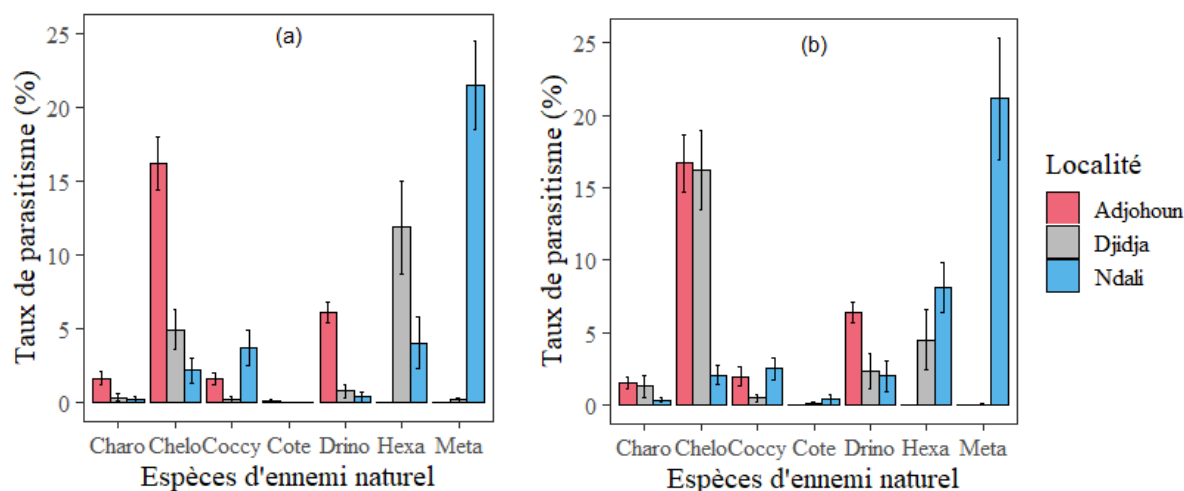


Figure 1. Biocontrôle de *S. frugiperda* dans les cultures de maïs au cours de l'année 1 (a) et l'année 2 (b)

Légende : Charo : *Charops* sp. ; Chelo : *Chelonus bifoveolatus* ; Coccy : *Coccygidium luteum* ; Cote : *Cotesia* sp. ; Drino : *Drino quadrizonula* ; Hexa : *Hexameris* sp. ; Meta : *Metarhizium* sp.

Les espèces d'ennemis naturels endoparasites de *S. frugiperda* ont été les suivantes :

- un champignon entomopathogène du genre *Metarhizium* causant le plus fort taux de biocontrôle (21 %) à N'dali mais absent à Adjohoun ;
- une espèce de nématode macroscopique du genre *Hexameris* (4-12 %) également absente à Adjohoun ;
- cinq espèces de parasitoïde (*D. quadrizonula*, *Cotesia* sp., *C. luteum*, *Ch. bifoveolatus* et *Charops* sp.) qui étaient tous présents dans les trois localités avec les taux moyen de parasitisme variant entre 0,1 et 16,7 %.



### Effet des habitats adjacents sur l'incidence des attaques et la sévérité des dégâts de *Spodoptera frugiperda* en culture de maïs

Le modèle de régression partielle des moindres carrés utilisé a expliqué 82 % et 64 % de la variation de l'incidence des attaques de *S. frugiperda* respectivement au cours de l'année 1 et de l'année 2. Au nombre des 11 variables explicatives utilisées dans les modèles, six variables ont été démarquées comme importantes pour expliquer l'incidence des attaques de *S. frugiperda* dans la zone d'étude. Parmi les variables importantes, les quatre variables suivantes se sont démarquées comme les plus pertinentes du fait de leur constance au cours des deux années (Figure 2) : plantation de teck ; forêt et/ou savane ; richesse des patchs ; nombre de patchs.

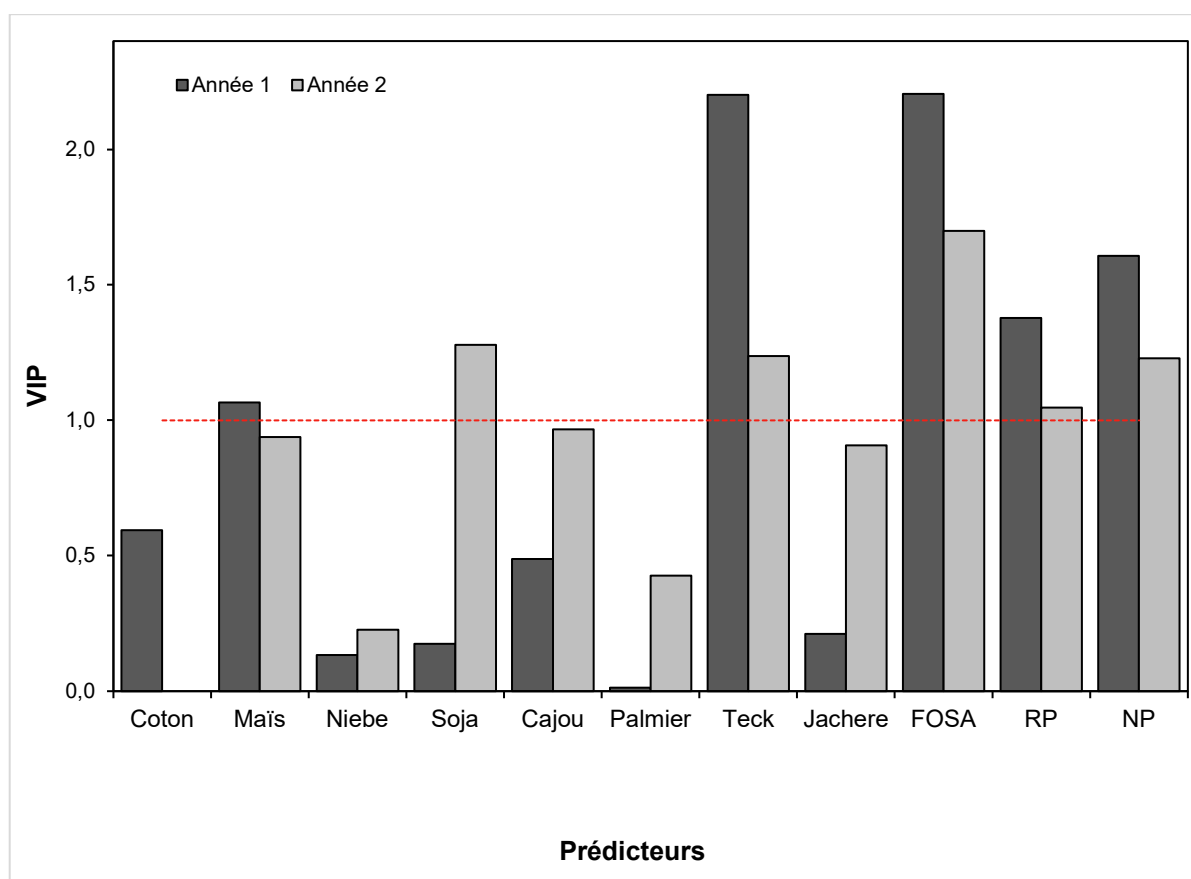
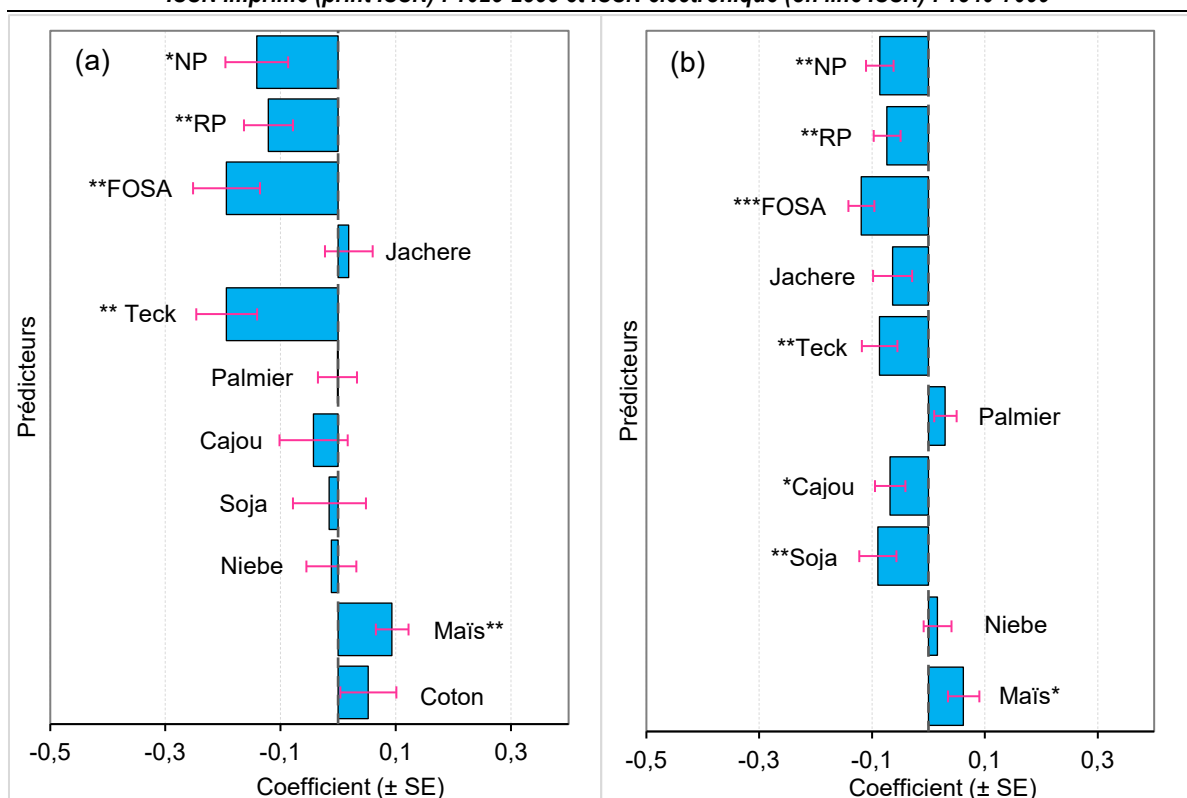


Figure 2. Importance relative des variables incluses dans le modèle de régression linéaire des moindres carrés partiels pour prédire l'incidence des attaques de *S. frugiperda*

Légende : Coton : champ de coton ; Maïs : champ de maïs ; Niebe : champ de niébé ; Soja : champ de soja ; Cajou : plantation d'anacardier ; Palmier : plantation de palmier ; Teck : plantation de teck ; Jachere : espace en jachère ; FOSA : forêt et/ou savane ; RP : Richesse des Patchs ; NP : Nombre de Patchs.

Les coefficients de régression indiquent le type de relation entre l'incidence des attaques et les variables explicatives. Les quatre variables pertinentes étaient négativement associées à l'incidence des attaques. Par ailleurs, la variable champ de maïs, bien qu'ayant une importance relativement faible durant l'année 2 (VIP = 0,93) étaient significativement ( $p < 0,05$ ) et positivement corrélée avec l'incidence des attaques (Figure 3). Les résultats de la régression logistique ordinaire pour les deux années ont indiqué que la sévérité des dégâts de *S. frugiperda* était significativement ( $p < 0,05$ ) et négativement corrélées à la plantation de teck, à la forêt et/ou la savane, à la richesse des patchs et au nombre de patchs (Tableau 3).



Note : \*\*\* p < 0,001 ; \*\* p < 0,01 ; \* p < 0,05

Figure 3. Effet des variables relatives aux habitats adjacents sur l'incidence des attaques du ravageur

Légende : Coton : champ de coton ; Maïs : champ de maïs ; Niebe : champ de niébé ; Soja : champ de soja ; Cajou : plantation d'anacardier ; Palmier : plantation de palmier ; Teck : plantation de teck ; Jachère : espace en jachère ; FOSA : forêt et/ou savane ; RP : Richesse des Patchs ; NP : Nombre de Patchs.

### Effet des habitats adjacents sur la sévérité des dégâts et sur l'occurrence des ennemis naturels de *Spodoptera frugiperda* en culture de maïs

Les résultats des régressions logistiques binaires ont indiqué que l'infection fongique de la CLA était positivement associée à l'occurrence de la culture de soja autour des champs de maïs alors que le nombre de patchs au tour des champs avait un effet contrasté d'une année à une autre sur l'infection fongique du ravageur.

Le parasitisme induit par *Ch. bifoveolatus* était négativement corrélé à l'occurrence de cultures de soja, ainsi qu'à l'occurrence de plantations d'anacardier ou de forêts et/ou savanes et positivement associée à l'occurrence de plantations de palmier. Aussi, la couverture de forêt et/ou savane autour du maïs était négativement associée au parasitisme de la CLA par *D. quadrizonula* (Tableau 4).

Tableau 3. Estimations des prédicteurs de la végétation au voisinage et à l'intérieur de la culture de maïs pour expliquer la sévérité des dégâts du ravageur

Prédicteurs	Année 1				Année 2			
	Coefficients	Ecart-Type	z-value	Pr (>  z )	Coefficients	Ecart-Type	z-value	Pr (>  z )
Coton	0,325	0,408	0,798	0,425	-	-	-	-
Maïs	0,191	0,234	0,818	0,413	0,219	0,227	0,966	0,334
Niebe	0,514	0,461	1,116	0,264	0,466	0,441	1,057	0,291
Soja	0,163	0,407	0,400	0,689	-0,911	0,398	-2,290	0,022*
Cajou	-0,521	0,543	-0,959	0,337	-0,521	0,434	-1,200	0,230
Palmier	-0,326	0,401	-0,814	0,416	0,099	0,304	0,327	0,743
Teck	-2,267	0,621	-3,650	0,000*	-1,557	0,608	-2,563	0,010*
Jachere	0,110	0,324	0,340	0,734	-0,559	0,296	-1,892	0,059
FOSA	-1,550	0,472	-3,285	0,001*	-1,462	0,414	-3,534	0,000*
RP	-0,536	0,216	-2,481	0,013*	-0,324	0,167	-1,944	0,049*
NP	-0,554	0,223	-2,486	0,013*	-0,419	0,208	-2,016	0,044*

Note : Les probabilités < 0,05 sont suivis d'une étoile (\*).

Légende : Coton : champ de coton ; Maïs : champ de maïs ; Niebe : champ de niébé ; Soja : champ de soja ; Cajou : plantation d'anacardier ; Palmier : plantation de palmier ; Teck : plantation de teck ; Jachere : espace en jachère ; FOSA : forêt et/ou savane ; RP : Richesse des Patches ; NP : Nombre de Patches.



Tableau 4. Estimation de la relation entre les habitats adjacents à la culture du maïs et le biocontrôle de *S. frugiperda*

Prédicteurs	<i>Metarhizium sp.</i>		<i>Hexameris sp.</i>		<i>Charops sp.</i>		<i>Chelonus bifoveolatus</i>		<i>Coccygidium luteum</i>		<i>Drino quadrizonula</i>	
	OR	P	OR	P	OR	P	OR	P	OR	P	OR	P
Année 1												
Coton	0,539	0,331	2,005	0,077	0,480	0,278	0,626	0,141	0,254	0,143	0,297	0,039*
Maïs	0,657	0,148	0,412	0,031*	1,354	0,121	1,253	0,052	0,895	0,626	1,229	0,125
Niebe	0,299	0,114	0,358	0,194	1,238	0,554	0,696	0,173	1,150	0,701	1,408	0,133
Soja	2,416	0,005*	0,798	0,675	0,453	0,292	0,371	0,020*	1,510	0,208	0,449	0,086
Cajou	1,855	0,191	1,207	0,762	0,000	0,994	0,287	0,028*	1,251	0,665	0,167	0,065
Palmier	0,000	0,993	0,554	0,421	0,758	0,592	1,577	0,014*	1,016	0,970	1,352	0,191
Teck	0,812	0,745	1,924	0,213	0,000	0,994	0,211	0,015*	2,583	0,011*	0,113	0,028*
Jachere	0,604	0,213	1,292	0,461	1,167	0,613	1,237	0,210	1,103	0,749	1,314	0,141
FOSA	1,508	0,310	0,766	0,674	0,000	0,993	0,360	0,030*	1,232	0,614	0,285	0,046*
RP	0,842	0,442	1,243	0,308	0,626	0,068	0,731	0,015*	1,107	0,577	0,790	0,108
NP	0,529	0,024*	0,761	0,298	1,080	0,687	0,924	0,503	1,221	0,262	1,018	0,889
Année 2												
Maïs	0,678	0,134	0,844	0,460	1,052	0,791	1,006	0,959	0,915	0,607	0,940	0,585
Niebe	0,193	0,101	0,608	0,337	1,021	0,951	0,626	0,047*	0,132	0,035*	1,219	0,285
Soja	2,325	0,022*	1,588	0,212	0,583	0,377	0,410	0,037*	1,607	0,078	0,131	0,044*
Cajou	2,286	0,078	2,895	0,006	0,329	0,162	0,158	0,002*	1,142	0,729	0,553	0,147
Palmier	0,000	0,993	0,552	0,334	0,790	0,551	1,487	0,005*	1,301	0,228	1,093	0,603
Teck	1,317	0,730	5,123	0,002*	0,821	0,803	0,874	0,754	1,429	0,509	0,392	0,143
Jachere	1,714	0,073	2,044	0,011*	1,298	0,300	1,303	0,086	1,193	0,463	1,060	0,734
FOSA	2,711	0,019*	2,452	0,016*	0,263	0,094	0,427	0,023*	1,094	0,808	0,278	0,032*
RP	1,860	0,003*	1,666	0,003*	0,876	0,467	0,900	0,283	1,399	0,011*	0,822	0,079
NP	1,669	0,040*	1,979	0,003*	1,121	0,578	0,857	0,219	1,247	0,198	0,737	0,038*

Légende : OR : Odds Ratio (ou rapport de côte) ; P : Prob. ; Coton : champ de coton ; Maïs : champ de maïs ; Niebe : champ de niébé ; Soja : champ de soja ; Cajou : plantation d'anacardier ; Palmier : plantation de palmier ; Teck : plantation de teck ; Jachere : espace en jachère ; FOSA : forêt et/ou savane ; RP : Richesse des Patches ; NP : Nombre de Patches.

Note : OR > 1 indique une relation positive, OR < 1 indique une relation négative et OR = 1, indique une absence de relation.

## Discussion

L'effet des habitats adjacents aux champs de maïs sur la CLA et son biocontrôle en culture de maïs est évalué au Bénin. Ce travail est une étude préliminaire réalisée afin de proposer des axes de recherches et d'orientations aux décideurs pour la lutte biologique par conservation. La discussion porte d'abord sur des facteurs qui influencent les dommages du ravageur puis sur ceux qui agissent sur ses ennemis naturels.

### **Quels facteurs influencent les dommages causés par la chenille légionnaire d'automne à la culture de maïs ?**

Les facteurs les plus pertinentes pour expliquer l'incidence des dommages de *S. frugiperda* sont les mêmes pour expliquer la sévérité de ses dégâts, ce qui suggère une concordance des deux modèles et une fiabilité des résultats. Par ailleurs, l'étude révèle que l'incidence des dommages était positivement corrélée à l'occurrence de la culture de maïs autour des champs focaux, ce qui n'est pas le cas pour la sévérité des dommages. Ce résultat conforte l'hypothèse de la concentration de ressource (Root, 1973) qui suggère que les insectes phytophages sont plus susceptibles de trouver et de rester sur les plantes hôtes poussant dans des peuplements denses ou presque purs (monocultures). En effet, la présence de la culture de maïs autour d'un champ de maïs entraîne une disponibilité de ressource pouvant favoriser une dispersion des larves qui peuvent passer de plant en plant au détriment d'une forte herbivorie des plants. En Mexique, dans une zone bioclimatique similaire, Blanco *et al.* (2014) ont rapporté que la chenille légionnaire était un ravageur important dans les zones de production à grande échelle de maïs. Cette dynamique de la métapopulation face à la concentration de la ressource a été observée chez d'autres ravageurs spécialistes comme le coléoptère phytophage des céréales *Oulema melanopus* dont l'abondance augmente dans les paysages dominés par leurs plantes hôtes (Kheirodin *et al.*, 2020b).

La fréquence des forêts et/ou des savanes et des teckeraies autour du champ focal est associée à une réduction de l'incidence et de la sévérité des dommages de *S. frugiperda*. Plusieurs études ont soutenu l'effet des forêts dans la réduction des attaques des ravageurs (González *et al.*, 2017 ; Haan *et al.*, 2019 ; Clarkson *et al.*, 2022 ; Harrison *et al.*, 2022). Les forêts jouent un rôle important dans la conservation de la biodiversité et dans l'entretien des services écosystémiques dans les paysages agricoles (Deikumah *et al.*, 2017). Des études récentes réalisées en Afrique australe (Zimbabwe, Malawi et Zambie) ont rapporté l'effet de la couverture forestière sur la réduction des dommages de la CLA (Clarkson *et al.*, 2022 ; Harrison *et al.*, 2022), ce qui corrobore nos résultats. Clarkson *et al.* (2022) soutiennent que les moteurs de ce succès de réduction de la CLA près des forêts en Afrique australe serait dû aux prédateurs généralistes comme les insectes prédateurs, les oiseaux, les chauves-souris et aux parasitoïdes.

Les chauves-souris peuvent être des agents de contrôle importants des papillons et réduire indirectement l'infestation des champs (Maine et Boyles, 2015). Par conséquent, l'hypothèse stipulant que les habitats semis-naturels et les habitats naturels adjacents aux parcelles de maïs ont une influence négative sur le niveau des dommages du ravageur est partiellement confirmée. Bien que peu diversifié, les plantations de teck peuvent fournir des services écosystémiques similaires aux formations naturelles comme les forêts et les savanes dans les paysages agricoles. En tant que formation arbustive, les teckeraies sont susceptibles d'augmenter l'abondance des oiseaux et des chauves-souris et renforcer la prédation de *S. frugiperda* (Maas *et al.*, 2016). Dash *et al.* (2017) ont rapporté qu'elles abritent plusieurs taxons de fourmis. De plus, les plantations de teck sont plus fermées (forte densité d'arbre avec des feuilles larges) et peu perturbées que les plantations fruitières comme les anacarderaies et les palmeraies, ce qui peut favoriser un microclimat plus humide et un habitat plus sécurisé pour les ennemis naturels.

Une diversification et une fragmentation des habitats autour des parcelles focales de maïs sont également en relation avec une réduction des dommages de la CLA. L'importance de la diversité et de la fragmentation des habitats autour des champs dans la suppression des ravageurs est assez documentée (Rusch *et al.*, 2016 ; Tschardt *et al.*, 2016 ; Dainese *et al.*, 2017 ; Bādgers *et al.*, 2018 ; Clemente-Orta *et al.*, 2020). La plupart des travaux évaluent la diversification ou la fragmentation du paysage agricole à travers l'abondance des habitats semis-naturels et des forêts dans la matrice paysagère. Dans notre étude ces paramètres prennent en compte aussi bien la polyculture que les habitats semis-naturels et les forêts. Plusieurs études ont trouvé des réductions d'insectes herbivores associées à la diversité des cultures à petites échelles (Maisonhaute *et al.*, 2017 ; Sheng *et al.*, 2017 ; Redlich *et al.*, 2018 ; Kheirodin *et al.*, 2020a).

Certains auteurs soutiennent un effet direct des polycultures sur les ravageurs comme le cas des insectes spécialisés (Sheng *et al.*, 2017). Par contre d'autres démontrent l'existence d'un effet indirect induit par des ennemis naturels (González *et al.*, 2017 ; Kheirodin *et al.*, 2020a). Des études approfondies doivent être effectuées pour mettre en évidence l'effet de la polyculture autour des parcelles de maïs sur la CLA.

### **Quels facteurs influencent le biocontrôle de la chenille légionnaire d'automne en culture de maïs ?**

Les champs de soja adjacents aux parcelles focales ont tendance à favoriser l'incidence des attaques du champignon entomopathogène. Ces résultats confortent ceux de notre étude précédente qui a trouvé que le biocontrôle de la CLA par ce champignon a tendance à être plus élevé dans les champs de maïs installé après la culture de soja (Boukari *et al.*, 2022). Il a été suggéré que cela peut être dû à la présence dans cette culture des espèces d'arthropodes sensibles à cet entomopathogène. Cependant, il est nécessaire d'effectuer des études approfondies pour s'en assurer.

Les parasitoïdes et le nématode entomopathogène réagissent de façon incohérente face aux habitats environnants à l'exception des parasitoïdes *Ch. bifoveolatus* et *D. quadrizonula* dont les parasitismes sont significativement ( $p < 0,05$ ) corrélés avec l'occurrence d'un nombre limité d'habitats. Par exemple, l'occurrence de la culture de soja et celle de la plantation d'anacardier semblent défavoriser le parasitisme de la CLA par *Ch. bifoveolatus*. Mieux, la culture du soja dans l'environnement immédiat est favorable à l'expression de l'entomopathogène *Metarhizium* sp. et suggère une abondance d'inoculum du champignon susceptible d'affecter aussi bien les populations du ravageur que celles d'autres arthropodes sensibles comme *Ch. bifoveolatus*. En effet, l'effet délétère de *Metarhizium anisopliae* sur le parasitisme de *Ch. bifoveolatus* a été observé dans une étude récente en Tanzanie (Ngangambe et Mwatawala, 2020) et confirme nos soupçons. Il est probable que la relation négative entre l'occurrence des plantations d'anacardier adjacentes aux champs focaux et le parasitisme induit par *Ch. bifoveolatus* s'explique par un phénomène similaire, étant donné qu'une tendance positive mais non significative ( $p > 0,05$ ) s'observe entre ces plantations et la fréquence d'attaque du champignon entomopathogène. Par ailleurs, un effet positif des palmeraies adjacentes est observé sur le parasitisme induit par ce parasitoïde. Ce résultat peut être dû à l'existence d'une ressource (hôte ou nectar) exploitée par le parasitoïde dans les plantations de palmier.

Contre toute attente, nos résultats révèlent que l'occurrence des habitats forestiers et savanicoles autour des parcelles est négativement corrélée au parasitisme induit par *Ch. bifoveolatus* et *D. quadrizonula*. La littérature est par contre fortement en faveur d'une relation positive entre le couvert forestier et l'abondance des ennemis naturels (Milligan *et al.*, 2016 ; González *et al.*, 2017 ; Weier *et al.*, 2018 ; Clarkson *et al.*, 2022 ; Hohlenwerger *et al.*, 2022). Cependant, les ennemis naturels abordés par la plupart des auteurs étaient les prédateurs oligophages tels que les oiseaux, les chauves-souris et les prédateurs généralistes, suggérant que les habitats forestiers et savanicoles favorisent avant tout les prédateurs. En réalité nous trouvons aussi qu'une forte fréquence des forêts est en relation avec une faible incidence et une sévérité des attaques de la CLA, ce qui sous-tend que le moteur de la baisse d'infestation des parcelles au près des habitats forestiers et savanicoles est le complexe de prédateur dont le fonctionnement mine l'activité des parasitoïdes. Snyder et Ives (2008) ont rapporté que les prédateurs généralistes peuvent induire la prédation intra-guilde et perturber le contrôle de l'hôte par les parasitoïdes si leur taux d'attaques sur les hôtes est moins de deux fois inférieur à leur taux d'attaques sur les parasitoïdes.

Snyder et Ives (2001) ont abordé un exemple de prédation intra-guilde dans des expériences en cage sur le terrain et ont révélé qu'après une coupe, les carabes avaient consommé un grand nombre de pucerons confinés dans le chaume court, mais à la repousse des plantes, les carabes grimpaient dans le feuillage, incapables de capturer les pucerons actifs, capturaient les momies immobiles. Ainsi, la prédation des momies a entraîné une forte réduction des densités de parasitoïdes. Les programmes de lutte biologique par conservation et gestion des habitats contre la CLA doivent prendre en compte ces détails pour préserver les parasitoïdes très importants dans la gestion de la CLA ; ils sont très mobiles et capables de retrouver les chenilles dans leur dernier retranchement. Les parcelles de maïs doivent être un peu éloignées des forêts et/ou savanes afin d'éviter une pression trop élevée des prédateurs généralistes mais très proches des habitats semis naturels pour permettre aux parasitoïdes d'avoir des ressources alimentaires et d'abris, de s'exprimer et d'accroître leur population.

## Conclusion

L'étude évalue l'effet des habitats adjacents aux parcelles de maïs sur les dommages et le biocontrôle de *S. frugiperda*. Elle rapporte que les habitats peu perturbés comme les bois et les forêts et/ou savanes et la diversification des patches à proximité des parcelles de maïs sont associés à une réduction de l'étendue et l'intensité des dommages de la CLA. La plupart des facteurs qui semblent contrôler l'infestation du ravageur sont médiés par la régulation naturelle induit par les ennemis naturels comme les endoparasites dont le rôle peut être miné par une prédation intra-gilde causé par les prédateurs voraces. Les conclusions de l'étude peuvent orienter de futures recherches et les décideurs dans le cadre de la lutte biologique par conservation et la gestion des habitats pour un contrôle durable la CLA.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Programme Fonds Compétitifs de Recherche (SPODOBEN/PFCR III/CS/UAC) de l'Université d'Abomey Calavi pour le financement de cette étude.

## Références bibliographiques

- Abang, A. F., A. F. Kuate, S. Nanga Nanga, R. M. O. Esi, R. Ndemah, C. Masso, K. K. M. Fiaboe, R. Hanna, 2021 : Spatio-temporal partitioning and sharing of parasitoids by fall armyworm and maize stemborers in Cameroon. *Journal of Applied Entomology*, 145(1-2): 55-64. <https://doi.org/10.1111/jen.12827>.
- Agboyi, L. K., G. Goergen, P. Beseh, S. A. Mensah, V. A. Clottey, R. Glikpo, A. Buddie, G. Cafà, L. Offord, R. Day, I. Rwomushana, M. Kenis, 2020 : Parasitoid Complex of Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in Ghana and Benin. *Insects*, 11(2): 68. <https://doi.org/10.3390/insects11020068>.
- Assogbadjo, A. E., S. Mensah, R. Kakai Glèlè, 2017 : The relative importance of climatic gradient versus human disturbance in determining population structure of *Afzelia africana* in the Republic of Benin. *Southern Forests: A Journal of Forest Science*, 79(2): 125-132. <https://doi.org/10.2989/20702620.2016.1255406>.
- Bādērs, E., Ā. Jānsons, R. Māisons, D. Elferts, I. Desaine, 2018 : Landscape diversity for reduced risk of insect damage: a case study of spruce bud scale in Latvia. *Forests*, 9(9): 545. <https://doi.org/10.3390/f9090545>.
- Barbosa, P., H. Jessica, K. Ian, M. Holly, S. Adrianna, S. Zsofia, 2009 : Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40: 1-20. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120242>.
- Blanco, C., J. G. Pellegaud, U. Nava-Camberos, D. Lugo-Barrera, P. Vega-Aquino, J. Coello, A. P. Terán-Vargas, J. Vargas-Camplis, 2014 : Maize pests in Mexico and challenges for the adoption of integrated pest management programs. *Journal of Integrated Pest Management*, 5(4): 1-9. <https://doi.org/10.1603/IPM14006>.
- Boukari, S. A., A. C. Antonio, A. A. C. Sinzogan, R. Sikirou, J. M. Deguenon, G. A. Y. G. Amagnidé, N. Zossou, H. S. Totin Vodounon, A. C. Adomou, A. Ahanchédé, 2022 : Influence of agricultural practices on *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) infestation, natural enemies and biocontrol in maize. *Journal of Agricultural and Crop Research*, 10(7): 113-130. [https://doi.org/10.33495/jacr\\_v10i7.22.128](https://doi.org/10.33495/jacr_v10i7.22.128).
- Canço, A., A. Mexia, L. Santos, 2021: Farmers' knowledge, perception and management practices of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* Smith) in Manica province, Mozambique. *NeoBiota*, 68: 127-143. <https://doi.org/10.3897/neobiota.68.62844>.
- Carvalho, R. A., C. Omoto, L. M. Field, M. S. Williamson, C. Bass, 2013 : Investigating the molecular mechanisms of organophosphate and pyrethroid resistance in the Fall Armyworm *Spodoptera frugiperda*. *PLoS One*, 8: e62268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062268>.
- Christensen, R. H. B., 2019 : Ordinal-regression models for ordinal data. R package. 12-10. Available online: <https://CRAN.R-project.org/package=ordinal>.
- Clarkson, J., J. R. Borah, F. Baudron, T. C. Sunderland, 2022 : Forest proximity positively affects natural enemy mediated control of fall armyworm in Southern Africa. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5: 781574. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.781574>.
- Clemente-Orta, G., F. Madeira, F. Batuecas, S. Sossai, A. Juárez-Escario, R. Albajesa, 2020 : Changes in landscape composition influence the abundance of insects on maize: The role of fruit orchards and alfalfa crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 291: 106805. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106805>.
- Dainese, M., N. J. B. Isaac, G. D. Powney, R. Bommarco, E. Öckinger, M. Kuussaari, J. Pöyry, T. G. Benton, D. Gabriel, J. A. Hodgson, 2017 : Landscape simplification weakens the association between terrestrial producer and consumer diversity in Europe. *Global Change Biology*, 23(8): 3040-3051. <https://doi.org/10.1111/gcb.13601>.
- Dash, S., J. R. Mallick, H. P. Patnaik, 2017 : Seasonal diversity and temporal variation in the assemblage of ants on trees raised under urban habitat. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(4): 1351-1354.



- Davis, F. M., S. S. Ng, W. P. Williams, 1992 : Visual rating scales for screening whorl-stage corn for resistance to fall armyworm. *Technical bulletin: Mississippi Agricultural and Forestry Experiment Station*, 186: 1-9.
- Deikumah, J. P., R. Kwafo, V. A. Konadu, 2017 : Land use types influenced avian assemblage structure in a forest–agriculture landscape in Ghana. *Ecology and evolution*, 7(21): 8685-8697. <https://doi.org/10.1002/ece3.3355>.
- Fiaboe, K. K. M., J. Fernández-Triana, F. W. Nyamu, K. M. Agbodzavu, 2017 : *Cotesia icipe* sp. n., a new Microgastrinae wasp (Hymenoptera, Braconidae) of importance in the biological control of Lepidopteran pests in Africa. *Journal of Hymenoptera Research*, 61: 49–64. <https://doi.org/10.3897/jhr.61.21015>.
- Goergen, G., P. L. Kumar, S. B. Sankung, A. Togola, M. Tamò, 2016 : First report of outbreaks of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J E Smith) (Lepidoptera Noctuidae) a new alien invasive pest in West and Central Africa. *PLoS ONE*, 11(10): e0165632. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165632>.
- González, E., A. Salvo, G. Valladares, 2017 : Arthropod communities and biological control in soybean fields: Forest cover at landscape scale is more influential than forest proximity. *Agriculture, ecosystems & environment*, 239: 359-367. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.02.002>.
- Haan, N. L., Y. Zhang, D. A. Landis, 2019 : Predicting landscape configuration effects on agricultural pest suppression. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(2): 175-186. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.10.003>.
- Harrison, R., J. Banda, G. Chipabika, C. Chisonga, C. Katema, D. M. Ndalamei, S. Nyirenda, H. Tembo, 2022 : Low impact of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) across smallholder fields in Malawi and Zambia. *Journal of Economic Entomology*, 115(6): 1783-1789. <https://doi.org/10.1093/jee/toac113>.
- Harrison, R. D., C. Thierfelder, F. Baudron, P. Chinwada, C. Midega, U. Schaffner, J. Van Den Berg, 2019 : Agro-ecological options for fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* JE Smith) management: providing low-cost, smallholder friendly solutions to an invasive pest. *Journal of Environmental Management*, 243: 318-330. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.05.011>.
- Hohlenwerger, C., L. R. Tambosi, J. P. Metzger, 2022 : Forest cover and proximity to forest affect predation by natural enemies in pasture and coffee plantations differently. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 333: 107958. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107958>.
- Jactel, H., Brockerhoff, E. G., 2007 : Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters*, 10(9): 835-848. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01073.x>.
- Jordon, M. W., T. D. Hackett, F. Aboagye-Antwi, V. Y. Eziah, O.T. Lewis, 2022 : Effects of distance from semi-natural habitat on fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*, JE Smith) and its potential natural enemies in Ghana. *Bulletin of Entomological Research*, 112(3): 343-353. <https://doi.org/10.1017/S0007485321000894>.
- Kenis, M., H. Plessis, J. Van den Berg, M. N. Ba, G. Goergen, K. E. Kwadjo, I. Baoua, T. Tefera, A. Buddie, G. Cafà, L. Offord, I. Rwomushana, A. Polaszek, 2019 : *Telenomus remus*, a candidate parasitoid for the biological control of *Spodoptera frugiperda* in Africa, is already present on the Continent. *Insects*, 10(4): 92. <https://doi.org/10.3390/insects10040092>.
- Kheirodin, A., H. A. Cárcamo, A. C. Costamagna, 2020a : Contrasting effects of host crops and crop diversity on the abundance and parasitism of a specialist herbivore in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 35: 1073–1087. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01000-0>.
- Kheirodin, A., B. J. Sharanowski, A. C. Costamagna, H. A. Cárcamo, 2020b : Consumption of cereal leaf beetle, *Oulema melanopus*, by generalist predators in wheat fields detected by molecular analysis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 168(1): 59-69. <https://doi.org/10.1111/eea.12835>.
- Kucheryavskiy, S., 2020 : mdatools–R package for chemometrics. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 198: 103937. <https://doi.org/10.1016/j.chemolab.2020.103937>.
- Kumar, R. M., B. G. Gadratagi, V. Paramesh, P. Kumar, Y. Madivalar, N. Narayanappa, F. Ullah, 2022 : Sustainable Management of Invasive Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *Agronomy*, 12: 21-50. <https://doi.org/10.3390/agronomy1209215>.
- Liu, H., M. Fu, X. Jin, Y. Shang, D. Shindell, G. Faluvegi, C. Shindell, K. He, 2016 : Health and climate impacts of ocean-going vessels in East Asia. *Nature climate change*, 6(11), 1037-1041. <https://doi.org/10.1038/nclimate3083>.
- Maas, B., D. S. Karp, S. Bumrungsri, K. Darras, D. Gonthier, J. C.-C. Huang, C.A. Lindell, J.J. Maine, L. Mestre, N. L. Michel, E. B. Morrison, I. Perfecto, S. M. Philpott, Ç. H. Şekercioğlu, R. M. Silva, P. J. Taylor, T. Tscharntke, S. A. Van Bael, C. J. Whelan, K. Williams-Guillén, 2016 : Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes: ecosystem services provided by tropical birds and bats. *Biological Reviews*, 91(4): 1081-1101. <https://doi.org/10.1111/brv.12211>.
- Maine, J. J., Boyles, J. G., 2015 : Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(40): 12438-12443. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505413112>.
- Maisonhaute, J. E., G. Labrie, E. Lucas, 2017 : Direct and indirect effects of the spatial context on the natural biocontrol of an invasive crop pest. *Biological Control*, 106: 64-76. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.12.010>.

- Midega, C. A. O., J. O. Pittchar, J. A. Pickett, G. W. Hailu, Z. R. Khan, 2018 : A climate-adapted push-pull system effectively controls fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), in maize in East Africa. *Crop Protection*, 105: 10-15. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.11.003>.
- Milligan, M. C., M. D. Johnson, M. Garfinkel, C. J. Smith, P. Njoroge, 2016 : Quantifying pest control services by birds and ants in Kenyan coffee farms. *Biological Conservation*, 194: 58-65. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.11.028>.
- Molina-Ochoa, J. C. J. E., R. F. J. E. Lezama-Gutiérrez, M. González-Ramírez, 2004 : Natural distribution of hymenopteran parasitoids of *spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: noctuidae) larvae in Mexico. *Florida entomologist*, 87(4): 461-472. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2004\)087\[0461:NDOHPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2004)087[0461:NDOHPO]2.0.CO;2).
- Montezano, D. G., A. Specht, D. R. Sosa-Gómez, V. F. Roque-Specht, J. C. Sousa-Silva, 2018 : Host Plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. *African entomology*, 26(2): 286 –300.
- Mutamiswa, R., F. Chidawanyika, C. Nyamukondiwa, 2017 : Dominance of spotted stem borer *Chilo partellus* (Swinhoe) (Lepidoptera: Crambidae) over indigenous stem borer species in Africa's changing climates: ecological and thermal biology perspectives. *Agricultural and Forest Entomology*, 19(4): 344-356. <https://doi.org/10.1111/afe.12217>.
- Ngangambe, M. H., Mwatawala, M. W., 2020 : Effects of entomopathogenic fungi (EPFs) and cropping systems on parasitoids of fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) on maize in eastern central, Tanzania. *Biocontrol science and technology*, 30(5): 418-430. <https://doi.org/10.1080/09583157.2020.1726878>.
- Penagos, D. I., R. Magallanes, J. Valle, J. Cisneros, A. M. Martínez, D. Goulson, J. W. Chapman, P. Caballero, R. D. Cave, T. Williams, 2003: Effect of weeds on insect pests of maize and their natural enemies in Southern Mexico. *International Journal of Pest Management*, 49(2): 155-161. <https://doi.org/10.1080/0967087021000043111>.
- R Core Team, 2021 : A language and environment for statistical computing, Version 4.1.1. Available online: <http://www.R-project.org/>.
- Redlich, S., E. A. Martin, I. Steffan-Dewenter, 2018: Landscape-level crop diversity benefits biological pest control. *Journal of Applied Ecology*, 55(5): 2419– 2428. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13126>.
- Root, R. B., 1973 : Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological monographs*, 43(1): 95-124. <https://doi.org/10.2307/1942161>.
- Rusch, A., D. Binet, L. Delbac, D. Thiéry, 2016 : Local and landscape effects of agricultural intensification on Carabid community structure and weed seed predation in a perennial cropping system. *Landscape ecology*, 31: 2163-2174. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0390-x>.
- Sheng, J., F. Gao, M. Andile, L. Wang, H. S. Sandhu, F. Ouyang, Z. Zhao, 2017 : Crop diversity and land simplification effects on pest damage in Northern China. *Annals of the Entomological Society of America*, 110(1): 91-96. <https://doi.org/10.1093/aesa/saw058>.
- Sisay, B., J. Simiyu, P. Malusi, P. Likhayo, E. Mendesil, N. Elibariki, M. Wakgari, G. Ayalew, T. Tefera, 2018 : First report of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), natural enemies from Africa and assessment of damage and pheromone lures. *Journal of Applied Entomology*, 142(8): 800-804. <https://doi.org/10.1111/jen.12534>.
- Snyder, W. E., Ives, A. R., 2001 : Generalist predators disrupt biological control by a specialist parasitoid. *Ecology*, 82(3): 705-716. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0705:GPDBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0705:GPDBC]2.0.CO;2).
- Snyder, W. E., Ives, A. R., 2008: Behavior influences whether intra-guild predation disrupts herbivore suppression by parasitoids: 71-91. In: Wajnberg, É., C. Bernstein, J. van Alphen (eds). Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications. Blackwell Publishing Ltd.
- Sylva, D. M. D., A. D. F. Bueno, K. Andrade, C. D. S. Stecca, P. M. O. J. Neves, M. C. N. D. M. Oliveira, 2017: Biology and nutrition of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) fed on different food sources. *Scientia Agricola*, 74(1): 18-31. <https://doi.org/10.1590/1678-992X-2015-0160>.
- Thierfelder, C., S. Niassy, C. Midega, S. Sevgan, J. van den Berg, B. M. Prasanna, F. Baudron, R. Harrison, 2018 : Low-cost agronomic practices and landscape management methods for fall armyworm control : 89-96. In: Prasanna, B. M., J. E. Huesing, R. Eddy, V.M. Peschke, (eds). Fall armyworm in Africa: a guide for Integrated Pest Management. Mexico, CDMX: CIMMYT.
- Tscharntke, T., D. S. Karp, R. Chaplin-Kramer, P. Batáry, F. DeClerck, C. Gratton, L. Lauren Hunt, A. Ives, M. Jonsson, A. Larsen, E. A. Martin, A. M. Salinas, T. D. Meehan, M. Rourke, K. Poveda, J. A. Rosenheim, A. Adrien Rusch, N. Schellhorn, T. C. Wanger, S. Wratten, W. Wei Zhang, 2016 : When natural habitat fails to enhance biological 3 pest control – five hypotheses, *Biological Conservation*, 204: 449-458. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.10.001>.
- Tscharntke, T., R. Riccardo Bommarco, Y. Clough, T. O. Crist, D. David Kleijn, T. A. Rand, J. M. Tylianakis, S. V. Nohuys, S. Stefan Vidal, 2007 : Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological control*, 43: 294–309. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(08\)00082-0](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(08)00082-0).
- Weier, S. M., I. Grass, V. M. G. Linden, T. Tscharntke, P. J. Taylor, 2018 : Natural vegetation and bug abundance promote insectivorous bat activity in macadamia orchards. *South Africa. Biological Conservation*, 226: 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.017>.



Winsou, J. K., G. T. Tapa-Yotto, K. H. Thunes, R. Meadow, M. Tamò, M. G. Sæthre, 2022 : Seasonal variations of *Spodoptera frugiperda* host plant diversity and parasitoid complex in Southern and Central Benin. *Insects*, 13(6): 491. <https://doi.org/10.3390/insects13060491>.

Wyckhuys, K. A. G., O'Neil, R. J., 2007 : Influence of extra-field characteristics to abundance of key natural enemies of *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) in subsistence maize production. *International Journal of Pest Management*, 53(2): 89-99. <https://doi.org/10.1080/09670870701245207>.