

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE MONTPELLIER SUPAGRO

En Écologie des Communautés

École doctorale GAIA

Unités de recherche GECO (CIRAD) et LIRMM (Université de Montpellier, CNRS)

Quantification du rôle des prédateurs généralistes dans la régulation du charançon du bananier grâce à de l'analyse d'images prises *in situ*

Soutenue par Paul TRESSON
Le 03 décembre 2021

Sous la direction de
Philippe TIXIER et William PUECH

Devant le jury composé de

David BOHAN, Directeur de recherche, INRAE, UMR Agroécologie

Emmanuelle PORCHER, Professeure, MNHN, UMR CESCO

Elsa CANARD, Chargée de recherche, INRAE, UMR IGEPP

Vincent CHARVILLAT, Professeur, Université de Toulouse, IRIT-ENSEEIH

Marie-Stéphane TIXIER, Professeure, L'Institut Agro, Département Biologie et Écologie

Philippe TIXIER, Chercheur, CIRAD, UPR GECO

William PUECH, Professeur, Université de Montpellier, LIRMM

Dominique CARVAL, Chercheur, CIRAD, UPR GECO

Rapporteur

Rapporteuse

Examinatrice

Examineur

Présidente du jury

Directeur de thèse

Co-directeur de thèse

Co-encadrant de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER



Reading maketh a full man ; conference a ready man ; and writing an exact man.

Francis BACON

The highest function of ecology is understanding consequences.

Frank HERBERT, *Dune*

Que l'on jette en l'air une poignée de plumes, elles retomberont toutes sur le sol en vertu de certaines lois définies ; mais combien le problème de leur chute est simple quand on le compare à celui des actions et des réactions des plantes et des animaux innombrables[...].

Charles DARWIN, *L'origine des espèces*

Comment ça va mon ami ?

André HOARAU

Remerciements

Si ce travail a pu être effectué, c'est avant tout grâce à l'encadrement sans faille de Philippe, William et Dominique. Vous avez chacun su apporter votre expérience et vos idées dans ce sujet et cela a été fructueux. Cela a été un plaisir de travailler et échanger avec vous trois, que ce soit dans le même bureau ou à 11 000 km.

Cette thèse aurait été bien plus laborieuse sans l'aide qui m'a été donnée au terrain et au clavier. L'équipe ICAR et particulièrement Pauline, Sébastien et Vincent qui m'ont aidé à prendre en main des outils informatiques et m'ont tiré vers le haut dans la bonne humeur. Sur le terrain, le travail aurait été physiquement impossible et bien moins sympathique sans la compagnie de Bernard, Lola et Antoine !

Il me tient à cœur de remercier mes partenaires de pause café, de repas et de tarot, qui ont toujours mené à des discussions intéressantes. Tout particulièrement Emma, Antoine, Luca et Micka à Bassin-Plat, Olivier, Thibaut, Felix, Constantin, Laura, Arnaud et Hugo au LIRMM. André mérite un remerciement particulier pour la bonne humeur qu'il a apportée sous le kiosque de Bassin-Plat.

Habiter un environnement agréable est nécessaire au bon déroulé d'un travail en des temps de confinements. Aussi, je tiens à adresser un remerciement particulier à ceux qui ont vécu avec moi durant ces trois ans : Théo et Tom bien sûr, Manon, Morgane, Flavio et Julie à Casabona puis Justine et Pablo. Les compagnons à poils et à écailles Momo, Koko, Alice, Tortor, Koda et Bonnie méritent à ce titre d'être remerciés également. Nul ne saurait contredire l'importance d'un environnement chaleureux au quotidien pour travailler efficacement.

Un remerciement chaleureux est dédié à tous les amis qui m'ont suivi depuis longtemps et malgré la distance, par ordre chronologique, Théophane, Pierre, Geoffrey et Giovanni, Thomas et toute la RSA, Benoît, Gauthier et Benjamin, Iris, Mariette, les fillottes Léa, Clara et Clarisse. Mais ces trois ans ont aussi mené à des rencontres comme Joseph, Cyprien, la Cafrine et les Acajous. Enfin, merci à Ophélie de m'avoir laissé le temps de travailler assidûment. Cette thèse n'en serait pas là sans ton soutien quotidien.

Bien qu'ils soient ici remerciés en derniers, les membres de ma famille ont été les premiers à me soutenir, à développer mon envie d'apprendre et de comprendre.

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée entre le 1^{er} octobre 2018 et le 1^{er} octobre 2021. Ce travail est le fruit d’une collaboration entre le CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement) et le LIRMM (Laboratoire d’Informatique, de Robotique et de Microélectronique de Montpellier) avec des financements du CIRAD et de l’institut de convergence #DigitAg pour l’agriculture numérique.

La thèse s’est déroulée en trois temps. Les neuf premiers mois entre octobre 2018 et juin 2019 ont été principalement dédiés à la prise en main du sujet, à l’acquisition des méthodes et à du développement informatique à Montpellier entre le CIRAD et le LIRMM. Ensuite, de juillet 2019 à décembre 2020, les travaux ont été conduits à la Réunion à la station du CIRAD de Bassin-Plat. Durant cette période, ont eu lieu les acquisitions de données sur le terrain. Enfin, entre janvier 2021 et octobre 2021 à Montpellier ont été réalisées l’analyse des données récoltées et la rédaction de ce manuscrit.

Ce travail est à cheval sur les disciplines d’écologie et d’informatique. À la suite d’une formation d’ingénieur agronome (École Nationale Supérieure d’Agriculture et des Industries Alimentaires) en double diplôme avec un master d’écologie (Université de Lorraine, AgroParisTech), les aspects protection des cultures et écologie du sujet s’intégraient dans mon parcours. Durant mes stages, mon intérêt pour les statistiques et la modélisation s’est développé, en plus d’une curiosité personnelle pour l’informatique. J’avais commencé à me former par moi-même sur les réseaux de neurones lorsque j’ai découvert ce sujet qui a immédiatement eu mon intérêt et l’a conservé durant trois ans.

Cette thèse vise à mieux comprendre la régulation du charançon du bananier grâce à l’analyse d’images prises au sein des bananeraies. Les enjeux pour une protection des cultures durable sont nombreux et des développements méthodologiques tels que ceux présentés dans ce manuscrit sont des outils à saisir pour mieux comprendre les écosystèmes et les services qu’ils fournissent.

Le travail présenté ici a fait l’objet de plusieurs publications dans des revues à comité de lecture et lors de conférences nationales et internationales. Les articles constituant des chapitres ou des sections du manuscrit sont brièvement introduits. Leur contenu est reporté tel que dans la version publiée, soumise ou actuelle de rédaction en fonction du statut de l’article :

Articles publiés

Paul TRESSON *et al.* (2019b). « CORIGAN : Assessing multiple species and interactions within images ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.11, p. 1888-1893. DOI : 10.1111/2041-210X.13281 **chapitre 2**

Paul TRESSON *et al.* (2021a). « Hierarchical classification of very small objects : application to the detection of arthropod species ». In : *IEEE Access*, p. 1-1. DOI : 10.1109/ACCESS.2021.3075293 **chapitre 2**

Paul TRESSON *et al.* (2021c). « The challenge of biological control of *Cosmopolites sordidus* Germar (Col. Curculionidae) : A review ». In : *Journal of Applied Entomology* 145.3, p. 171-181. DOI : 10.1111/jen.12868 **chapitre 1**

Articles soumis

Paul TRESSON *et al.* « Caught on camera. Field imagery unravels unexpected importance

of vertebrates for biological control of the banana weevil (*Cosmpolites sordidus* Col. Curculionidae) ». Pour : *Basic and Applied Ecology* **chapitre 3**

Paul TRESSON et al. « Camera monitoring of eggs predation in banana fields, potential for *Cosmopolites sordidus* regulation ». Pour : *Biological Control*. **chapitre 3**

Communications orales

Paul TRESSON *et al.* (2019a). « Insect interaction analysis based on object detection and CNN ». In : *IEEE MMSP 2019*. Kuala Lumpur, Malaysia (du 27 au 29 septembre 2019) **Annexe**

Paul TRESSON (2019). « Analyse du réseau d'interactions autour du charançon du bananier grâce à des réseaux de neurones ». In : *Printemps de Baillarguet* (du 3 au 4 juin 2019)

Paul TRESSON *et al.* (2021b). « Caractérisation des interactions écologiques autour du charançon du bananier ». In : *42emes journées des Entomophagistes* (du 8 au 10 novembre 2021)

Sauf mention du contraire, les figures, illustrations et photographies sont des auteurs du manuscrit ou des articles. Un glossaire ainsi que le rappel des abréviations sont disponibles en fin de manuscrit. Lors de leur première mention, les mots définis apparaissent en italique. Dans le manuscrit, le terme «prédaté» comme participe passé du verbe «prédater» sera utilisé par convenance d'écriture malgré le fait qu'il ne soit pas reconnu dans le dictionnaire de la langue française.

En annexe sont disponibles :

- Un rappel de l'architecture des réseaux de neurones utilisés
- Des liens menant vers les jeux de données et codes publiés
- Les spécifications techniques du matériel utilisé pour la prise et l'analyse d'images
- Une liste illustrée des espèces observées durant les expériences
- Les *Supplementary materials* associés à l'article TRESSON *et al.*, 2019b
- L'article TRESSON *et al.*, 2019a présenté à la conférence IEEE MMSP 2019

Table des matières

1	Introduction générale	1
1	Régulation des ravageurs des cultures : enjeux et principes	2
1.1	Enjeux autour de la protection des cultures	2
1.2	Contrôle biologique	2
1.3	Analyse des réseaux trophiques	3
2	Traitement et analyse automatique d'images, apprentissage profond : principes et utilisation en écologie	8
2.1	Traitement d'images	8
2.2	Apprentissage profond	12
2.3	Bonnes pratiques	16
2.4	Utilisations	19
3	Modèle d'étude : le charançon du bananier	22
3.1	Contexte de la culture de la banane	22
3.2	Biologie du charançon du bananier	23
3.3	Méthodes de lutte	24
4	Revue de la littérature sur le contrôle biologique du charançon du bananier . . .	26
4.1	Introduction	27
4.2	Biological control of <i>Cosmopolites sordidus</i> with introduced organisms . .	28
4.3	Conservation biological control of <i>Cosmopolites sordidus</i>	30
4.4	Discussion	32
4.5	Conclusion	34
5	Objectifs et organisation de la thèse	36
2	Apports possibles de l'analyse d'images automatique pour la caractérisation des interactions trophiques	37
1	Utilisation d'images pour l'analyse d'interactions	38
1.1	Introduction	39
1.2	Materials and methods	40
1.3	Results	42
1.4	Discussion	43
2	Amélioration de l'analyse d'images par utilisation de classification hiérarchique .	46
2.1	Introduction	47
2.2	Related work	48
2.3	Proposed method	49
2.4	Experimental results and discussion	51
2.5	Conclusion	57

3	Quantification de la régulation du charançon par les prédateurs généralistes à la Réunion	59
1	Description des parcelles étudiées	60
2	Prédation des charançons adultes	63
2.1	Introduction	64
2.2	Materials and methods	66
2.3	Results	68
2.4	Discussion	72
3	Prédation des œufs	78
3.1	Introduction	79
3.2	Material and methods	81
3.3	Results	84
3.4	Discussion	91
4	Quantification des dégâts	96
4.1	Matériel et méthode	96
4.2	Résultats	97
4.3	Discussion	98
4	Discussion générale	101
1	Perspectives pour le contrôle biologique de <i>Cosmopolites sordidus</i>	102
1.1	Apport des travaux de la thèse	102
1.2	Limites et perspectives	105
1.3	Aménagements et pratiques pour favoriser le contrôle biologique du charançon	107
2	Apports de l'analyse d'images en écologie des communautés	110
2.1	Étude de la biodiversité	110
2.2	Étude des interactions	113
2.3	Contrôle biologique	119
3	Perspectives pour l'analyse d'images en écologie des communautés	122
3.1	Contraintes des images en écologie	122
3.2	Robustesse des prédictions	123
3.3	Suivi et analyses comportementales	127
3.4	Accessibilité de l'analyse d'images	129
4	Synthèse et perspectives	133
	Bibliographie	135
	Glossaire et abréviations	155
	Annexe A Architectures des réseaux de neurones utilisés	159
	Annexe B Jeux de données et codes	163
	Annexe C Spécifications techniques du matériel	165
	Annexe D Liste des espèces mentionnées	167
	Annexe E Supplementary materials Tresson <i>et al.</i> 2019	173
	Annexe F Article présenté à la conférence IEEE MMSP 2019	181

Chapitre 1

Introduction générale



1 Régulation des ravageurs des cultures : enjeux et principes

Les enjeux entourant la protection des cultures sont nombreux, interconnectés et cruciaux pour le développement humain lors du XXI^{ème} siècle. Dans un contexte d’augmentation de la population mondiale pour des ressources limitées, il est primordial de sécuriser la production agricole. Une protection des cultures durable est au centre de multiples problématiques tels que la sécurité alimentaire, les crises écologiques, le changement climatique ou encore la conservation de la biodiversité.

1.1 Enjeux autour de la protection des cultures

Les pertes moyennes de rendements dues aux *bioagresseurs* sont estimées entre 15% et 50% pour les cultures majeures (riz, maïs, soja, blé, pomme de terre) (GUILLOU et MATHERON, 2014; OERKE, 2006; SAVARY *et al.*, 2019). Bien que de grandes variations existent en fonction des contextes, c’est entre un quart et un tiers de la production agricole mondiale qui est perdue à cause des bioagresseurs (SAVARY *et al.*, 2019). Le contrôle des *ravageurs* des cultures est donc un axe de travail majeur pour la sécurité alimentaire à l’échelle mondiale.

Durant la seconde moitié du XX^{ème} siècle, les rendements agricoles ont connu une forte augmentation, facilitée par la mécanisation, l’utilisation d’intrants et le recours aux pesticides (TILMAN *et al.*, 2001). Cette utilisation systématique de pesticides a conduit à l’apparition de résistances chez les organismes cibles, que ce soit pour les insecticides (BASS *et al.*, 2015), les herbicides (POWLES et YU, 2010) ou les fongicides (LUCAS *et al.*, 2015). Ceci, allié à la destruction des habitats naturels et à de nombreux changements environnementaux, a mené à une diminution importante de la biodiversité (DIRZO *et al.*, 2014). Cet effondrement de la biodiversité à d’abord été observé chez les amphibiens (STUART *et al.*, 2004), les oiseaux (notamment médiatisé par CARSON, 1962) et les insectes (SÁNCHEZ-BAYO et WYCKHUYS, 2019). HALLMANN *et al.*, 2017 ont par exemple mesuré en Allemagne une chute de la biomasse des insectes volants de 75% en 25 ans. Bien que certains de ces résultats soient parfois jugés trop alarmistes (THOMAS *et al.*, 2019), le constat d’un effondrement de la biodiversité sans précédent dans l’histoire géologique n’est plus discuté.

Or de nombreuses espèces sécurisent la production agricole, principalement à travers la pollinisation (KLEIN *et al.*, 2007; POTTS *et al.*, 2016) et la régulation des bioagresseurs (WILBY et THOMAS, 2002). Ces services, appelés *services écosystémiques* sont définis par le Rapport de synthèse de l’Évaluation des Écosystèmes pour le Millénaire comme étant «les bénéfices que les humains tirent des écosystèmes»¹ (REID *et al.*, 2005). Maximiser les services écosystémiques est un moyen d’arriver à une agriculture plus durable et plus résiliente (ALTIERI, 1999). Cette résilience est d’autant plus importante étant donné les variations des conditions climatiques et écologiques auxquelles seront soumis les agrosystèmes dans le siècle à venir (PORTER *et al.*, 2014; TYLIANAKIS *et al.*, 2008; YACHI et LOREAU, 1999).

1.2 Contrôle biologique

Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéressons particulièrement au service écosystémique de régulation des ravageurs par le *contrôle biologique*. Le contrôle biologique est défini comme «l’utilisation d’organismes vivants pour supprimer un ravageur, réduire son abondance ou les dégâts qu’il génère» (EILENBERG *et al.*, 2001). Les organismes utilisés peuvent être des pathogènes, parasites, parasitoïdes ou prédateurs du ravageur ciblé (DEBACH et ROSEN, 1991). Le contrôle biologique d’un ravageur peut se faire par l’introduction d’ennemis connus ou par la conservation et la prolifération d’ennemis naturels déjà présents dans l’écosystème (EHLER, 1998). Considérant ce dernier, on parle alors de *Contrôle Biologique par Conservation (CBC)*.

1. D’autres définitions sont proposées dans le glossaire.

Dans les travaux présentés ici, c'est le service de régulation fourni par les prédateurs généralistes dans un contexte de CBC qui sera étudié.

Le CBC repose sur l'hypothèse des ennemis naturels qui prédit une corrélation positive entre la richesse spécifique d'une parcelle et l'abondance d'ennemis naturels (ELTON, 1958; LETOURNEAU, 1987; ROOT, 1973). Le CBC est généralement considéré comme plus durable que le contrôle biologique classique car des espèces importées peuvent attaquer des espèces non-cibles et se révéler nuisibles par la suite (STILING et CORNELISSEN, 2005). De plus, l'introduction d'un unique ennemi du ravageur ne sera pas toujours suivie d'une baisse de l'abondance du ravageur ou des dégâts mesurés (LETOURNEAU *et al.*, 2011). Plusieurs pratiques culturales et éléments du paysage permettent de favoriser les espèces *auxiliaires*. Les rotations de cultures, les cultures associées, l'enherbement, la présence de bandes fleuries ou de haies sont des leviers qui peuvent être utilisés par les agriculteurs (BIANCHI *et al.*, 2006; LAURENT *et al.*, 2016; RATNADASS *et al.*, 2011). Les auxiliaires des cultures semblent en effet être fortement favorisés dans des paysages complexes (CHAPLIN-KRAMER *et al.*, 2011; RUSCH *et al.*, 2016).

Les prédateurs généralistes peuvent être des acteurs efficaces de la régulation des ravageurs (SYMONDSON *et al.*, 2002). Ceux-ci présentent en effet plusieurs caractéristiques qui les distinguent d'ennemis spécialistes et peuvent représenter des atouts pour la régulation de ravageurs. Par exemple, il s'agit souvent d'un complexe de plusieurs prédateurs dont les effets sur les ravageurs seront complémentaires (*e.g.* prédation des adultes ou des larves). Ils seront également plus à même que des ennemis spécialistes à empêcher le développement de nouveaux ravageurs. Les prédateurs généralistes peuvent aussi être des espèces clef de voûte qui déterminent la structure du réseau trophique auquel ils appartiennent. Des études théoriques ainsi qu'expérimentales suggèrent que l'effet des prédateurs généralistes sur la régulation des ravageurs dans un agrosystème est positif dans une majorité de cas ($\approx 75\%$, SYMONDSON *et al.*, 2002).

Les relations entre paysages, habitats, biodiversité et le service de régulation fourni à terme sont néanmoins incertaines et fortement contexte-dépendantes (KARP *et al.*, 2018). TSCHARNTKE *et al.*, 2016 proposent cinq hypothèses principales pour expliquer les situations dans lesquelles la régulation des ravageurs fait défaut malgré la présence d'habitats censés favoriser les auxiliaires. Il est par exemple possible (1) que les populations d'organismes nuisibles n'aient pas d'ennemis naturels efficaces dans la région; (2) que l'habitat naturel soit une source plus importante d'organismes nuisibles que d'ennemis naturels; (3) que les cultures fournissent plus de ressources aux ennemis naturels que l'habitat naturel; (4) que l'habitat naturel soit insuffisant en termes de quantité, de proximité, de composition ou de configuration pour fournir les populations d'ennemis nécessaires au contrôle des organismes nuisibles; (5) que des pratiques agricoles contrecarrent l'établissement des ennemis et le biocontrôle fourni par l'habitat naturel. Des phénomènes de prédation intra-gilde (un prédateur du ravageur s'attaquant à un autre prédateur du ravageur) peuvent également favoriser le ravageur (FINKE et SNYDER, 2010; ROSENHEIM *et al.*, 1995; SCHMITZ, 2007). Alors que la mise en place de CBC pourra demander des investissements importants pour un agriculteur en vue de résultats incertains et à long terme, il est important de comprendre au mieux les espèces d'intérêt et leurs interactions (RUSCH *et al.*, 2017). Afin d'éviter de tels écueils, il est donc nécessaire d'avoir une connaissance du réseau trophique entourant le ravageur et des espèces y prenant part la plus complète possible.

1.3 Analyse des réseaux trophiques

Une connaissance précise du réseau trophique entourant un ravageur est nécessaire à la bonne compréhension de sa régulation et des auxiliaires à favoriser. Plusieurs méthodes existent pour étudier les relations de prédation entre différentes espèces et reconstruire ainsi le réseau trophique autour d'une espèce donnée. Ces différentes méthodes présentent chacune des avantages, inconvénients et biais qu'il faut pondérer lors de leur mise en œuvre.

1.3.1 Observation directe

L’observation directe a été la première méthode pour mesurer les interactions trophiques. Cette observation peut se faire directement en milieu naturel ou en conditions contrôlées lors d’expériences de choix lorsque plusieurs ressources sont proposées à un individu. L’observation en milieu naturel demande de la patience et la présence de l’observateur peut potentiellement perturber les comportements des espèces observées. C’est néanmoins une source d’information riche. Au XIX^{ème} siècle, Jean-Henri FABRE a documenté les comportements alimentaires de multiples espèces d’insectes du sud de la France. Ceci a cependant nécessité de nombreuses heures d’observation, particulièrement dans le cas des événements de prédation qui sont rares et donc plus difficiles à observer. Ainsi conclue-t-il au sujet du comportement alimentaire de l’épeire : «Elle est indifférente à la présence du gibier, elle ne semble pas s’en apercevoir, si bien qu’elle finit par lasser ma patience.» (FABRE, 1879).

L’observation d’une prédation en milieu naturel est généralement un événement rare et la quantification du lien trophique entre deux espèces sera donc limitée par le nombre d’observations. Pour augmenter la probabilité d’assister au comportement alimentaire d’une espèce, une possibilité est de la placer en conditions contrôlées face à des ressources. C’est souvent l’attractivité de plusieurs ressources qui est comparée dans des études de choix. Celles-ci peuvent en revanche présenter des biais. En effet, le comportement alimentaire d’une espèce peut être altéré face à des alternatives limitées ou des ressources disproportionnées par rapport à ses besoins.

1.3.2 Mesures d’abondance et corrélation

L’abondance d’un ravageur ou les dégâts qu’il cause peuvent être mis en relation avec certaines caractéristiques relevées sur une parcelle tels que l’abondance de prédateurs, la diversité des prédateurs ou certaines pratiques culturales (*e.g.* CARVAL *et al.*, 2016a). La relation mise en évidence par ce type d’étude n’est pas un lien de causalité direct et il est par exemple possible que la régulation mesurée d’un ravageur soit en réalité due à des conditions défavorables à son développement et non à des conditions favorables au prédateur supposé.

La mesure de l’abondance de différentes espèces peut permettre des inférences sur les réseaux trophiques auxquelles ces espèces appartiennent. En fonction de différentes caractéristiques d’une espèce (taille, abondance relative à d’autres espèces, cooccurrence avec d’autres espèces), il est possible de faire des hypothèses sur leur position dans des chaînes trophiques et ainsi reconstituer le réseau trophique auquel elle appartient (BOHAN *et al.*, 2011 ; INGS *et al.*, 2009 ; THOMPSON *et al.*, 2012). Moyennant des mesures d’abondances suffisamment précises, cette approche permet également de faire des hypothèses sur la structure de réseaux trophiques sur lesquelles d’autres informations que l’abondance des espèces sont difficiles à obtenir (par exemple les réseaux trophiques au Cambrien, DUNNE *et al.*, 2008).

Les mesures d’abondances, ainsi que toutes les méthodes autres que l’observation en milieu naturel, dépendent d’un a priori sur les prédateurs potentiels. Les résultats seront le reflet des métriques utilisées et des populations échantillonnées. Cet échantillonnage peut en revanche présenter des biais et ne pas tenir compte de certaines espèces. Par exemple, le piégeage par pot Barber est une méthode courante pour échantillonner les arthropodes de la litière mais il a été démontré que l’abondance de certaines espèces était sous-estimée par cette méthode (LANG, 2000 ; LUFF, 1975 ; TOPPING et SUNDERLAND, 1992). En utilisant des caméras, COLLETT et FISHER, 2017 ont montré que les cafards ou les fourmis sont capables de s’échapper des pots et que leur abondance est donc probablement sous-estimée dans les échantillonnages de biodiversité.

1.3.3 Proies sentinelles

Des expériences de proies sentinelles sont souvent menées en complément d’études d’abondance et de corrélation en travaillant sur une espèce particulière. Ces expériences consistent en

le dépôt d'un nombre connu de proies, naturelles ou artificielles, dans un milieu donné afin d'en mesurer la consommation après un certain laps de temps. Ce protocole permet de mesurer un taux de prédation, à travers le nombre de proies consommées durant leur exposition, et d'obtenir ainsi un proxy de la régulation du ravageur, pour comparer différents systèmes de culture par exemple.

Les expériences sur les proies sentinelles peuvent également présenter des biais. Par exemple, le temps d'exposition des proies et l'immobilisation peuvent amener des prédateurs opportunistes (LÖVEI et FERRANTE, 2017). Sans surveillance (GRIESHOP *et al.*, 2012; TSCHUMI *et al.*, 2018; ZOU *et al.*, 2017), ou sans utilisation des techniques d'immunomarquage (HAGLER, 2019), il peut être fastidieux, voire impossible, d'identifier le prédateur responsable de la disparition de la proie à la fin de l'expérience (LÖVEI et FERRANTE, 2017).

1.3.4 Isotopes stables

Le ratio d'isotopes stables de l'azote $\delta^{15}N$ et du carbone $\delta^{13}C$ d'un animal reflète la composition isotopique de la nourriture qu'il a assimilé et ainsi son régime alimentaire (PONSARD et ARDITI, 2000). Cette méthode n'est pas résolutive à l'espèce et ne permet donc pas de connaître le lien trophique précis entre deux espèces (le rôle des charognards par exemple peut être surestimé par exemple). Cependant, avoir un aperçu général du régime d'une espèce permet de bien appréhender sa position dans la chaîne trophique et ainsi la structure du réseau trophique et ses évolutions (PONSARD et ARDITI, 2000; TIXIER *et al.*, 2013).

1.3.5 Analyse de contenus stomacaux et metabarcoding

L'analyse de contenus stomacaux ou fécaux d'une espèce permet de savoir ce qui a constitué son repas (par exemple pour l'étude du régime alimentaire d'oiseaux, MARTINEZ-SALINAS *et al.*, 2016). Cette approche peut être alliée à du *metabarcoding* en se servant de traces génétiques pour identifier les espèces consommées. Cela représente une preuve irréfutable de consommation mais affaiblit les informations telles que le stade de développement de la proie. De même, dans certains cas l'information de la consommation de la part d'une espèce ne constitue pas preuve de prédation. Cela peut être le cas lors d'hyperprédation, d'échec de la prédation ou de nécrophagie (HAGLER, 2016, 2019). Ainsi, le prédateur identifié peut être en réalité le prédateur du prédateur, un prédateur qui cible un stade moins intéressant (par exemple, l'imago au lieu de la larve) ou un charognard qui n'inhibe pas la dynamique de la population du ravageur. De plus, comme cela est mentionné par MOLLOT *et al.*, 2014, dans le cas d'insectes sociaux tels que les fourmis, l'individu effectuant la prédation ne sera pas forcément celui consommant la proie (ouvrière nourrissant une larve par exemple). Des travaux complémentaires d'immunomarquage peuvent permettre de nuancer ces informations en cernant plus précisément la prédation intra-gilde, le stade de développement ou le cannibalisme (HAGLER *et al.*, 2020).

1.3.6 Images

Pour contrer les biais cités dans cette section, les écologistes font de plus en plus souvent appel à l'utilisation d'images numériques comme source d'information (PIMM *et al.*, 2015). Bien que l'image ne soit pas un support nouveau en écologie, son utilisation a dans un premier temps été limitée par la disponibilité des images. Ainsi, l'utilisation d'image satellite (*e.g.* HALL *et al.*, 1991) ou de microscopie en microbiologie (*e.g.* CALDWELL *et al.*, 1992) a précédé l'utilisation d'images naturelles. Avec la popularisation de la photographie numérique et des technologies embarquées, des utilisations tels que les pièges photographiques ont pu se développer (*e.g.* PIERCE *et al.*, 1998). L'image permet une qualité d'information comparable à l'observation directe mais en permettant l'accumulation d'observations plus nombreuses. De plus, les images fournissent une

preuve incontestable de prédation ou de consommation lorsque cela est observé. Cependant, l'analyse manuelle des images est souvent chronophage. Une possibilité est de s'appuyer sur le traitement et l'analyse automatique des images, par exemple avec des techniques d'*apprentissage automatique*.

TABLE 1.1 – Récapitulatif des avantages, inconvénients et biais de différentes méthodes pour étudier les liens trophiques

Méthode	Avantages	Inconvénients	Biais possibles
Observation directe	Information contextualisée	Chronophage	Présence de l'observateur
Corrélation	Mise en place facile, approche systémique	Relation précise reste inconnue	Échantillonnage
Proies sentinelles	Mise en place facile, quantification de la prédation	Prédateur inconnu sans expérience complémentaire	Surexposition des proies
Isotopes	Consommation vérifiée, évolution du réseau trophique	Protocole lourd	Nécrophagie, prédation secondaire
Metabarcoding	Consommation vérifiée	Protocole lourd	Nécrophagie, prédation secondaire
Images	Information contextualisée	Analyse manuelle chronophage	Dépendants du protocole

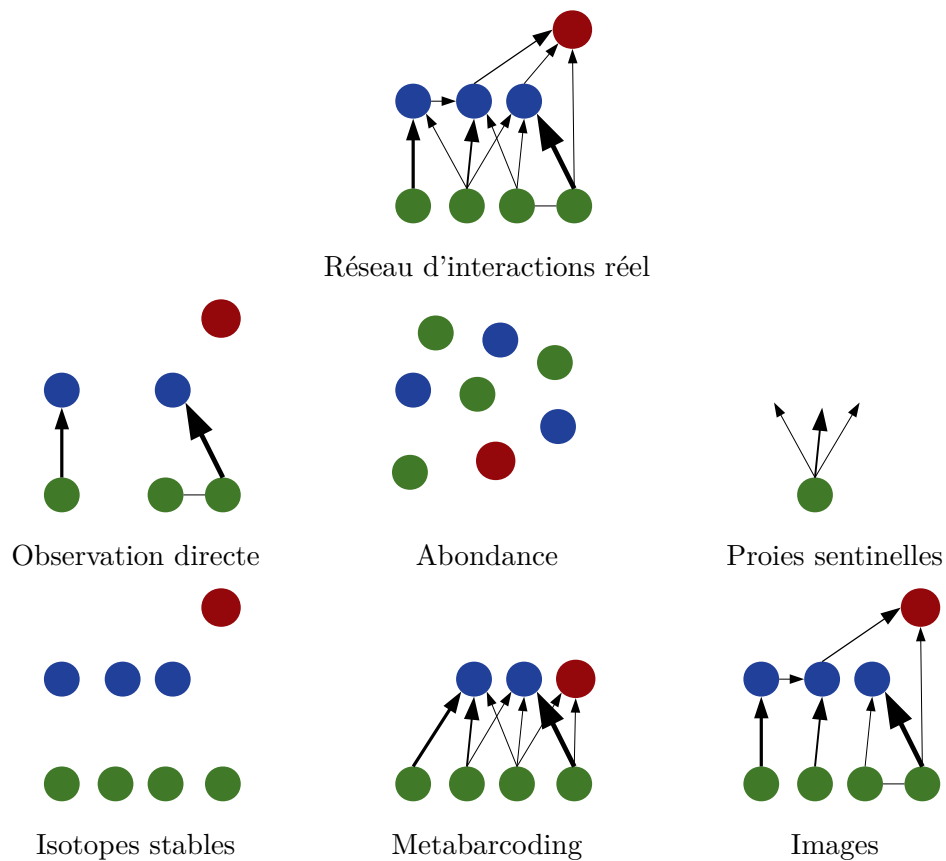


FIGURE 1.1 – État de connaissance d'un réseau d'interaction en fonction de la méthode utilisée. La couleur des ronds traduit le rôle d'une espèce dans le réseau. Les flèches correspondent à une relation trophique, leur épaisseur traduit l'importance de ce lien (en biomasse consommée par exemple). Les liens non-fléchés correspondent à une relation non-trophique (évitement ou compétition par exemple).

2 Traitement et analyse automatique d'images, apprentissage profond : principes et utilisation en écologie

2.1 Traitement d'images

Une image numérique existe principalement sous deux types de formats, à savoir vectoriel ou raster. Pour une image vectorielle, les différentes formes constituant l'image sont décrites par leur position et par des équations géométriques dans un espace continu. Une image raster en revanche, peut être décrite comme une matrice en deux dimensions constituée de valeurs discrètes appelées pixels (par exemple figure 1.2). C'est ce format qui est le plus utilisé, particulièrement en photographie et c'est celui qui a été mobilisé dans les travaux présentés dans ce manuscrit. Les valeurs que prennent un pixel peuvent varier en fonction du type d'image. Pour une image binaire en noir et blanc, les pixels prennent les valeurs 0 ou 1. Pour une image en niveaux de gris, les pixels sont codés sur un octet (256 bits) et leur valeur donne différentes nuances de gris, avec 0 correspondant à un pixel noir et 255 un pixel blanc (voir figure 1.3).

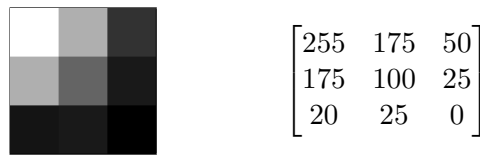


FIGURE 1.2 – Exemple d'image de 3×3 pixels en niveaux de gris et sa représentation sous forme de matrice.

Dans le cas d'une image couleur, la couleur du pixel est codée sur trois canaux : rouge, vert et bleu. Une image de W pixels de large et H pixels de haut pourra donc être décrite par un *tenseur* de taille $3 \times W \times H$. La représentation d'une image comme une matrice ou un tenseur permet l'application de diverses opérations matricielles pour en modifier ou en étudier le contenu. Le traitement d'une image comprend trois étapes principales à savoir le prétraitement, l'analyse et l'interprétation. L'objectif du prétraitement est de modifier l'image afin d'en faciliter l'analyse. L'analyse, quand à elle, consiste à extraire des caractéristiques de l'image pour en permettre une interprétation du contenu.



FIGURE 1.3 – Différents modes d'images.

2.1.1 Prétraitement, exemple de l'échantillonnage

Le prétraitement peut par exemple consister en des opérations de suppression de bruit, d'étalement des couleurs ou d'échantillonnage (modification de la taille de l'image). Dans les travaux présentés dans ce manuscrit, ce sont principalement des opérations d'échantillonnage qui sont effectuées. Lors d'un re-échantillonnage, l'information contenue dans k pixels de l'image originale sera contenue dans n pixels de l'image finale. Cela peut être un sous-échantillonnage lorsque

l'image finale possède moins de pixels que l'image de départ (réduction de la taille de l'image, $k > n$) ou un sur-échantillonnage lorsque l'image finale possède plus de pixels que l'image de départ (agrandissement de la taille de l'image, $k < n$). Selon la manière d'échantillonner l'information pour un sous-échantillonnage ou de l'interpoler pour un sur-échantillonnage, différents résultats sont possibles. Un sous-échantillonnage peut avoir lieu en prenant, par exemple, soit la valeur moyenne des pixels concernés soit la valeur maximale. Inversement, lors d'un sur-échantillonnage, il faudra interpoler la valeur des pixels entre les pixels déjà connus. Cette interpolation peut par exemple se faire de manière linéaire, cubique ou bi-cubique en fonction du résultat voulu.

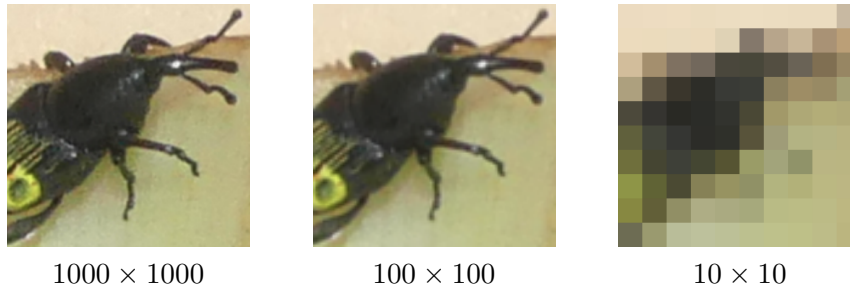


FIGURE 1.4 – Exemple d'échantillonnage. Ici, le contenu de l'image est encore discernable sur l'image de 100 × 100 pixels. Néanmoins les opérations d'analyse seront effectuées sur 100 fois moins de pixels qu'en travaillant sur l'image originale. Avec un ré-échantillonnage en 10 × 10 en revanche, la perte d'information est trop importante pour en faire une analyse intéressante.

2.1.2 Analyse de forme

L'analyse de forme peut se faire en étudiant les différences entre pixels adjacents. Un fort changement de valeur entre deux pixels adjacents peut être dû au contour d'un objet qu'il est possible de délimiter ainsi. L'utilisation de filtres de convolution est commune pour détecter des contours. En effet, lors d'une opération de convolution sur une image, la valeur que prend un pixel de sortie dépend de la somme pondérée de ses pixels adjacents. La pondération est définie par une matrice filtre (*Kernel*) et peut amener à plusieurs opérations différentes en fonction du filtre utilisé (voir figure 1.5). L'utilisation d'un filtre passe-bas (dont la somme sera égale à 1) permet d'enlever du bruit de l'image en générant un flou. À l'inverse, un filtre passe-haut permet de montrer les différences entre pixels adjacents (somme différente de 1, généralement 0). L'exemple de filtre passe-haut vertical proposé figure 1.5 donnera de fortes valeurs aux pixels entourés de pixels différents selon un axe vertical. En combinant plusieurs filtres passe-haut comme dans un filtre de Sobel, il est possible de déterminer précisément les contours d'un objet.

2.1.3 Analyse de texture

La *texture* d'une image dépend de l'arrangement spatial des pixels, de leurs couleurs et leurs intensité. Différentes mesures statistiques permettent de décrire la texture d'une image comme des mesures d'homogénéité ou d'*entropie* (figure 1.6).

2.1.4 Analyse de couleur

La couleur des pixels est une information primordiale sur le contenu d'une image. La couleur d'une image peut être représentée dans plusieurs espaces. Certains espaces sont basés sur la *chrominance*, comme l'espace RVB (Rouge, Vert, Bleu) d'une image numérique ou l'espace CMJN (Cyan, Magenta, Jaune, Noir) d'une imprimante couleur. Il est également possible de

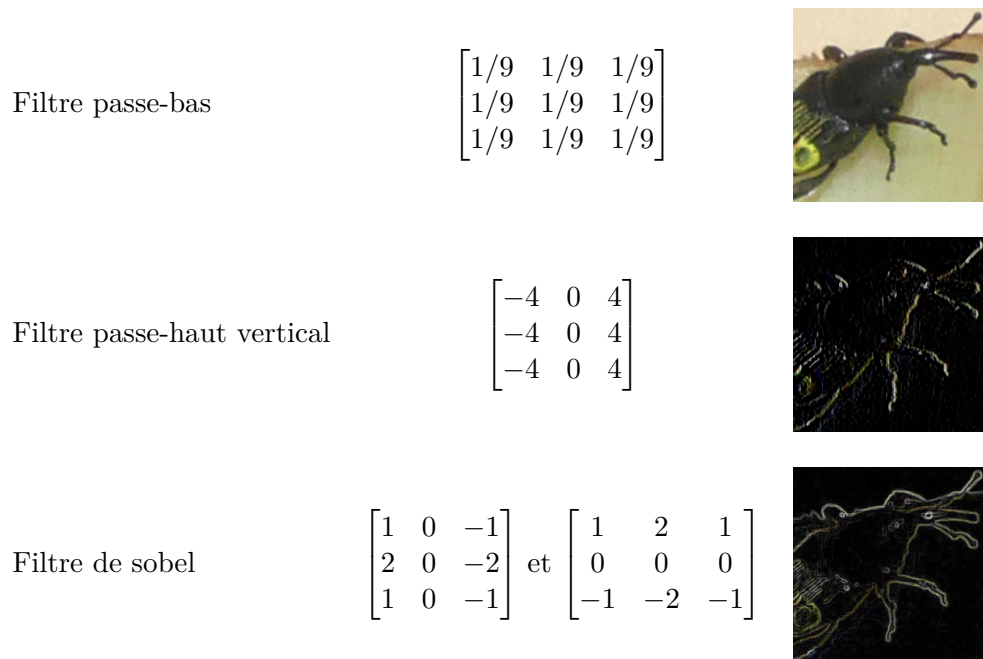


FIGURE 1.5 – Detections de contours avec différents filtres de convolution.

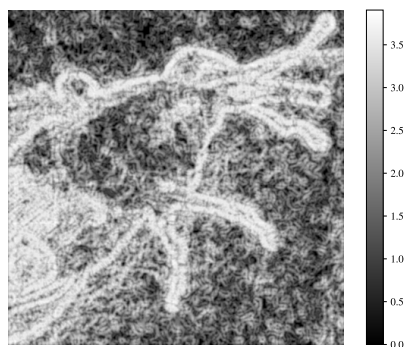


FIGURE 1.6 – Exemple d'analyse de texture avec le calcul de l'entropie dans un rayon de 5 pixels autour de chaque pixel. Ceci informe sur les zones de l'image étant localement homogènes (entropie faible) ou hétérogènes (entropie forte).

représenter la couleur d'une image selon des espaces basés sur la chrominance et la *luminance* ou la chrominance, la luminance et la *saturation*. Certains supports nécessitent également de travailler avec des longueurs d'ondes non-visibles (Ultra-Violet ou Infra-Rouge par exemple) qui nécessite des adaptations de l'espace couleur utilisé. Dans le cadre des travaux présentés dans ce manuscrit, ce sont des opérations dans l'espace RVB qui ont été effectuées. Plusieurs opérations sont possibles afin d'extraire des informations de la couleur des pixels. L'histogramme d'une image par exemple est porteur d'information sur son contenu. L'histogramme d'une image est la distribution de la fréquence d'occurrence des différents niveaux de couleurs.

Connaissant la répartition des couleurs d'une image, de nombreuses opérations statistiques peuvent décrire l'image. Il est possible par exemple calculer la couleur moyenne d'une image, la variance ou l'asymétrie des distributions de pixels. Il est également possible de sélectionner des pixels en fonction de leur couleur à travers des opérations de seuillage (voir figure 1.8). Cela peut ensuite permettre des opérations de segmentations (séparation de différents objets représentés sur l'image).

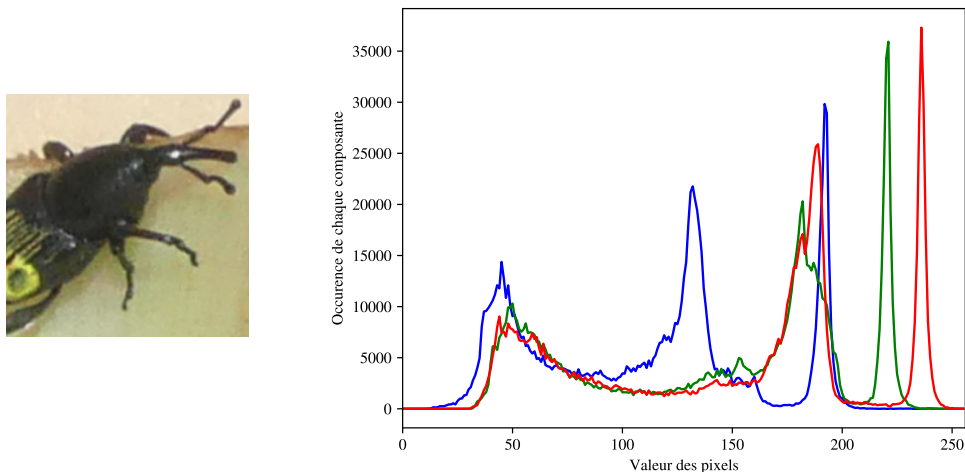


FIGURE 1.7 – Histogramme de couleur d’une image.



FIGURE 1.8 – Seuillage de couleur avec ici un masque sélectionnant les pixels avec $R < 150$ & $V < 120$ & $B < 150$. Ce seuillage permet de séparer efficacement le charançon du fond.

2.1.5 Interprétation

Ces différentes opérations d’analyse permettent d’extraire des caractéristiques (ou primitives) décrivant une image. La combinaison de ces différentes caractéristiques peut permettre des prises de décisions qui donnent une interprétation de l’image. Ces règles de décisions peuvent être déterminées a priori par l’utilisateur ou être apprises automatiquement sur un jeu de données d’entraînement. Il s’agit dans ce cas d’apprentissage automatique (*machine learning*). Plusieurs types d’algorithmes existent, tels que les machine à vecteurs de support (*Support Vector Machine*) ou les forêts d’arbre décisionnels (*random forest*). Ces algorithmes peuvent montrer de bonnes performances sur certaines tâches mais restent dépendants de la qualité des caractéristiques extraites des images.

Lorsque l’entraînement d’un algorithme d’apprentissage automatique se fait non seulement pour l’étape finale d’interprétation mais également pour l’extraction des caractéristiques pertinentes, il s’agit de *representation learning* (voir figure 1.9). C’est le cas des algorithmes d’apprentissage profond (*deep learning*) qui seront décrits en section 2.2. Le paramétrage des différentes opérations de convolution, de seuillage qui ont lieu au sein du réseau se fait alors de manière automatique. Ainsi, l’apprentissage se fait directement en utilisant les pixels d’une image comme entrée. Moyennant une architecture de modèle adéquat, cela peut être une approche très puissante, ce qui explique l’utilisation préférentielle de l’apprentissage profond au détriment d’autres algorithmes d’apprentissage automatique pour des tâches de traitement d’images depuis les années 2012-2015. Néanmoins, le traitement d’images se fait alors en «boîte noire» puisque l’utilisateur n’a pas de contrôles précis sur les caractéristiques extraites ni sur la prise de décision.

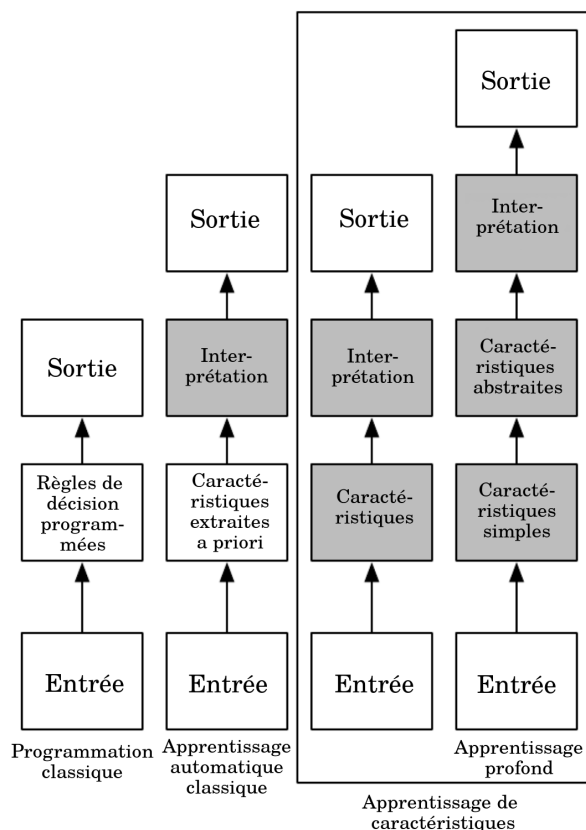


FIGURE 1.9 – Différentes approches en intelligence artificielle pour le traitement d’image. D’après GOODFELLOW *et al.*, 2016.

2.2 Apprentissage profond

Cette section est inspirée de *Deep Learning*, par GOODFELLOW *et al.*, 2016, ouvrage résumant les grands principes des réseaux neuronaux, de l’apprentissage profond et de leurs utilisations. De plus, les vidéos de la série *Neural Networks* publiée par Grant SANDERSON² sont un complément d’illustrations pertinents pour cette section. Les conférences de Yann LECUN au Collège de France³ sont également des supports d’information intéressants pour explorer les bases théoriques de l’apprentissage profond.

2.2.1 Contexte historique

Avec le développement des ordinateurs et de l’informatique, il a rapidement été possible pour les ordinateurs de dépasser les capacité des humains pour des tâches complexes répondant à des règles formelles et précises. Par exemple, les ordinateurs ont atteint un niveau surhumain aux échecs depuis 1997 avec la défaite de Garry Kasparov contre l’ordinateur Deep Blue d’IBM. En revanche, des tâches simples et intuitives comme la reconnaissance d’images ou de paroles sont longtemps restées une épreuve difficile en intelligence artificielle. En effet, la relation entre le contenu d’une image et le concept représenté ne peut être exprimée simplement sous forme mathématique puis programmée sous forme de règles de décisions prédéfinies (*hard-coded*).

Ces difficultés suggèrent que plutôt qu’apporter des règles définies, il peut être plus simple de laisser l’ordinateur apprendre par lui même des règles de décisions. Ainsi, dans les années

2. <https://www.3blue1brown.com/>

3. <https://www.college-de-france.fr/site/yann-lecun/>

2000, avec l’augmentation de la puissance de calcul, des techniques d’apprentissage automatique ont commencé à se développer. Ces technologies comme les machine à vecteurs de support ou les forêts d’arbres décisionnels ont pu résoudre des tâches de plus en plus complexes. Néanmoins, ces technologies reposent encore sur une description de caractéristiques préalables.

Avec l’augmentation de la puissance de calcul et des bases de données disponibles grâce à l’internet, des technologies d’apprentissage automatique plus demandeuses en calcul ont pu être développées dans les années 2010. Ainsi, les technologies d’apprentissage profond (*deep learning*) ont permis de dépasser les limites des algorithmes d’apprentissage automatique existants. Ces technologies reposent sur des architectures dites en réseau de neurones (*neural network*), inspirées de l’organisation de neurones biologiques. Contrairement aux techniques précédentes d’apprentissage automatique, les réseaux de neurones ne réalisent pas seulement la prise de décision (*e.g.* appartenance d’une image à telle ou telle classe) mais également l’extraction des caractéristiques qui permettent cette prise de décision. Les travaux de LECUN *et al.*, 2015 ont été fondamentaux dans le développement de l’apprentissage profond moderne.

2.2.2 Description d’un réseau de neurone

Le modèle le plus simple de réseau de neurone est constitué d’un neurone d’entrée (x), d’un neurone intermédiaire (h , pour «*hidden*») et d’un neurone de sortie (y). La valeur que prend chacun des neurones dépend de la valeur du neurone précédent et du poids (w_i) qui les relie (voir figure 1.10). Ces réseaux de neurones simples appelés perceptrons ont été théorisés par ROSENBLATT en 1958.



FIGURE 1.10 – Modèle de perceptron à une seule entrée.

On peut ensuite raffiner ce modèle en ajoutant des biais à chaque étape (c’est à dire une opération additive en plus de l’opération multiplicative) et des opérations donnant de la non-linéarité (figure 1.11). L’utilisation d’une opération non-linéaire est cruciale au bon fonctionnement d’un réseau de neurones lorsqu’il lui est demandé une tâche non-linéaire, néanmoins pour des raisons de lisibilité, ces opérations seront omises des schémas et formules suivantes. Les fonctions sigmoïde (notée $\sigma(\cdot)$), $ReLU(\cdot)$ et leurs variantes sont couramment utilisées en apprentissage profond :

$$\sigma(x) = \frac{1}{1 + e^{-x}} \quad (1.1)$$

$$ReLU(x) = \begin{cases} x & \text{pour } x > 0, \\ 0 & \text{sinon.} \end{cases} \quad (1.2)$$

Il est ensuite possible d’ajouter plusieurs neurones reliés les uns aux autres et organisés en plusieurs couches (ex : figure 1.12). Lorsqu’un réseau possède plusieurs couches cachées, il est appelé réseau de neurones profond, d’où l’appellation *deep learning*. L’activation d’un neurone

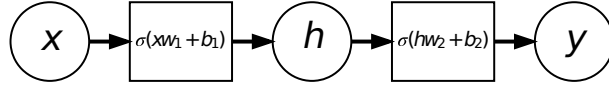


FIGURE 1.11 – Ajout de biais et de non-linéarité avec une fonction sigmoïde par exemple.

est donc calculée selon la somme pondérée des activation des neurones précédents et de la valeur des poids qui les relient à ce neurone. Concrètement, déterminer la sortie Y en fonction de X et des différents poids correspond à effectuer des multiplications matricielles entrecoupées d'opérations non-linéaires. Ainsi, sur le réseau représenté figure 1.12 en admettant que le calcul de la première couche cachée h^1 se fait avec l'ajout de biais b_i et une opération sigmoïde comme fonction non linéaire :

$$\begin{bmatrix} h_0^1 \\ \vdots \\ h_3^1 \end{bmatrix} = \sigma \left(\begin{bmatrix} w_{0,0} & \dots & w_{0,4} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ w_{3,0} & \dots & w_{3,4} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} X_0 \\ \vdots \\ X_4 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} b_0 \\ \vdots \\ b_4 \end{bmatrix} \right) \quad (1.3)$$

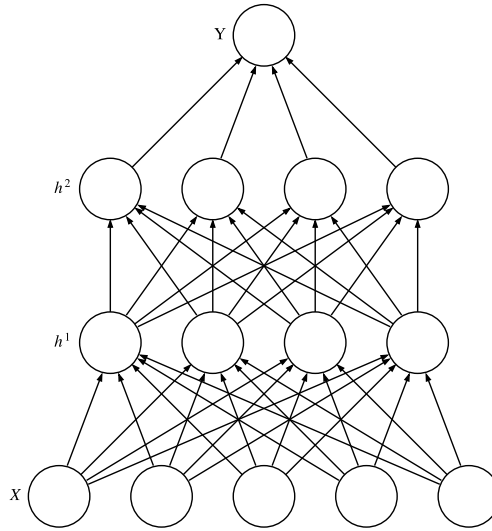


FIGURE 1.12 – Un réseau de neurones possédant plusieurs couches cachées.

2.2.3 L'apprentissage

Le principe de l'apprentissage automatique est que, moyennant une architecture de modèle adéquate, il est possible de paramétrer les différents poids reliant les neurones de manière à faire correspondre une entrée X avec une sortie Y . Dans le cas de classification d'images par exemple, l'entrée est la matrice constituée des pixels de l'image et la sortie un vecteur dont les différents index correspondent aux classes possibles.

Cette optimisation des poids du réseau lors de l'entraînement se fait de manière itérative. Face à un nouvel exemple d'entraînement, le réseau dans l'état actuel fait sa prédiction (étape de *feed forward*). Les corrections sur la valeur des poids se fait ensuite de proche en proche en remontant le réseau (*backward propagation*). Une nouvelle entrée est ensuite soumise au réseau, les différentes couches de neurones s'activent ensuite selon les valeurs mises à jour des poids. La prédiction finale est plus ou moins bonne en fonction de l'avancement de l'entraînement du réseau. En début d'entraînement, les prédictions seront en général d'apparence aléatoire.

Cette prédiction du réseau est comparée à la vérité terrain par une fonction de coût. On peut par exemple utiliser une fonction de coût quadratique classique. Avec $\hat{x}_i$ étant la prédiction du modèle et x_i la vérité terrain :

$$\lambda(x) = \sum_i (x_i - \hat{x}_i)^2 \quad (1.4)$$

Admettons un *classifieur* que l'on entraîne à distinguer 4 catégories d'images :

[araignée, charançon, fourmi, scorpion]

Le vecteur sortie de vérité terrain associé à une image de charançon dans le jeu d'entraînement est :

[0.0, 1.0, 0.0, 0.0]

Le classifieur choisit comme label celui dont l'index est maximal. En début d'entraînement, le modèle propose des décisions aberrantes :

[0.3, 0.1, 0.9, 0.2]

donnant $\lambda = 1.75$, choisissant **fourmi** comme label.

Le but de l'entraînement sera donc de faire tendre λ vers 0 avec par exemple en fin d'entraînement :

[0.1, 0.9, 0.0, 0.1]

donnant $\lambda = 0.03$, choisissant **charançon** comme label.

De même que pour les fonctions non-linéaires au sein du réseau, différentes fonctions de coût sont possibles. La valeur prenant cette fonction de coût lors d'une itération est appelée *loss*. Lors de l'apprentissage, l'objectif est donc de trouver les valeurs de poids qui permettent de minimiser la fonction de coût. Un réseau de neurones possédant généralement plusieurs dizaine de milliers voir plusieurs millions de connexions, cela fait autant de poids et donc de paramètres à optimiser. Il est donc en pratique impossible de calculer une dérivée de cette fonction et ainsi trouver un minimum explicitement. En revanche, il est possible de calculer le gradient de cette fonction de manière locale et de descendre ce gradient de manière stochastique. Il existe plusieurs fonctions d'optimisation, les plus classiques étant *SGD* (*Stochastic Gradient Descent*) (BOTTOU, 2010), *Adam* (KINGMA et BA, 2014), *Adagrad* (DUCHI *et al.*, 2011), *Adadelta* (ZEILER, 2012). Ces différentes fonctions diffèrent principalement par la taille des pas effectués lors de la descente ou la prise en compte de l'*inertie*.

La descente de gradient donne la direction que doivent prendre les changements de valeur des poids. Ces changements de valeur des poids se font ensuite de proche en proche en remontant le réseau lors de l'étape de rétro-propagation (*backward propagation*). Sachant que tel neurone de la dernière couche devrait idéalement avoir une valeur plus ou moins élevée, les changements en conséquence sont appliqués aux poids le reliant aux couches précédentes. Les règles de dérivées en chaîne rendent ces calculs possible. Pour une optimisation plus efficace, la rétro-propagation se déroule généralement par *batch* avec une unique étape de rétro-propagation prenant en compte les modifications de plusieurs exemples d'entraînement.

D'un point de vue mathématique, l'apprentissage d'un classifieur à N paramètres revient à trouver une projection du jeu de données d'entraînement dans un espace à N dimensions permettant de regrouper les points appartenant à différentes classes et les rendre séparables par un hyper-plan.

C'est lors de cette étape qu'a concrètement lieu l'apprentissage du réseau. C'est également l'étape la plus coûteuse d'un point de vue computationnel et qui fait que les réseaux de neurones

profonds, bien que théorisés dès les années 70-80, ne se sont développés qu’avec l’augmentation de la puissance de calcul dans les années 2010-2015. Le réseau est ensuite évalué sur un jeu de données différent de son jeu de données d’entraînement. En fonction de la tâche qui lui est demandé, différentes métriques pourront être utilisées pour estimer les performances du réseau. De même, en fonction des enjeux, différents seuils de confiance et de qualité des prédictions peuvent être demandés au réseau. Les réseaux de neurones étant des modèles «boîte noire», la validation du réseau est une étape cruciale pour s’assurer de la qualité de ses prédictions.

2.3 Bonnes pratiques

Dans cette section sont présentés quelques pièges courants et des méthodes pour les éviter. Les pratiques pertinentes pour les réseaux utilisés dans le cadre de cette thèse sont plus particulièrement développées.

2.3.1 Jeu de données et puissance de calcul

L’apprentissage profond est une technologie dont l’application dépend principalement de deux facteurs : un jeu de données d’entraînement important et une puissance de calcul suffisante. La taille nécessaire du jeu de données dépend des résultats attendus. Plusieurs pratiques permettent d’en réduire l’importance mais un jeu de données conséquent est le premier facteur limitant lors de l’application d’apprentissage profond. Pour ordre de grandeur, le jeu de données classique ImageNet (RUSSAKOVSKY *et al.*, 2015) pour la classification d’images est constitué de 14 197 122 images réparties en 1000 catégories et le jeu de données MS COCO (LIN *et al.*, 2014) pour la détection d’objet est constitué de 123 287 images représentant 886 284 objets.

La puissance de calcul nécessaire pour entraîner un réseau peut être conséquente, particulièrement concernant l’étape de rétro-propagation. Néanmoins, ce sont des calculs qui sont facilement parallélisables et donc portables sur carte graphique. La puissance nécessaire ensuite pour utiliser le réseau est en comparaison négligeable et il est possible d’utiliser des réseaux de neurones entraînés dans des systèmes embarqués. Ainsi, l’entraînement d’un réseau peut généralement représenter plusieurs heures, voir jours de calcul alors que son utilisation peut ensuite se faire en temps réel (<30 ms) pour certaines applications.

2.3.2 Réseaux de neurones convolutifs

Dans des contextes d’analyse d’information spatiale (par exemple sur des images), les réseaux de neurones convolutifs sont désormais très majoritairement utilisés. En effet, l’opération de convolution a des propriétés d’invariance de rotation et de translation qui permettent d’extraire des informations de manière robuste. Une couche convolutive est reliée à la précédente par un noyau de convolution dont le motif permet *in fine* de reconnaître certaines configurations de pixels. Avec un noyau de 3×3 par exemple, un neurone est influencé par 9 neurones de la couche précédente. Ainsi, un neurone est connecté à la couche précédente de manière plus éparse et l’activation d’un neurone est donc moins influencée par de l’information plus éloignée spatialement (voir figure 1.13). Les réseaux ainsi construits seront donc plus robustes mais également plus légers et particulièrement adaptés à de l’analyse d’image. Ces propriétés font que ce type de réseau (*CNN* pour *Convolution Neural Network*) est très largement utilisé pour de la classification ou de la détection d’objets sur des images.

2.3.3 Profondeur des réseaux

L’expérience montre qu’à nombre de neurones équivalents, un réseau profond est plus efficace qu’un réseau large (voir figure 1.14). Un réseau constitué de seulement deux couches assez large peut déjà servir d’approximateur de fonctions universel. En revanche, un réseau plus

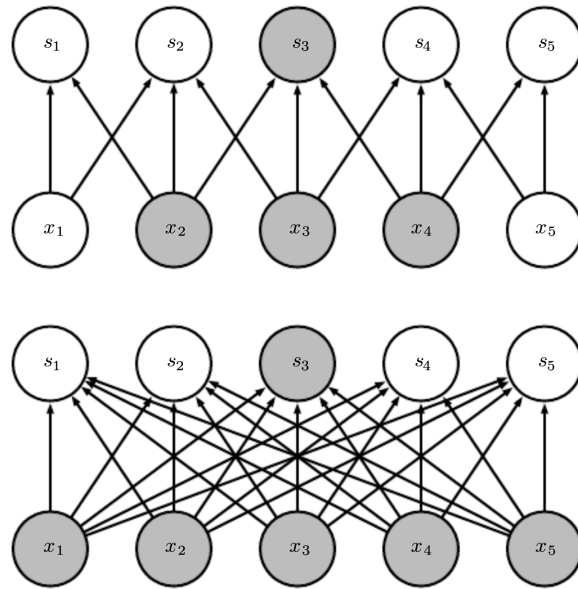


FIGURE 1.13 – Les filtres de convolutions (*haut*) permettent des connections entre neurones plus éparées que des couches de neurones entièrement connectées (*bas*). Dans le filtre de convolution illustré, le neurone s_3 n'est influencé que par 3 neurones de la couche précédente plutôt que 5 dans le cas de couches entièrement connectées. D'après GOODFELLOW *et al.*, 2016.

profond est plus à même de généraliser des concepts et a de meilleures performances pour des tâches complexes. La profondeur des réseaux de neurones modernes amène d'autres obstacles à prendre en compte tel que l'étouffement du gradient lors de la rétro-propagation ou le risque de surapprentissage.

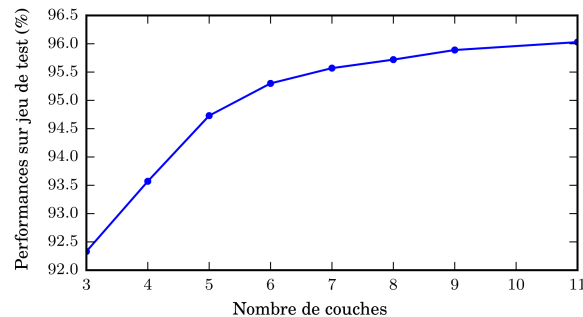


FIGURE 1.14 – À nombre de neurones équivalent et toute chose égale par ailleurs lors de l'entraînement, un réseau profond est plus efficace qu'un réseau large. D'après GOODFELLOW *et al.*, 2016.

2.3.4 Surapprentissage

Un réseau assez profond est capable d'apprendre n'importe quel jeu de données d'entraînement par cœur alors que l'objectif étant généralement d'avoir un réseau capable de généraliser et d'être utilisé sur des jeux de données inconnus. Il s'agit alors d'un cas de surapprentissage (*overfitting*). Ce risque est principalement à prendre en compte lors de travail avec un jeu de données réduit. Par exemple, en entraînant un détecteur à reconnaître les fourmis, si toutes les fourmis présentes dans le jeu d'entraînement sont noires sur fond blanc, le réseau apprendra à

reconnaître les tâches noires sur fond blanc. Mis à l'épreuve d'images de test présentant une fourmi rouge sur fond vert et une araignée noire sur fond blanc, le réseau désignera l'araignée comme fourmi et ne reconnaîtra pas la fourmi. Pour éviter cet écueil, il faut donc lui proposer le plus d'exemples de fourmis et d'araignées possibles dans le plus de situations possibles.

De même, il est important qu'un jeu de données présentant plusieurs classes soit le plus équilibré possible afin d'éviter que le réseau n'apprenne que la classe majoritaire au détriment des autres classes. Dans des cas de réseau appris avec des jeux de données limités, ce sont des contraintes importantes à prendre en compte lors de l'entraînement et l'utilisation du réseau.

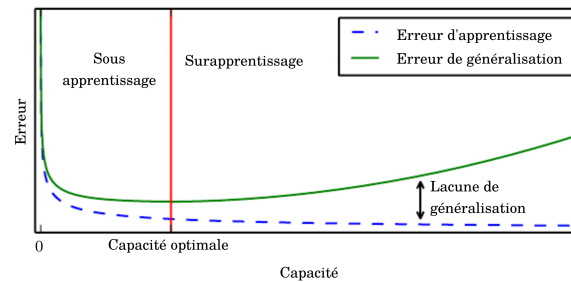


FIGURE 1.15 – Sont représentées en bleu les performances d'un réseau sur le jeu de données d'entraînement et en vert sur le jeu de données de test. Passé un certain stade de l'entraînement, le réseau continuera d'apprendre le jeu de donnée d'entraînement au détriment de la généralisation, ce sera alors une situation de surapprentissage. D'après GOODFELLOW *et al.*, 2016.

2.3.5 Augmentation de données

Pour réduire le risque de surapprentissage, il est possible d'augmenter artificiellement la taille des jeux de données. Des transformations simples sur les données labellisées sont applicables de telle manière que le label correspondant ne soit pas (ou peu) modifié mais que le contenu de l'image qui est appris par le réseau soit divers, aidant à la généralisation du réseau. Des opérations de rotation, d'inversion, d'ajout de bruit, de changement de luminosité ou de contraste par exemple peuvent simplement être appliquées à une image sans modifier les concepts représentés (voir figure 1.16).

2.3.6 Transfer learning

Le début de l'entraînement est la partie la plus longue et la plus coûteuse en calculs. Heureusement, si un réseau entraîné est capable de généraliser, les premières couches de neurones sont normalement capables d'extraire des caractéristiques générales. Il est donc possible de recommencer un entraînement à partir d'un modèle entraîné au préalable sur un autre jeu de données. Le coût de l'entraînement est alors considérablement réduit. Cette méthode est appelée *transfer learning*. Des réseaux ayant appris sur des jeux de données importants peuvent donc facilement être réutilisés pour une application sur des jeux de données différents. Cette méthode a grandement facilité l'adoption du *deep learning*. La plupart des réseaux utilisés aujourd'hui sont entraînés de cette manière plutôt que de bout en bout (*end to end*). C'est par exemple le cas des réseaux développés dans le cadre de cette thèse qui sont appris à partir de poids pré-entraînés sur d'autres jeux de données.

Il est également possible de faire du *fine-tuning*, c'est à dire une modifier uniquement les dernières couches de décision en laissant les couches d'extraction de caractéristiques intactes. Cette méthode permet de réduire encore les temps d'entraînements.

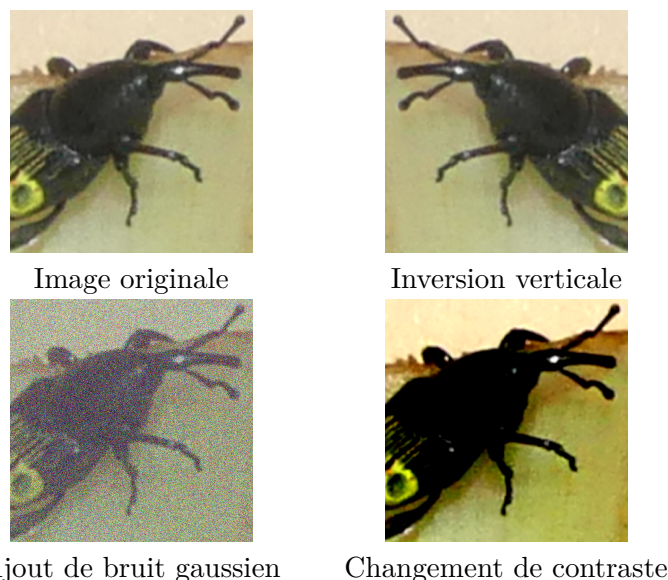


FIGURE 1.16 – Exemples d’opérations d’augmentation de données. Toutes ces images représentent un charançon mais l’image fournie au réseau est à chaque fois très différente. L’application de ces transformations permet donc de multiplier virtuellement la taille du jeu de donnée d’entraînement par quatre.

2.4 Utilisations

Les méthodes d’apprentissage profonds sont généralistes. Ainsi, moyennant un jeu de données suffisant, les réseaux de neurones peuvent avoir de bonnes performances pour de nombreuses tâches pouvant être apprises ou demandant une intuition de la part de l’utilisateur. Différentes architectures et modèles ont été utilisés et testés pour divers usages. Une série d’exemples emblématiques sont présentés dans le tableau 1.2. Ceci ne représente en revanche pas une liste exhaustive des utilisations du *deep learning* qui a été adopté dans de nombreux domaines. Nous allons dans cette section plus précisément développer les modèles de détection d’objets sur lesquels nous avons appuyé nos recherches, ainsi qu’une revue concise de la littérature sur l’utilisation des méthodes d’apprentissage profond en écologie et en agronomie.

TABLE 1.2 – Exemples d’utilisations de *deep learning*

Tâche	Type d’architecture	Références principales
Classification d’images	<i>Convolutional Neural Networks</i>	KRIZHEVSKY <i>et al.</i> , 2012 SIMONYAN et ZISSERMAN, 2014
Détection d’objets	<i>Convolutional Neural Networks</i>	GIRSHICK <i>et al.</i> , 2014 REDMON <i>et al.</i> , 2015
Analyse et génération de son ou de texte	<i>Recurrent Neural Networks</i>	MIKOLOV <i>et al.</i> , 2010 SUNDERMEYER <i>et al.</i> , 2012
Génération d’images	<i>Generative Adversarial Networks</i>	GOODFELLOW <i>et al.</i> , 2014 LEDIG <i>et al.</i> , 2017
Apprentissage de jeux (go, échecs, Starcraft II...)	<i>Reinforcement Learning</i>	SILVER <i>et al.</i> , 2018 VINYALS <i>et al.</i> , 2019

2.4.1 Détection d’objets

Dans le cadre d’une détection d’objets, l’objectif est d’accéder à deux informations : la nature de l’objet (classification) mais également sa position sur l’image (localisation). Il existe deux

approches principales pour réaliser une détection d’objets sur des images par *deep learning* : soit en traitant localisation et classification comme des problèmes séparés ; soit en utilisant un réseau qui réalise les deux simultanément. La première approche travaille avec des *Region Based Classifiers*. Dans ce cas, un premier réseau est entraîné à détecter les régions d’intérêt (*Region of Interest*, RoI) et un second réseau est utilisé pour la classification du contenu de cette région. Avec la seconde approche, appelée *One Stage Detection*, un unique réseau est entraîné à localiser et classifier les objets en un même processus. La première approche a été notamment utilisée par les réseaux R-CNN (GIRSHICK *et al.*, 2014) et Fast R-CNN (GIRSHICK, 2015) puis les réseaux dérivés. La seconde approche est utilisée par des modèles tels que YOLO (REDMON *et al.*, 2015), RetinaNet (LIN *et al.*, 2017) ou SSD (LIU *et al.*, 2016) et leur dérivés. L’approche *One Stage* permet une détection beaucoup plus rapide qu’avec les *Region Based Classifiers*. Cette rapidité s’obtient au détriment de la précision du réseau mais la perte de performances est souvent faible par rapport au gain de vitesse de traitement. Par exemple, YOLO obtient une précision moyenne de 58.8% sur le jeu de données Pascal VOC (EVERINGHAM *et al.*, 2010) et Fast R-CNN 66.9%, mais le temps d’inférence de YOLO est 100 fois plus rapide (REDMON *et al.*, 2015).

Dans les travaux présentés dans cette thèse, c’est principalement le réseau YOLOv3 (REDMON et FARHADI, 2018) qui est utilisé. Ce réseau était en effet celui présentant les meilleurs performances lors des phases de développement informatique en 2018. Néanmoins, l’état de la littérature évolue rapidement et des réseaux plus performants et rapides sont désormais disponibles (*e.g.* YOLOv4 proposé par BOCHKOVSKIY *et al.*, 2020). Une description détaillée du fonctionnement et de l’architecture de YOLOv3 est disponible en annexe.

2.4.2 Utilisations en écologie

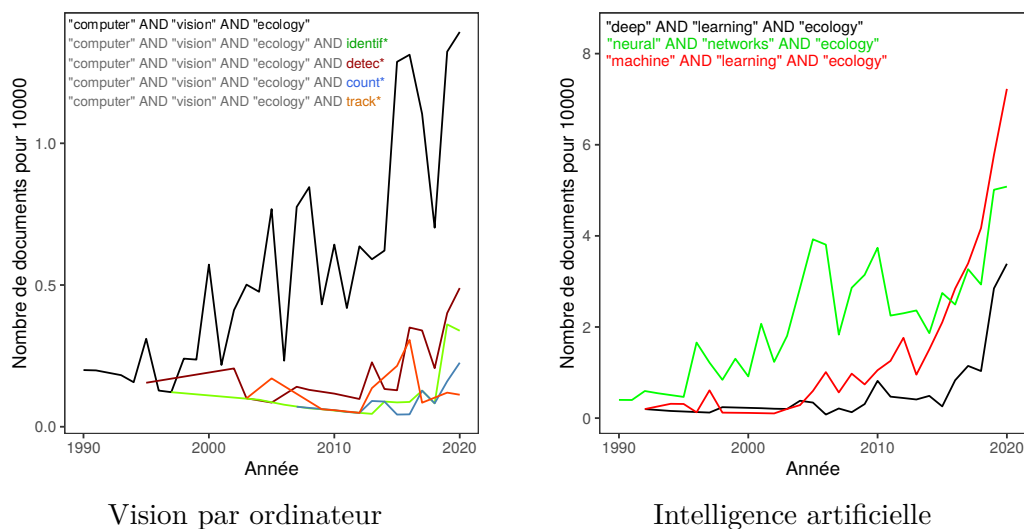


FIGURE 1.17 – Nombre de documents retournés pour différentes requêtes sur Scopus en fonction des années rapporté au nombre total de documents traitant d’agriculture et de biologie ⁴.

L’apprentissage automatique ainsi que les réseaux neuronaux sont utilisés depuis plusieurs décennies en écologie pour des tâches de régression. En effet, en travaillant avec du vivant, les relations étudiées sont souvent complexes et non-linéaires. Les techniques d’apprentissage machine et les réseaux de neurones sont particulièrement adaptés à ces applications (OLDEN *et al.*, 2008). Ces approches restent utilisées aujourd’hui (*e.g.* JOSEPH, 2020). Néanmoins lors d’exercices de modélisation, il est souvent important d’avoir une bonne compréhension des facteurs influant sur un modèle. L’aspect boîte noire des réseaux de neurones peut dans ce cas être un inconvénient majeur (OLDEN *et al.*, 2008).

TABLE 1.3 – Exemples d'utilisations de *deep learning* en écologie

Tâche	Application	Référence
Classification d'images	Identification de végétaux	GOËAU <i>et al.</i> , 2013
	Identification de faune benthique	MARBURG et BIGHAM, 2016
Détection d'objets	Comptage d'oiseaux	AKÇAY <i>et al.</i> , 2020
	Analyse d'interactions	TRESSON <i>et al.</i> , 2019b
Analyse de sons	Identification d'amphibiens	COLONNA <i>et al.</i> , 2018
	Suivi acoustique	GIBB <i>et al.</i> , 2019
Suivi	Suivi d'individus	ROMERO-FERRERO <i>et al.</i> , 2019
	Suivi de pollinisateurs	RATNAYAKE <i>et al.</i> , 2021b
Télédétection	Segmentation d'arbres	WEINSTEIN <i>et al.</i> , 2019
	Classification d'images satellite	IENCO <i>et al.</i> , 2017
Régression	Dynamique de populations	JOSEPH, 2020
	Prévision d'incendies	ZHANG <i>et al.</i> , 2019

Depuis 2015 une recrudescence de l'utilisation d'images en écologie s'observe, particulièrement associée à l'utilisation de *deep learning* (PIMM *et al.*, 2015 ; WEINSTEIN, 2017). Les méthodes de classifications d'images ont été les premières à être adoptées par les chercheurs en écologie (CHRISTIN *et al.*, 2019 ; WÄLDCHEN et MÄDER, 2018 ; WEINSTEIN, 2017) mais les utilisations se sont ensuite diversifiées (voir tableau 1.3 et figure 1.17). Ainsi, plus récemment, des méthodes de détections d'objet ont été utilisées afin d'effectuer du suivi de populations par exemple (AKÇAY *et al.*, 2020 ; GUIRADO *et al.*, 2018). Il est également possible de suivre les déplacements d'individus pour en étudier les interactions ou les habitudes de prospection (RATNAYAKE *et al.*, 2021b). Le comportement d'individus peut aussi être étudié grâce à l'estimation de leur position (PEREIRA *et al.*, 2019). Les images satellites et aériennes représentent une ressource intéressante de par leur disponibilité et leur fréquence d'actualisation. Ce sont des supports qui ont été utilisés pour le suivi de baleines (GUIRADO *et al.*, 2018), la segmentation d'arbres dans un couvert forestier (WEINSTEIN *et al.*, 2019) ou encore l'étude de l'évolution d'utilisations du sol (IENCO *et al.*, 2017).

D'autres supports que l'image peuvent être utilisés. Ainsi par exemple, la reconnaissance de sons par des RNN permet le suivi de populations d'anoures (COLONNA *et al.*, 2018). Les nuages de points 3D acquis par LiDAR sont également un support riche et de plus en plus utilisé, par exemple pour l'étude de structures de végétaux (LI *et al.*, 2021).

L'adoption du *deep learning* en écologie dépend de plusieurs facteurs limitants. La disponibilité d'un jeu de données assez conséquent reste un obstacle important. Une possibilité pour contourner ce problème est le recours à la science citoyenne. La participation de bénévoles peut permettre de mettre en place d'un jeu de données important. Ceci a permis par exemple à des équipes de chercheurs de réaliser l'identification d'animaux par piège photographiques (WILLI *et al.*, 2018) ou l'identification de plantes avec l'application Pl@ntnet (GOËAU *et al.*, 2013).

La nature des objets biologiques ajoute des contraintes supplémentaires à la disponibilité d'un jeu de données. Ainsi par exemple, les jeux de données sont souvent déséquilibrés, présentant une classe bien plus fréquente que d'autres plus anecdotiques. Dans le cas d'une détection de maladie par exemple, les exemples sains sont souvent plus nombreux que les exemples présentant des symptômes. De plus, dans des images *in situ*, le fond est souvent bruité, ce qui met à l'épreuve la robustesse du réseau lors de l'utilisation. Enfin, il est possible que certaines classes soient très similaires en apparence, ajoutant une difficulté supplémentaire lors de l'utilisation du réseau (*e.g.* pour la classification d'espèces de moustiques vecteur de la malaria PARK *et al.*, 2020).

4. "Agricultural and Biological Sciences. The following subjects are classified under it : Agricultural and Biological Sciences ; Animal Science and Zoology ; Agronomy and Crop Science ; Aquatic Science ; Ecology, Evolution, Behavior, and Systematics ; Food Science ; Forestry ; Horticulture ; Insect Science ; Plant Science ; Soil Science"

Ces différentes contraintes font qu'un réseau robuste et un certain contrôle sur ses prédictions sont généralement souhaitables en écologie. Une méthode possible pour arriver à ces fins est l'utilisation de classification hiérarchique, comme cela est développé dans le chapitre 2.

3 Modèle d'étude : le charançon du bananier

Notre modèle d'étude est le charançon noir du bananier, *Cosmopolites sordidus*. La bonne compréhension des enjeux entourant ce ravageur nécessite d'avoir un aperçu de la culture de du bananier auquel il est inféodé.

3.1 Contexte de la culture de la banane

3.1.1 Biologie du bananier

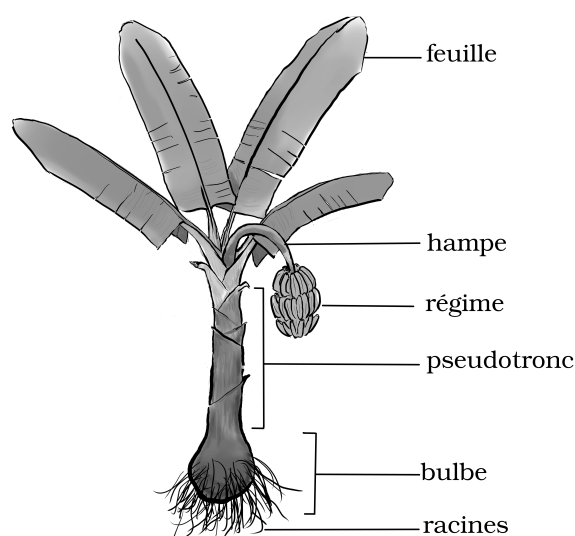


FIGURE 1.18 – Schéma de bananier.

Le bananier est une plante herbacée monocotylédone de la famille des *Musaceae* originaire de l'Asie du sud-est. Le bananier se constitue d'une tige souterraine (bulbe) qui se prolonge en pseudotrunc puis en feuilles et hampe florale lors de la floraison (voir figure 1.18). L'inflorescence est constituée de fleurs mâles et femelles. Chez les variétés cultivées, il n'y a pas fécondation et les fruits parthénocarpiques sont issus des fleurs femelles. La multiplication se fait donc de manière végétative, par rejets ou clonage. La plupart des variétés cultivées sont des assemblages triploïdes de deux variétés ancestrales *Musa acuminata* et *Musa balbisiana*. L'ascendance des variétés est indiquée par la combinaison des lettres A (*acuminata*) et B (*balbisiana*) (LASSOUDIÈRE, 2007). La banane est le second fruit le plus produit au monde⁵ avec 130 million de tonnes produites en 2019 (FAO, 2019). De par leur importance dans l'alimentation en Afrique, en Amérique latine, en Asie du sud-est et en Inde, la banane et le plantain représentent une part supérieure à 3% dans les apports caloriques quotidiens de l'alimentation de 490 millions de personnes dans la ceinture inter-tropicale (FAO, 2019).

3.1.2 Principaux bioagresseurs

Le bananier est sujet à diverses maladies fongiques, virus, nématodes et ravageurs. Les principales maladies fongiques à l'échelle mondiale sont les fusarioses. Durant la dernière décennie,

5. Le premier étant la tomate avec 180 millions de tonnes.

la FOC TR4 ou maladie de Panama causée par *fusarium oxysporum f.sp. cubense* a été la plus problématique. Les cercosporioses sont les principales maladies foliaires. La cercosporiose noire est causée par *Pseudocercospora fijiensis*, la jaune par *Pseudocercospora musae* et la Eumusae Leaf Streak Disease (ELSD) est causée par *Pseudocercospora eumusae* (JONES, 2018). Les nématodes *Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae* peuvent également être problématiques. Les ravageurs du bananier sont les thrips (thrips de la rouille rouge *Chaneatothrips orchidii* et thrips de la rouille argentée *Elixiothrips brevistis*), les cochenilles, les araignées rouges, les hannetons et les charançons (CARVAL *et al.*, 2015a ; LASSOUDIÈRE, 2007). Ces derniers sont les ravageurs les plus problématiques. *Odoiporus longicollis* par exemple cause d'importants dégâts en Asie du Sud-Est. Néanmoins, le premier ravageur du bananier est le charançon noir *Cosmopolites sordidus*, sujet des travaux présentés ici. Si le charançon noir est le principal ravageur du bananiers dans le monde, c'est également l'obstacle majeur à la culture du plantain (GOLD *et al.*, 2001).

3.1.3 Culture de la banane à la Réunion

En 2018, la production réunionnaise est estimée à 4 100 tonnes (AGRESTE, 2019). C'est donc la troisième production fruitière de l'île derrière l'ananas et les agrumes. Contrairement à la banane antillaise produite pour l'export, c'est une banane destinée à une consommation locale avec une distribution majoritairement sur les marchés et les bazariers (PICCIN *et al.*, 2019). Les principaux problèmes d'un point de vue protection des cultures sont le freckle causé par le champignon *Phyllosticta cavendishii*, l'ELSD, la cecrosporiose causée par *Pseudocercospora eumusae* et le charançon noir du bananier.

Les principales variétés consommées à la Réunion sont la banane dessert Cavendish (AAA) mais aussi les bananes blanches (AAB), mignonnes (AAB) et de manière plus anecdotique les bananes Prata-Ana (AAB), Bluggoe (ABB) et figue rose naine (AAA) (voir figure 1.19).



FIGURE 1.19 – Exemples de variétés de bananes cultivées à la Réunion : a) Bananes dessert Cavendish b) Bananes Prata-Ana, c) bananes Bulggoe dites «banane carré» à cuire. Photographies D. CARVAL et A. WYVEKENS.

3.2 Biologie du charançon du bananier

Le charançon du bananier *Cosmopolites sordidus* est un coléoptère de la famille des curculionidae décrit par Germar en 1824. Il est admis que son aire d'origine soit la même que celle du bananier auquel il est inféodé, c'est à dire la région indo-malaysienne (GOLD *et al.*, 2001). Il est

reconnaissable à sa couleur noire et son rostre allongé (voir figure 1.20c). L'adulte mesure entre 9 et 15 mm, les femelles étant en moyenne plus massives que les mâles (CUILLÉ, 1950 ; GOLD *et al.*, 2001). Hormis cette différence de taille, le dimorphisme sexuel est quasiment inexistant, se caractérisant uniquement par une ponctuation du rostre et un courbure du dernier sternite abdominal plus marquées chez le mâle (GOLD *et al.*, 2001). Le charançon se déplace au sol et uniquement de nuit. Bien qu'ayant des ailes fonctionnelles, il semble que son comportement de vol ait été perdu (GOLD *et al.*, 2001). Durant la journée, le charançon reste caché dans la litière ou dans le sol (CARVAL *et al.*, 2015b).

Le charançon a un développement *holométabole* d'environ deux mois et une fécondité d'environ deux œufs par semaine par femelle (VINATIER *et al.*, 2009). Les femelles creusent à la surface du bulbe du bananier à l'aide de leur rostre avant d'y déposer les œufs. Le développement de la larve se fait ensuite à l'intérieur du bulbe et du pseudotrunc, générant des dégâts au fur et à mesure qu'elle creuse des galeries (voir figure 1.20a). Ceci affaiblit le plant en détruisant son système vasculaire, en en fragilisant le port et en facilitant l'infection par des maladies (LASSOUDIÈRE, 2007 ; WERE *et al.*, 2015). Des dégâts importants peuvent mener au versage du plant en minimisant la résistance du plant au vent ou même sous le propre poids du régime (par exemple figure 1.20d). Lors d'attaque sévères, les pertes de rendements peuvent donc atteindre 100% (GOLD *et al.*, 2001). Les dégâts causés par *C. sordidus* sont généralement difficiles à estimer car les stades immatures se déroulent à l'intérieur du bulbe ou du pseudotrunc. La mesure des dégâts peut donc uniquement se faire de manière destructive (VILARDEBO, 1973). L'ampleur réelle des dégâts sur une parcelle risque donc d'être sous-estimée jusqu'à ce qu'il y ait des dégâts importants rendus visibles par le versage des plants. Cette discrétion des dégâts et la protection des larves au sein du bulbe expliquent en partie comment le charançon a pu devenir le ravageur majeur du bananier dans la plupart des zones de production malgré ses déplacements à courte distance et son rythme de reproduction relativement lent.

En effet, le charançon du bananier peut être décrit comme un insecte *K-sélectionné* (PIANKA, 1970) avec un cycle de développement long, une fécondité faible et une espérance de vie importante (jusqu'à quatre ans (GOLD *et al.*, 2001)). De par ces caractéristiques, le charançon diffère de nombreux ravageurs tels que les pucerons, les mites ou les mouches des fruits qui sont des espèces typiquement *r-sélectionnées* (WILLIAMSON, 1996), générant des dégâts par leur cycle de reproduction rapide, leur capacité à se déplacer sur de grandes distances et d'infester différents hôtes. Le charançon montre donc qu'une espèce *K-sélectionnée* peut également être un ravageur important (DUYCK *et al.*, 2007). Ces caractéristiques du charançon ont des conséquences sur son contrôle et sur les méthodes de luttés à utiliser.

3.3 Méthodes de lutte

Les moyens employés dans la lutte contre le charançon du bananier dépendent de la zone de production et du marché de destination (export ou local). Dans la plupart des zones de productions de bananes pour l'export, *C. sordidus* est contrôlé avec l'utilisation d'insecticides (*e.g.* ARMENDARIZ *et al.*, 2014 ; OKOLLE, 2020 ; SHINDE *et al.*, 2015). La lutte chimique contre le charançon du bananier est un cas d'école des conséquences possibles d'une lutte chimique non réfléchie. En effet, l'utilisation du chlordécone dans les Antilles françaises entre 1972 et 1993 est encore la cause de problèmes environnementaux (contamination des sols et des eaux) et de santé publique majeurs (prévalence de cancers de la prostate, prénatalité, stérilité) (DEVAULT *et al.*, 2018 ; JOACHIM *et al.*, 2019). Depuis les trois dernières décennies dans les Antilles et dans les systèmes de cultures pour l'export en Afrique, le contrôle du charançon du bananier repose sur l'utilisation de pièges émetteurs de phéromone d'agrégation (BEAUHAIRE *et al.*, 1995) (voir figure 1.21), des pièges à pseudotrunc (consistant en des morceaux de pseudotrunc déposés puis retirés régulièrement) (KOPPENHÖFER *et al.*, 1994), de jachères pour casser le cycle de reproduction (CUILLÉ, 1951 ; DUYCK *et al.*, 2012), et l'utilisation de vitro-plants. Dans les systèmes pour

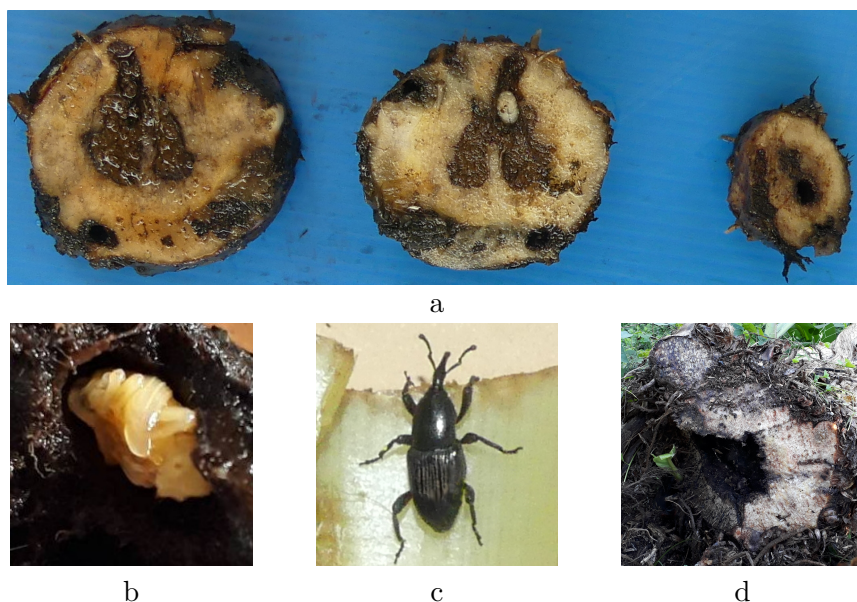


FIGURE 1.20 – Biologie du charançon : a) Une larve et ses galeries dans un bulbe de jeune bananier, b) Gros plan sur une nymphe, c) Un charançon adulte, d) Dégâts de charançons dans le bulbe d'un bananier ayant versé sous le poids de son régime.

une consommation locale, la lutte contre le charançon est plus limitée et peut consister en de simple replantation de la parcelle une fois que les dégâts sont trop importants (DÉPIGNY *et al.*, 2019). Hormis ces méthodes de lutttes et ces pratiques culturales, il est aussi possible d'utiliser du contrôle biologique pour réguler ce ravageur. Cet aspect est développé plus en détail dans la section suivante.



FIGURE 1.21 – a) Un piège à phéromones installé dans une parcelle et b) des charançons au sein d'un piège. Photographies D. CARVAL et A. WYVEKENS.

4 Revue de la littérature sur le contrôle biologique du charançon du bananier

Cette section est constituée de l'article « The challenge of biological control of *Cosmopolites sordidus* Germar (Col. Curculionidae) : A review » publié dans *Journal of Applied Entomology*. Elle est donc en anglais, de même que l'article original.

Paul TRESSON *et al.* (2021c). « The challenge of biological control of *Cosmopolites sordidus* Germar (Col. Curculionidae) : A review ». In : *Journal of Applied Entomology* 145.3, p. 171-181.
DOI : 10.1111/jen.12868

The challenge of biological control of *Cosmopolites sordidus* Germar (Col. Curculionidae) : A review.

Paul Tresson^{1,2,3,4}, Philippe Tixier^{1,2}, William Puech⁴, Dominique Carval^{1,2,3}

1. CIRAD, UR GECO, Montpellier, France
2. GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France
3. CIRAD, UR GECO, Saint-Pierre, France
4. LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France

Abstract

The banana weevil (also known as banana root borer) *Cosmopolites sordidus* Germar (Col. Curculionidae) is the major pest of banana and plantain. Because banana ranks 2nd in fruit production worldwide, this pest has substantial social and economic importance. The biological control of the *C. sordidus* remains challenging because of its behaviour and resistance to parasitism and predation. The last review concerning the biological control of *C. sordidus* was published two decades ago, and relevant knowledge and methods have developed in the interim. The present paper provides an update of that knowledge and summarises past and current challenges as well as providing perspectives on achieving sustainable control of *C. sordidus*. We first discuss studies on the classical biological control of *C. sordidus*, underlining the limits of classical biological control methods such as the importation of predators, parasitoids, or pathogens. Next, we consider conservation biological control of *C. sordidus*, with a focus on ants. We also highlight an "arthropod bias" that has led to a lack of information on the role of vertebrates in the regulation of *C. sordidus*.

Keywords : Banana weevil, conservation biological control, predation, banana, ants, vertebrates

4.1 Introduction

With growing human populations in Africa, Asia and South America, securing food production in tropical areas is increasingly important. Banana ranks 2nd in fruit production worldwide (FAO, 2019) and along with plantains is an essential component of the nutrition of a large population. The most important pest of banana and plantain is the banana root borer *Cosmopolites sordidus* (GOLD *et al.*, 2001 ; OKOLLE *et al.*, 2009). Females of this weevil lay eggs in the lower pseudostem and corm, and larvae develop in the corm. This weakens the plant and can lead to dramatic losses, both directly because of toppling and indirectly because of lower yields and increased infections by plant pathogens (GOLD *et al.*, 2001). Damage caused by *C. sordidus* is difficult to assess, however, because the immature stages of the weevil are hidden in the pseudostem and corm and their detection requires destructive sampling (VILARDEBO, 1973). Furthermore, because the damage is not immediately visible and because *C. sordidus* effects are partly indirect, the full extent of *C. sordidus* damage is often underestimated until toppling occurs.

The banana weevil can be described as a K-selected species (PIANKA, 1970), with a long holo-metabolan development (almost two months (VINATIER *et al.*, 2009)), a low fecundity (two eggs per week (VINATIER *et al.*, 2009)), and an extended lifespan (up to 4 years (GOLD *et al.*, 2001)). With these features, *C. sordidus* differs from pests like aphids, flies or moths that are typically r-selected species that generate damage because of their ability to rapidly

produce large numbers of offspring (WILLIAMSON, 1996). However, K-selected species may also be important pests (DUYCK *et al.*, 2007). Its K-selected characteristics should have consequences for the biological control of *C. sordidus*. Because of its slow rate of reproduction, for example, the elimination of a few individuals could have a greater suppressive effect than the same level of suppression in the case of an r-selected pest. The cryptic behaviour of *C. sordidus* also alters the possible interactions with other species. The adults are active at night and are otherwise hidden in the soil (CARVAL *et al.*, 2015b) and larval stages take place inside the banana corm (GOLD *et al.*, 2001). These behavioural traits would have strong implications on the possibilities of biological control.

In most zones that produce banana for export, *C. sordidus* was controlled with insecticides (*e.g.* ARMENDARIZ *et al.*, 2014; OKOLLE, 2020; SHINDE *et al.*, 2015). In the French West Indies (FWI), the use of chlordecone between 1972 and 1993 caused major and persistent public health problems (DEVAULT *et al.*, 2018; JOACHIM *et al.*, 2019). For the past three decades, control of *C. sordidus* in FWI has relied on the use of pitfall traps emitting an aggregation pheromone, on fallow periods that break the reproductive cycle of the pest and on in vitro-produced banana plants (BEAUHAIRE *et al.*, 1995; DUYCK *et al.*, 2012). However, these cultural practices have not yet been applied in many regions that produce export banana and are often unaffordable for small growers that produce banana and plantains for local markets. In the current context of biodiversity decline and the need for sustainable food production, biological control in general and conservation biological control (CBC) in particular is needed for the banana weevil. Classical biological control can be achieved through the introduction of known enemies of a pest (DEBACH et ROSEN, 1991) while CBC is based on the natural enemies hypothesis (see ELTON, 1958; ROOT, 1973), that is, CBC relies on the conservation and augmentation of natural enemies already present in the geographic area of concern (EHLER, 1998). CBC is usually considered more sustainable than classical biological control, because imported species may attack non-target species (STILING et CORNELISSEN, 2005). Furthermore, the introduction of a single predator or parasite is not always followed by a decrease in pest numbers or damage (LETOURNEAU *et al.*, 2011).

Several studies have been conducted to identify enemies of *C. sordidus*. In 1951, CUILLE published a broad review of what was then known about *C. sordidus* and its control. A very complete review was subsequently published by GOLD *et al.*, 2001. However, knowledge about the biological control of *C. sordidus* has increased since then and study methods are rapidly evolving. The aim of this article is to provide a synthesis of the recent knowledge and to highlight most promising perspectives on the biological control of *C. sordidus*, with a special emphasis on agro-ecological practices. First, we describe classical biological control via the importation of parasites, parasitoids, or predators. We then review research on CBC, with emphasis on recent approaches including the use of environmental DNA metabarcoding and analysis of in-field images. Finally, we discuss how the constraints and biases that limit the biological control of *C. sordidus* can be overcome.

4.2 Biological control of *Cosmopolites sordidus* with introduced organisms

4.2.1 Limits of entomopathogenic fungi and nematodes

Biological control of *C. sordidus* includes microbiological control with the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*, which has been shown to substantially reduce weevil populations in laboratory experiments (up to 100% larval mortality KAAYA *et al.*, 1993, LOPES *et al.*, 2011), in greenhouse trials (up to 88.9% larval mortality, AKELLO *et al.*, 2007) and with artificially inoculated weevils (42% adult mortality, GODONOU *et al.*, 2000). Although results have been promising under these controlled settings, the efficiency of *B. bassiana* in the field is unclear (GONZÁLEZ *et al.*, 2018; LOPES *et al.*, 2014; TINZAARA *et al.*, 2007). TINZAARA *et al.*, 2007

explores the possibility of enhancing the dissemination of *B. bassiana* with the use of aggregation pheromones. GONZÁLEZ *et al.*, 2018 also assessed the suitability of the fungus *Metarhizium anisopliae* for microbiological control of *C. sordidus* and obtained results that were similar as *B. bassiana* (up to 76.9% of adult mortality under laboratory conditions and 48.5% in field trials). Consequently, fungus-based strategies remain scarcely used to control *C. sordidus*. Furthermore, *B. bassiana* has a broad host range (DEVI *et al.*, 2008; MCKINNON *et al.*, 2016) and may therefore be harmful to non-target species. The entomopathogenic nematodes *Steinernema carpocapsae* and *Heterorhabditis bacteriophora* have also been shown to control *C. sordidus* (SEPÚLVEDA-CANO *et al.*, 2008; TREVERROW *et al.*, 1991). To our knowledge, however, their effectiveness has only been documented under controlled conditions, and these nematodes can also parasitize a broad range of non-target species (DOUCET *et al.*, 1999). Their potential effects on non-target organism has been discussed (*e.g.* HODSON *et al.*, 2012).

4.2.2 Introduction of predators

When looking for potential enemies of *C. sordidus*, researchers first searched the native region of *C. sordidus*. Since the beginning of the 20st century, researchers have looked for the pest's natural enemies in Java and Indonesia (FROGGATT, 1924, 1928; JEPSON, 1914). Along with more recent studies, these studies have identified *Plaesius javanus* (Coleoptera, Histeridae) and various ant species as potential predators of *C. sordidus* (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2006; FROGGATT, 1928; JEPSON, 1914).

For experimental purposes, some researchers introduced Indonesian predators of *C. sordidus* into new regions of banana production. In 1988, NEUENSCHWANDER *et al.* considered the feasibility of introducing several predators into Africa such as the beetles *P. javanus*, *Hololepta quadridentata* (Coleoptera, Histeridae), *Plaesius laevigatus* (Coleoptera, Histeridae), and *Dactylosternum hydrophiloides* (Coleoptera, Hydrophilidae), as well as the ant *Tetramorium guineense* (Hymenoptera, Myrmicinae) without further conclusions. *Plaesius javanus* has been successfully introduced and established to the Fiji and Jamaica, *Hyposolenus laevigatus* to Cook Island and Dominica, *D. hydrophiloides* to Australia and Jamaica and *H. quadridentata* (Coleoptera, Histeridae) to Saint Vincent. Following its introduction (CRUZ et SEGARRA, 1992), *P. javanus* has also been detected in Puerto-Rico (PANTOJA *et al.*, 2007) but at low densities and with limited effects in terms of the biological control of *C. sordidus*; the authors found only three specimens of *P. javanus* in the harvest of 50 non-pesticide-treated plantain corms and the corms were heavily infested by *C. sordidus*. To our knowledge, there has not been further research on the introduction of predators to control *C. sordidus* since then.

4.2.3 Parasitism and parasitoids

Parasitoids are used as control agents for various pests because they are often specific and effective (BRODEUR et BOIVIN, 2006). For these reasons, several parasitoids have been assessed for control of *C. sordidus*. In Benin, TRAORÉ, 1996 was unable to obtain control of *C. sordidus* with the parasitoid *Anaphes victus* (Hymenoptera : Mymaridae). In Uganda, researchers reported that no parasitoids emerged from *C. sordidus* eggs and larvae that were collected in the field and then incubated in the laboratory (GOLD *et al.*, 2001). The lack of effective parasitoids may be explained by the fact that the developmental stages of *C. sordidus* are mostly hidden and are therefore difficult for common species of parasitoid wasps or flies to access (VINSON, 1976).

Mites that were presumed to be parasitic were observed on *C. sordidus* adults (ELJAOUHARI, 2019). However, the mites have not been identified, and the thick cuticle of *C. sordidus* could prevent effective parasitism.

4.3 Conservation biological control of *Cosmopolites sordidus*

Given the lack of success with classical biological control methods, researchers studying the biological control of *C. sordidus* in agroecological banana systems are now focusing on the control provided by generalist predators that naturally occur in banana fields. Agroecological banana systems currently designed are relying on introduction and the management of plant diversity, especially cover crop; more recently, there is a growing interest in agroforestry (POEYDEBAT *et al.*, 2017). In contrast to classical biological control, the aim of CBC is to favour local species and to maximise the regulation they provide. CBC has the advantage of being sustainable over time, but its efficacy can be limited by the behaviour of *C. sordidus*. Because adult banana weevils are relatively large, predators must be either large or numerous to attack an adult or must be small enough to target the larval stages in the galleries in the corm.

4.3.1 Generalist arthropod predators

Natural predators of *C. sordidus* were first studied in Javanese and Indonesian banana fields (FROGGATT, 1924, 1928; JEPSON, 1914) but have since been reported in every major banana production zone. In 1992 and 1993, KOPPENHÖFER and colleagues reported that the predators of various stages of *C. sordidus* were dominated by coleopterans and dermapterans including *Eutochia pulla* (Coleoptera, Tenebrionidae), *Euborellia annulipes* (Dermaptera, Anisolabididae) and *Dactylosternum abdominale* (Coleoptera, Hydrophilidae). In the FWI, identified predators of *C. sordidus* include the ants *Solenopsis geminata* (Hymenoptera, Myrmicinae) and *Camponotus sexguttatus* (Hymenoptera, Formicinae), as well as earwig *Euroborellia caraibea* (Dermaptera, Anisolabididae) (CARVAL *et al.*, 2016a; DUYCK *et al.*, 2011; MOLLOT *et al.*, 2012, 2014; TIXIER *et al.*, 2013). POEYDEBAT *et al.*, 2017 found a negative correlation between generalist predator abundance and *C. sordidus* abundance. In Costa-Rica, cockroaches have been observed to feed on exposed *C. sordidus* larvae (TRESSON *et al.*, 2019b). VINATIER *et al.*, 2009 also emphasised the effect of predators on the developmental stages of *C. sordidus*; the authors indicated that generalist predators and particularly egg predators help reduce banana weevil numbers.

4.3.2 Special case of ants

As early as the 1940's, HARGREAVES, 1940 suggested that ants are potential predators of the banana weevil. The subsequent advent of insecticides limited research on ants as predators of the pest. The predation of *C. sordidus* by ants have been proven, however, in various locations in Africa, South-America and the Caribbeans. Ants may be more able than other predators to access the eggs and larvae of *C. sordidus*, which are located in the corm. As pointed out by ABERA-KALIBATA *et al.*, 2007, ants have substantial foraging abilities and may therefore be useful predators of *C. sordidus* eggs and larvae. Ants are known to control other borer pests (WAY et KHOO, 1992; WAY *et al.*, 1992) and to be efficient generalist predators (OFFENBERG, 2015; PHILPOTT et ARMBRECHT, 2006). Although ants have been observed foraging in the tunnels of *C. sordidus* larvae (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2007), the tunnels were in very damaged or dead corms, and it is unclear whether ants could forage in galleries of more intact corms because such galleries are usually filled with latex (GOLD *et al.*, 2001). In a field study, POEYDEBAT *et al.*, 2017 found that *C. sordidus* damage was negatively correlated with the abundance of omnivorous ants, but the abundance of *C. sordidus* adults was not correlated with the abundance of omnivorous ants; the authors therefore suggested that ants may preferentially attack eggs or immature stages of *C. sordidus*. The latter study and also MOLLOT *et al.*, 2012 demonstrated the difficulty in quantifying the effects of ant-based CBC on *C. sordidus* numbers.

Since 1975 ability of ants to control *C. sordidus* has been studied extensively in Cuba, where *Pheidole megacephala* (Hymenoptera, Myrmicinae) and *T. guineense* have been identified as potential predators of *C. sordidus* (BENDICHO *et al.*, 1987; CASTIÑEIRAS, PONCE *et al.*, 1991;

NEUENSCHWANDER *et al.*, 1988; ROCHE *et al.*, 1975; ROCHE, ABREU *et al.*, 1983). These species have therefore been deployed in Cuban banana plantations where they have been reported to control *C. sordidus* (PERFECTO, 1994; PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998).

The potential of predatory ants to regulate *C. sordidus* numbers has been investigated in Uganda by ABERA-KALIBATA *et al.*, 2008, 2007; ants (*Pheidole* sp. and *Odontomachus troglodytes* (Hymenoptera, Ponerinae)) reduced numbers of *C. sordidus* eggs, larvae and pupae inside crop residues in controlled conditions (up to 65 % egg removal for *Pheidole* sp.). In a field trial, ant-enhanced plots showed 2.8 times less eggs per sucker than ant-excluded plots (1.8 ± 0.2 versus 0.64 ± 0.1 respectively). However, at the end of a full growth cycle (30 month), damages were not significantly different. In Kenya and Cameroon as well, several ant species have been reported to be predators of *C. sordidus* (DASSOU *et al.*, 2015; FANSI et OKOLLE, 2008; URONU, 1992). In Cameroon, *C. sordidus* abundance was negatively correlated with the abundance of some ant species (*Axinidris* sp., *Monomorium* sp., *Pheidole* spp., and *Tetramorium* sp.); the abundance of other species, in contrast, was positively correlated with *C. sordidus* abundance, perhaps because the habitat was favourable for both the ants and the weevil or because of intra-guild predation on ants by *Paratrechina longicornis* (Hymenoptera, Formicinae), *Camponotus* spp., and *O. troglodytes* (DASSOU *et al.*, 2015).

Ants have also be hypothesized to be predators of *C. sordidus* in Venezuela (GOITIA et CERDA, 1998) and mentioned as predators of *C. sordidus* in Colombia and Ecuador (ARMENDARIZ *et al.*, 2014). During several experiments in FWI, DNA metabarcoding and stable isotope analysis of gut contents demonstrated the role of ants (particularly *S. geminata* and *C. sexguttatus*) in the predation of *C. sordidus* (DUYCK *et al.*, 2011; MOLLOT *et al.*, 2014; TIXIER *et al.*, 2013).

The value of ants as biological control agents may be ambiguous because they also can be regarded as pests in other crops or as harmful for the farmers (*e.g.* fire ants, see EUBANKS, 2001). Moreover, for many ants that have been reported as potential predators of *C. sordidus*, identification was not always performed to the species level. Ant species of the same genus may behave very differently, and may differ in size and diet, and this lack of species identification complicates the ability to assess the role of ants in *C. sordidus* control.

Photographs taken in the field allowed detailed analysis of the behaviours of different ant species in Costa-Rica (TRESSON *et al.*, 2019b). *Camponotus atriceps* ants (Hymenoptera, Formicinae) were observed to feed on dead adults but not on any living stages of *C. sordidus*; *S. geminata* consumed *C. sordidus* eggs and larvae but were unable to kill a live adult; *Pheidole radoszkowskii* (Hymenoptera, Myrmicinae), *O. bauri* and *Nylanderia* sp. consumed larvae and also were scavengers. Furthermore, a single individual of *O. bauri* was able to seize a larva, while at least five *P. radoszkowskii* were needed to capture a larva (TRESSON *et al.*, 2019b). Ants show a great variety of behaviour, size and activities that are relevant to their role as biological control agents.

4.3.3 Vertebrates as predators

Reports of predation of *C. sordidus* by vertebrates has generally been considered to be anecdotal (GOLD *et al.*, 2001). The giant toad *Rhinella marina* (DAWL, 1985) and the large arboreal lizard *Anolis cristaeus* (WOLCOTT, 1923) have been reported as predators of the *C. sordidus*. In New South Wales Australia, HELY *et al.*, 1982 suggested that rats, bandicoots frogs and birds may as well be predators of *C. sordidus*. Radiotelemetry approaches (VINATIER *et al.*, 2010) may provide new information on predation by the toad *Rhinella marina* (Vinatier, 2019, *pers. com.*). Overall, biological control studies often focus on the predation of arthropods by other arthropods and often ignore predation by other taxa. This “arthropod bias” could result in an underestimation of the predation of *C. sordidus* by other taxa (see Section 4.4.2).

4.3.4 Diversification of plant species may favour CBC

Diversification of plant species in the field is now often suggested as a way to increase regulation of *C. sordidus* by natural enemies (MOLLOT *et al.*, 2012; POEYDEBAT *et al.*, 2017; TIXIER *et al.*, 2013). The abundance of predators was generally higher in more diversified systems (DASSOU *et al.*, 2016); in this study, associated plants to plantain included in particular cocoa trees (*Theobroma cacao*), palm trees (*Elaeis guineensis*), papaya and a wide range of root and tuber vegetables. The addition of a new plant species (in particular grasses from the family of Poaceae as *Brachiara decumbes* and *Cynodon dactylon*) in a banana field can reduce the intra-guild predation and thereby favour predation of *C. sordidus* (DUYCK *et al.*, 2011; TIXIER *et al.*, 2013). Predation of *C. sordidus* eggs was higher in plots with cover crops (*B. decumbes*) than with bare soil (MOLLOT *et al.*, 2012). Very simple diversification strategies, however, can result in less predation of *C. sordidus* than occurs with bare soil. MOLLOT *et al.*, 2014, for instance, showed that predators consumed fewer *C. sordidus* in a monospecific cover crop of *B. decumbes* than on bare soil. Similarly, CARVAL *et al.*, 2016a found that a monospecific cover of *Paspalum notatum* reduced *C. sordidus* abundance but not *C. sordidus* damage to banana plants. These latter two studies suggest that more complex plant diversification may be needed to enhance the natural control provided by predators. The integration of shrubs and trees appears to be useful for enhancing predation in general and predation by ants in particular (DASSOU *et al.*, 2017). Diversification may also have a dilution effect on pests, diminishing their abundance (ROOT, 1973). Finally, COLLARD *et al.*, 2018, who used a modelling approach, recommended that CBC could be enhanced by increasing the edge length or interface between the crop and non-crop habitat of the predators.

4.3.5 Limits of CBC

CBC is by nature very context-dependent. This can be a major drawback when studying or applying CBC (RUSCH *et al.*, 2017). Ecological communities and their predation services may be specific to certain regions or landscapes. It can therefore be a heavy constraint for a farmer to conduct a diverse agrosystem without guaranty of success if a desired predator species does provide regulation services.

4.4 Discussion

4.4.1 Accurate assessment of *C. sordidus* abundance, damage to the crop and regulation by predators

Accurate assessment of *C. sordidus* populations is still difficult, because pitfall traps catch only adults, and enumerating eggs and larvae is destructive. Furthermore, damage is not always well correlated with numbers of adults (GOLD *et al.*, 2001; POEYDEBAT *et al.*, 2017). Quantifying with certitude the effect of a given species of predator on *C. sordidus* abundance and damage is also a difficult. Although these assessments are possible under controlled conditions, the assessments obtained may not be transferable to the field. For instance, the efficient regulation of *C. sordidus* by ants under controlled conditions in the greenhouse (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2008) has not been reported in field trials. Accurate damage assessment is also difficult because it is destructive and can therefore be estimated only after harvest. *C. sordidus* damage is usually measured by using the coefficient of infestation proposed by VILARDEBO, 1973 or by using methods based on the coefficient of infestation (*e.g.* OGenga-LATIGO et BAKYALIRE, 1993). This coefficient relies on a subjective scoring by the researcher while observing a corm cross section (0 being a sane corm and 100 a fully infested corm). The difficulties in assessing *C. sordidus* numbers and damage have limited the ability of researchers to produce quantitative and accurate results (OGenga-LATIGO et BAKYALIRE, 1993). New approaches are therefore

needed to achieve a non-destructive and accurate measurement of *C. sordidus* populations and damages. An interesting perspective would be to improve the damage indicator used on banana and to standardize the measurement of the predation intensity, for instance using sentinel cards

As noted above, assessment of predation is also difficult and can be considered imprecise for most of the studies presented in this review. In Table 1.4, species that have been identified with certainty as predators of *C. sordidus* are highlighted. When available, assessments or estimates of *C. sordidus* population regulation are also provided. Most of the studies conducted before 2000 identified organisms as predators of *C. sordidus* based only on limited observation or on common knowledge; that is, the status of the organism as a predator was not firmly established.

Densities and a closed space, for example, could alter the feeding behaviour of a predator. The cryptic and nocturnal behaviour of *C. sordidus* tends to suggest that potential predators should be either nocturnal or with abilities to search in the soil and in plant residues. Within controlled conditions, some predators may have consumed weevils but since they have diurnal feeding behaviour in natural settings, they are unlikely to be effective predators in field conditions.

More recent studies have mostly relied on correlation to infer the regulation of *C. sordidus* by predators. Although these assessments are usually conducted in the field and therefore reflect the reality of the field, correlative approaches cannot prove cause-and-effect, that is, cannot demonstrate with certainty the predation of *C. sordidus* by a given species of predator.

Most recently, the DNA contained in gut content appears to have a great potential to prove the trophic link between a predator and its preys in field conditions (SOW *et al.*, 2020), but to date such approaches still need to be applied in broader conditions to provide a wider insight on *C. sordidus* predation. This method has been applied to the identification of species as predators of *C. sordidus* were done (MOLLOT *et al.*, 2014). As mentioned by the latter authors, however, there are also biases with the use of metabarcoding, in particular with ant predation. Because of the social behaviour of ants, the stomach content of a worker may not reflect the collective regime of a colony. For instance, even though MOLLOT *et al.*, 2014 observed *S. geminata* workers capturing *C. sordidus* eggs, the authors failed to find residues of *C. sordidus* DNA in the stomachs of workers. MOLLOT *et al.*, 2014 proposed that the eggs might have been fed to and consumed by the larvae rather than by the foraging workers. Metabarcoding also does not enable researchers to discriminate between predation, scavenging and secondary predation (HAGLER, 2019).

More recently, methods have been developed that rely on the combined use of sentinel prey and automated image analysis (TRESSON *et al.*, 2019a,b). Images as a source of information have the advantage of showing predation with certainty and with fewer behavioural biases than occur in laboratory experiments. Automated image analysis enables the recording of real predation events under relatively unbiased field conditions (see GRIESHP *et al.*, 2012; ZOU *et al.*, 2017). Furthermore, the combined use of sentinel prey and automated image analysis enables researchers to differentiate between trophic and non-trophic interactions in the arthropod community.

4.4.2 Arthropod bias

As noted earlier in this review, most studies of predation of *C. sordidus* have focused on predation by arthropods (mainly insects). Among the 49 studies reviewed in this paper, only three mentioned vertebrates as predators (DAWL, 1985; HELY *et al.*, 1982; WOLCOTT, 1923). This may be due to the methods used to assess biodiversity (*e.g.* pitfall traps), which readily sample small animals (and therefore arthropods) rather than vertebrates. For instance, ZOU *et al.*, 2017 used video monitoring to determine that predation of brown planthopper by frogs in rice fields was substantially underestimated. Given that the banana weevil is a relatively large insect, it is reasonable to suspect that predation by larger animals (toads, lizards, rats etc.) may be significant. Therefore, further studies should be conducted to assess the potential of regulation of *C. sordidus* by vertebrates. This could be achieved by experiments combining the use of sentinel prey and automated image analysis in experimental or production plots. It would

also be valuable to better quantify the importance of predation of *C. sordidus* by vertebrates (toads, lizards, birds, etc.) using exclusion experiments in field conditions.

4.5 Conclusion

The biological control of *C. sordidus* is an old but persistent challenge in all banana production zones. After a century of research across the globe, we are able to draw several conclusions about the biological control of *C. sordidus*. Classical biological control of this pest seems to be ineffective. Recent studies therefore tend to favour CBC and generalist predators. Among generalist predators, ants seem capable of attacking eggs and larvae of *C. sordidus*. However, our understanding of the trophic network around *C. sordidus* and of predator reduction of the damage caused by *C. sordidus* requires improvement. Most of the knowledge about the predation of *C. sordidus* comes either from laboratory experiments or from observations and correlations, that is, with so much control of organisms and conditions such that we do not gain much understanding of actual behaviour in the field or with so little control of organisms and conditions that causal relationships remain uncertain. As a consequence, our understanding of the regulation of *C. sordidus* by predators remains quite limited. However, novel approaches such as the use of images, immunomarking techniques or metabarcoding may help better understand the behaviour of *C. sordidus* and its enemies on the field.

Acknowledgements

This review was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research programme (activities 2015–2021) funded by a grant from the European Community (ERDF) and the Conseil Régional de La Réunion. This review was also supported by the French National Research Agency under the Investments for the Future Program, ANR-16-CONV-0004. The Ph.D. thesis of P. Tresson was funded by CIRAD and #DigitAg grants. The authors thank Bruce Jaffee for revision of the English composition of the manuscript.

Conflicts of interest

All the co-authors declare that they have no conflict of interest.

Author contribution

P.T., D.C. and Ph.T conceived research. P.T. reviewed the literature. P.T., D.C. and Ph.T. wrote the manuscript. All authors read and approved the manuscript.

TABLE 1.4 – Reported predators of *Cosmopolites sordidus*. The species in bold have been confirmed to consume of *C. Sordidus* in reproducible experiments; the other species have been assumed to be predators of *C. sordidus* or have been considered to be predators based on personal observations or correlations.

Order	Family	Observed enemies	Enemy stage	Target stage	Estimated regulation	Place	Reference
Araneae	Lycosidae	spider				Martinique	DUYCK <i>et al.</i> , 2011; TIXIER <i>et al.</i> , 2013
Blattodea		cockroach	adult	larva		Costa-Rica	TRESSON <i>et al.</i> , 2019b
Coleoptera	Carabidae	<i>Abacetus optimus</i> <i>Galerita tristis</i>	adult	egg, larva		Kenya Martinique	KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 DUYCK <i>et al.</i> , 2011; TIXIER <i>et al.</i> , 2013
	Cucujidae	<i>Cantharus</i> sp. <i>Alegoria dilatata</i>				Java Colombia	FROGGATT, 1924, 1928; JEPSON, 1914 ARMENDARIZ <i>et al.</i> , 2014
	Histeridae	<i>Hister niloticus</i> <i>Hololepta quadridentata</i> <i>Hololepta striatitera</i> <i>Placius javanus</i> <i>Placius laevigatus</i>	adult larva, adult	larva immatures	88-53 % 70 % Larva-puppa (lab) in tunnels (Abera 2005)	Kenya Cuba Kenya Java, Indonesia, Ecuador Cuba	KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 NEUENSCHWANDER <i>et al.</i> , 1988 KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 ABERA-KALIBATA <i>et al.</i> , 2006; ARMENDARIZ <i>et al.</i> , 2014; FROGGATT, 1928; JEPSON, 1914 NEUENSCHWANDER <i>et al.</i> , 1988
	Hydrophilidae	<i>Dactylosternum abdominale</i> <i>Dactylosternum hydrophiloides</i>	larva, adult	egg, larva	50-39-90 % Suckers-stumps-pseudostem residues	Kenya Cuba	KOPPENHÖFER, 1993; KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 NEUENSCHWANDER <i>et al.</i> , 1988
	Labiidae	<i>Labia borellii</i> <i>Labia curvicauda</i>		egg, larva egg, larva		Kenya Kenya	KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992
	Staphylinidae	<i>Belomachus ferrugatus</i> <i>Charichirus</i> sp. <i>Hesperius sparsior</i> <i>Leptochirus unicolor</i> <i>Thyrecephalus interocularis</i>	larva larva	egg, larva egg, larva		Java Kenya Kenya Kenya Java	FROGGATT, 1924, 1928; JEPSON, 1914 KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 FROGGATT, 1924, 1928; JEPSON, 1914 KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992
	Tenebrionidae	<i>Eutochia pula</i>	adult	egg	20,50 %	Kenya	KOPPENHÖFER, 1993; KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992
	Trogossitidae	tenebrionids				Kenya	URONU, 1992
	Anisolabridae	<i>Euborellia annulipes</i> <i>Euborellia caraibea</i>	adult	egg, larva egg, larva	28,00 %	Kenya Martinique	KOPPENHÖFER, 1993; KOPPENHÖFER <i>et al.</i> , 1992 CARVAL <i>et al.</i> , 2016a; DUYCK <i>et al.</i> , 2011; MOLLOT <i>et al.</i> , 2014; TIXIER <i>et al.</i> , 2013
	Forficulidae	<i>Forficula</i> sp.				Kenya, Ecuador, Colombia	ARMENDARIZ <i>et al.</i> , 2014; URONU, 1992
Diptera	Rhagionidae	<i>Chrysophilus ferruginosus</i>	larva			Java	FROGGATT, 1928
Hymenoptera	Formicidae	Azimidris sp.	adult			Cameroon	DASSOU <i>et al.</i> , 2015
		<i>Camponotus scszguttatus</i>	adult			Martinique	MOLLOT <i>et al.</i> , 2014
		<i>Camponotus atriceps</i>	adult	adult (scavenging)		Costa-Rica	TRESSON <i>et al.</i> , 2019b
		<i>Camponotus</i> sp.	adult			Kenya, Colombia ,Ecuador	ARMENDARIZ <i>et al.</i> , 2014; URONU, 1992
		<i>Dorylus</i> sp.	adult			Kenya	URONU, 1992
		<i>Ectatomma ruidum</i>	adult			Venezuela	GOITIA et CERDA, 1998
		<i>Lepisiota</i> sp.	adult	egg		Uganda	ABERA-KALIBATA <i>et al.</i> , 2007
		<i>Monomorium</i> sp.	adult			Cameroon	DASSOU <i>et al.</i> , 2015
		<i>Myopopone castanea</i>	adult	egg, larva		Indonesia	ABERA-KALIBATA <i>et al.</i> , 2006
		<i>Nylanderia</i> sp.	adult	larva		Costa-Rica	TRESSON <i>et al.</i> , 2019b
		<i>Odontomachus bauri</i>	adult	egg, larva, adult		Martinique, Costa-Rica	DUYCK <i>et al.</i> , 2011; TRESSON <i>et al.</i> , 2019b
		<i>Odontomachus troglodytes</i>	adult	egg	33-68 % eggs removed	Uganda	ABERA-KALIBATA <i>et al.</i> , 2008, 2007
		<i>Paratrechina</i> sp.	adult	egg		Uganda	ABERA-KALIBATA <i>et al.</i> , 2007
		<i>Pheidole megacephala</i>	adult	egg, larva		Cuba	CASTIÑEIRAS, PONCE <i>et al.</i> , 1991; PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998
		<i>Pheidole radoszkowskii</i>	adult	egg, larva		Costa-Rica	TRESSON <i>et al.</i> , 2019b
		<i>Pheidole</i> sp.	adult	egg	38-65 % eggs removed (Abera <i>et al.</i> 2008)	Uganda, Kenya, Cameroon	ABERA-KALIBATA <i>et al.</i> , 2008, 2007; DASSOU <i>et al.</i> , 2015; URONU, 1992
		<i>Solenopsis geminata</i>	adult			Martinique, Costa-Rica	MOLLOT <i>et al.</i> , 2014; TRESSON <i>et al.</i> , 2019b
		<i>Tetramorium guineense</i>	adult	egg, larva	65,00 % trap catches (Roche & Abreu)	Cuba	BENDICHO <i>et al.</i> , 1987; NEUENSCHWANDER <i>et al.</i> , 1988; PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998; ROCHE <i>et al.</i> , 1975; ROCHE, ABREU <i>et al.</i> , 1983
		<i>Tetramorium</i> sp.	adult			Cameroon	DASSOU <i>et al.</i> , 2015
<i>Wasmannia auropunctata</i>				Venezuela	GOITIA et CERDA, 1998		
Scolopendromorpha	Cryptopidae	centipedes				Martinique	DUYCK <i>et al.</i> , 2011
vertebrate		<i>Anolis cristatulus</i>				Puerto Rico	WOLCOTT, 1923
		bandicoots				New South Wales	HELY <i>et al.</i> , 1982
		birds				New South Wales	HELY <i>et al.</i> , 1982
		<i>Rhinella marina</i>				Philippines	DAWL, 1985
		unidentified frogs and toads				New South Wales, Martinique	HELY <i>et al.</i> , 1982; VINATIER <i>et al.</i> , 2010
		rats				New South Wales,	HELY <i>et al.</i> , 1982

5 Objectifs et organisation de la thèse

L'objectif de la thèse est la **quantification du rôle des prédateurs généralistes dans la régulation du charançon du bananier grâce à l'analyse d'images prises *in situ***. Ainsi que cela a été décrit dans la section précédente, le CBC semble être l'approche la plus pertinente pour le contrôle biologique du charançon du bananier. Comme il a été introduit en section 1.3, une bonne quantification de la régulation du charançon par les prédateurs généralistes dépendra d'une connaissance adéquate du réseau trophique l'entourant dans un agro-système. Néanmoins, les méthodes existantes pour étudier les réseaux d'interactions peuvent fournir un aperçu biaisé des espèces d'intérêt et du service de régulation fourni.

L'utilisation d'images et leur analyse automatique semble être une approche prometteuse afin d'étudier les réseaux trophiques au champ. La première question abordée dans ce manuscrit est donc d'ordre méthodologique : **Comment identifier et quantifier *in situ* les interactions trophiques ?** L'hypothèse étudiée dans ce manuscrit est que les images et leur analyse sont un support pertinent pour étudier les relations trophiques. **Le chapitre 2** présente les possibilités offertes par l'analyse d'images et les réseaux de neurones convolutifs pour l'étude des interactions trophiques. La section 1 présente les résultats obtenus avec un jeu d'images prises lors d'expériences de proies sentinelles. La détection des objets sur les images permet l'analyse d'interactions physiques par la proximité des objets détectés. De cette information et la connaissance des espèces concernées peuvent être déduit le réseau d'interactions trophiques et non-trophiques des espèces apparaissant lors de cette expérience. La section 2 décrit une méthode permettant d'améliorer la robustesse de la détection d'objets biologiques. La classification hiérarchique des objets lors de la détection rend les détections plus fiables, particulièrement pour des jeu de données restreints comportant des objets similaires et des classes déséquilibrées. Ce travail sur la robustesse de l'analyse d'images confirme qu'il s'agit d'un support intéressant pour l'étude des réseaux trophiques.

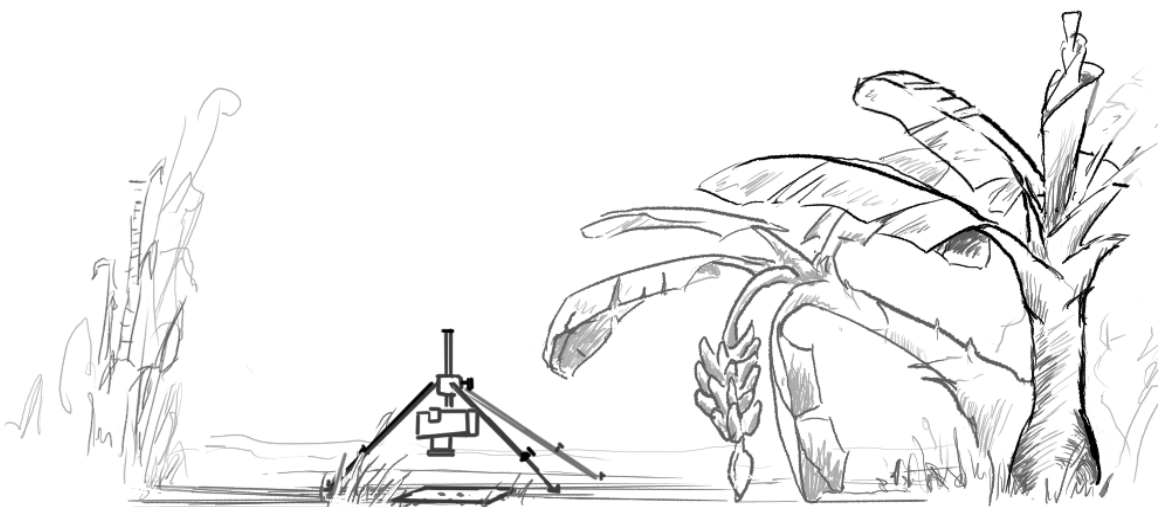
Une fois l'intérêt générique de l'analyse d'images prouvé, nous appliquons cette méthode à notre modèle d'étude, le charançon du bananier. Afin de pouvoir quantifier le service de régulation fourni par les prédateurs généralistes, il est dans un premier temps nécessaire de les identifier : **Quels sont les prédateurs généralistes du charançon à la Réunion et quel service de régulation fournissent-ils ?** Au vu de la littérature et des premières observations lors de la mise en place de la méthode, nous faisons l'hypothèse que les invertébrés sont des prédateurs des œufs tandis que les adultes sont préférentiellement prédatés par des vertébrés. **Le chapitre 3** présente les expériences mises en places pour identifier les prédateurs généralistes du charançon à la Réunion. Le protocole décrit dans ce chapitre repose sur des expériences de proies sentinelles vidéo-surveillées. La section 1 présente le réseau de parcelles étudié lors des expériences suivantes, la section 2 décrit les prédateurs des adultes tandis que la section 3 décrit les prédateurs des œufs. Enfin, la section 4 relie cette régulation observée à des dégâts mesurés et pondère le rôle des différents acteurs de la régulation.

Le chapitre 4 discute les résultats de la thèse. La section 1 présente les apports de la thèse concernant le contrôle biologique du charançon ainsi que les différents biais générés lors des expériences et les perspectives pour y remédier. Des perspectives d'aménagements et de pratiques pour favoriser le contrôle du charançon sont ensuite proposées. La section 2 argumente les possibles apports de l'analyse d'images pour l'étude de la biodiversité et des interactions entre espèces mais également les contraintes et les lacunes de cette méthode. La section 3 propose des perspectives pour l'utilisation d'analyse d'images en écologie. Enfin, la section 4 présente une synthèse des travaux de cette thèse et des perspectives générales ouvertes par les recherches présentées dans ce manuscrit.

Chapitre 2

Apports possibles de l'analyse d'images automatique pour la caractérisation des interactions trophiques

Ce chapitre présente des outils d'analyse d'images utilisables pour l'analyse des interactions trophiques. Ce chapitre est composé de deux articles. Le premier, publié dans *Methods in Ecology and Evolution* montre les apports possibles de la capture d'images puis leur analyse lors d'expériences de proies sentinelles. L'utilisation de détection d'objets permet l'analyse d'interactions à travers le recoupement de boîtes englobantes. Le second article, publié dans *IEEE Access* montre l'intérêt de classification hiérarchique pour la détection robuste d'arthropodes. Ces deux méthodes sont construites autour de la contrainte de la détection de petits objets semblables sur des images de haute résolution.



1 Utilisation d'images pour l'analyse d'interactions

Cette section est constituée de l'article « CORIGAN : Assessing multiple species and interactions within images » publié dans *Methods in Ecology and Evolution*. Elle est donc en anglais, de même que l'article original.

Paul TRESSON *et al.* (2019b). « CORIGAN : Assessing multiple species and interactions within images ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.11, p. 1888-1893. DOI : 10.1111/2041-210X.13281

Afin d'étudier les possibilités offertes par l'analyse d'images pour l'analyse d'interactions, nous avons effectué des expériences de proies sentinelles surveillées dans des bananeraies au Costa-Rica. Sur les séquences d'images capturées, de nombreux animaux, principalement des fourmis, apparaissent et viennent capturer les œufs, larves et adultes de charançons déposés en appâts. L'analyse automatique de ce jeu de données pose donc des contraintes de traitement d'images, de par la petite taille des objets à détecter d'une part et la haute résolution des images d'entrée d'autre part.

Cet article décrit le pipeline d'analyse d'images développé pour effectuer la détection d'animaux malgré ces contraintes, en intégrant une découpe des images originales en amont pour pouvoir les fournir au modèle de détection d'objet YOLOv3 ré-entraîné pour notre jeu de données, puis un traitement des sorties du modèle en aval afin de supprimer les faux positifs générés par les étapes précédentes.

Les performances atteintes par notre modèle sont satisfaisante, avec 86,6% de précision et 88,9% de rappel au niveau de l'espèce voir au niveau de la caste pour les fourmis. La connaissance de la position des différents individus par l'intermédiaire des boîtes englobantes générées par la détection d'objet permet l'analyse des interactions physiques entre les animaux observés. Il est alors possible de recréer un réseau écologique, intégrant des relations trophiques (captures des larves, des œufs ou tentative de capture des adultes) mais également non-trophiques comme la coopération entre fourmis d'une même espèce ou la compétition entre fourmis de différentes espèces.

CORIGAN : Assessing multiple species and interactions within images

Paul Tresson^{1,2,3}, Philippe Tixier^{1,2}, William Puech³, Leïla Bagny Beilhe^{4,5}, Sacha Roudine^{4,5}, Christine Pagès^{4,5}, Dominique Carval^{1,2}

1. CIRAD, UR GECO, Montpellier, France
2. GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France
3. LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France
4. CIRAD, UR Bioagresseurs, Montpellier, France
5. Bioagresseurs, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Abstract

1. Images are resourceful data for ecologists and can provide a more complete information than other methods to study biodiversity and the interactions between species. Automated image analysis however often relies on extensive datasets, not implementable by small research teams. We are here proposing an object detection method that allows the analysis of high-resolution images containing many animals interacting in a small dataset.

2. We developed an image analysis pipeline named ‘CORIGAN’ to extract the characteristics of animal communities. CORIGAN is based on the YOLOv3 model as the core of object detection. To illustrate potential applications, we use images collected during a sentinel prey experiment.

3. Our pipeline can be used to detect, count and study the physical interactions between various animals. On our example dataset, the model reaches 86.6% precision and 88.9% recall at the species level or even at the caste level for ants. The training set required fewer than 10 hr of labelling. Based on the pipeline output, it was possible to build the trophic and non-trophic interactions network describing the studied community.

4. CORIGAN relies on generic properties of the detected animals and can be used for a wide range of studies and supports. Here, we study invertebrates on high-resolution images, but the same processing can be transferred for the study of larger animals on satellite or aircraft images.

Keywords : animal detection, Convolutional Neural Network, image processing, interaction study, on-field image, sentinel prey study, trophic networks.

1.1 Introduction

Understanding the functioning of ecosystems depends on accurate information on biodiversity, species behaviour, trophic and non-trophic interactions and other ecosystem properties. Such information can be very useful for biodiversity conservation, invasive species monitoring and biological pest control

However, classical methods used to sample biodiversity or to identify the behaviours of species are often either time consuming, information-poor, or expensive. Depending on the studied species and objectives of the studies, these methods include direct observation, the use of trap cameras, Barber traps, sentinel prey, or satellite images for instance. Among these methods, camera observations have several advantages and present few biases. For the study of arthropods with sentinel preys, GRIESHOP *et al.*, 2012 demonstrate the usefulness of the collected data and mentioned as only limits of this techniques the small sampling window of a camera and the time

investment needed for image analysis. In fact, ecologists and biologists are therefore increasingly using automated methods to analyse images (PIMM *et al.*, 2015).

To date, one of the most developed applications of computer vision in ecology is the identification of species (WÄLDCHEN et MÄDER, 2018; WEINSTEIN, 2017). In comparison with species identification, the counting of objects and the describing of animal behaviours and interactions are less developed applications of computer vision in ecology (WEINSTEIN, 2017). Furthermore, the existing methods to identify, count, or describe animals are often designed for specific uses and rely on extensive datasets and citizen science initiatives (NOROUZZADEH *et al.*, 2018; WILLI *et al.*, 2018).

In the current manuscript, we describe the CORIGAN pipeline that uses object detection to identify and locate numerous small objects in high-resolution images and uses these detections to compute information about species interactions. We illustrate how CORIGAN can be applied on a small custom dataset of images of invertebrate communities from a sentinel prey experiment in a tropical agrosystem.

1.2 Materials and methods

1.2.1 Overview

Image and detection processing

We use the YOLOv3 Convolutional Neural Network (CNN) (REDMON et FARHADI, 2018) as core of our image-processing pipeline. This model outputs the bounding box coordinates of the objects it recognizes on an input image. As this model is best fit for small images featuring large objects, we have developed an image-processing pipeline inspired from satellite images analysis methods (VAN ETTEN, 2018b) to be able to work with high-resolution images featuring numerous small objects. The image-processing is summarized in Fig. 2.1 and details on image labelling, processing and CNN training are presented in Supplementary Material 1. Images are first sliced into $n_{slice} \times n_{slice}$ pixel slices with a given overlap to reduce the risk of an object being cut in non-identifiable parts.

For model training, ground truth labels of the train dataset are recomputed within each slice referential with P_{object} and P_{slice} parameters to handle how small and large labels will be recomputed. The CNN is then trained on this new dataset. Here, we have performed data augmentation as (REDMON et FARHADI, 2018) and payed particular attention to overfitting, given the size of our example dataset.

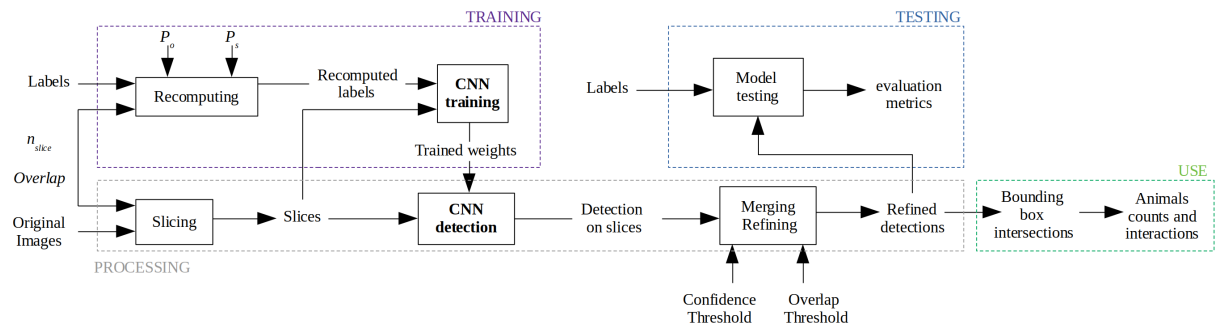


FIGURE 2.1 – Overview of the proposed method.

For model testing, detection is performed on slices using trained model weights and a separate test dataset. These detections are then merged back together within the referential of the original image. The overlap of the slicing may generate duplicates and a refining of the detections with *Overlap Threshold* (OT) and *Confidence Threshold* (CT) parameters is performed

to suppress duplicates. Refined detections are then compared with ground truth to assess the performances of the model. Detected and ground truth bounding boxes are compared using *Intersection over Union (IoU)*, which is the ratio between the area of intersection and the area of union of two bounding boxes. An IoU of 1 indicates that the detected box and ground truth box overlap perfectly. Detections are accepted as *True Positive (TP)* if $IoU > 0.5$ and if the detected class is correct. Otherwise, the detection is considered as *False Positives (FP)*. As well, duplicates are considered as FP. If a ground truth object is missed, it is considered as *False Negative (FN)*. Overall performances are assessed with precision, recall and F1-score.

$$precision = \frac{TP}{TP + FP}, \quad (2.1)$$

$$recall = \frac{TP}{TP + FN}, \quad (2.2)$$

$$F1 = 2 \times \frac{precision \times recall}{precision + recall}. \quad (2.3)$$

For each class, the *Average Precision (AP)* is computed as the area under the precision-recall curve. AP is used to compare performances between classes. Once the model shows acceptable performances and the best processing parameters determined, the pipeline can be used to study interactions between animals.

Interactions

Since we observe animals on a 2D surface, we can thus use the intersection of bounding boxes to detect physical interactions between two individuals. There may be intersections of bounding boxes without real physical contact but the intersection of bounding boxes ensures that animals are within very close range to each other. We chose to consider this as a physical interaction, as this means that at least one of the participants of the interaction is willing to engage physical contact with the other.

To provide further nuances, interactions may be characterized depending on the known or observed behaviour of a species towards another. In our example, interactions between predators and prey are labelled as predation if the prey is alive and scavenging if the prey is already dead at the beginning of the experiment. Interactions between two predators of different species are labelled as competition, whereas interactions between two predators of the same social species are labelled as cooperation. Finally, animals whose behaviour towards others were not clearly identified are labelled as undefined. Moreover, the number of individuals of a predator species interacting with a prey on an image is counted, providing information about the predator unit investment needed for the capture of a prey during a predation event. All results are exported in csv dataframes. R scripts are provided for analysis and production of graphics.

1.2.2 Example dataset

To illustrate how CORIGAN can assess multiple species and interactions within images, we have conducted sentinel prey experiments, using eggs and dead or alive adults of *Cosmopolites sordidus* and larvae of *Metamasius* sp. as prey under the camera.

Detailed protocol is presented in Supplementary Material 2. These experiments have produced 1240 images of 3000×4000 pixels and we have used 95 images as training dataset, 95 different images as test dataset and 1191 to study invertebrate interactions. Training and test dataset feature 4087 invertebrates belonging to 24 classes : these include 21 species and morphospecies ; three ant species are further labelled to caste level (minor or major workers). For the sake of clarity, results are here presented with these classes summarized into seven super-classes (ant, cockroach, weevil, spider, larva, egg, slug) but see Table 1 in Supplementary Material 3

for complete results on all classes. An output example for a test image of this dataset is shown Fig. 2.2.

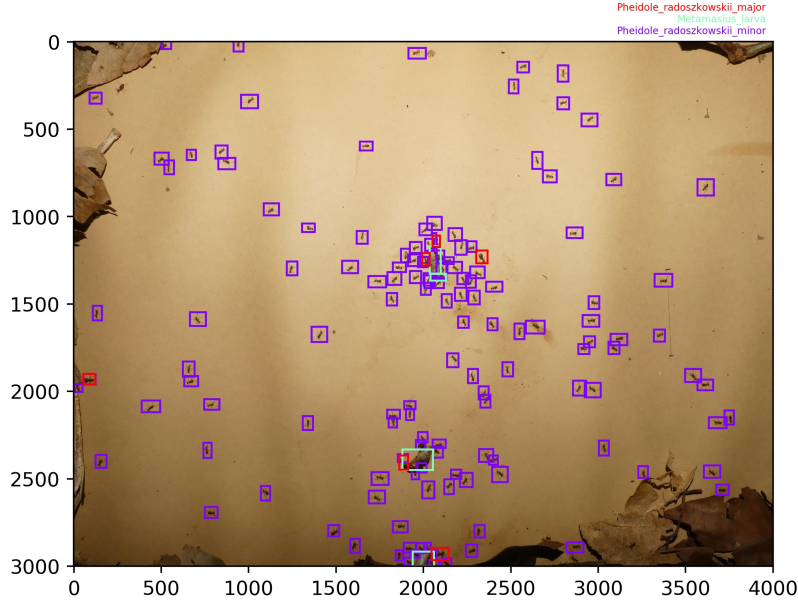


FIGURE 2.2 – Output of the pipeline for an image of the test dataset. Values on x and y axes are pixel coordinates

1.3 Results

1.3.1 Network performance

Given our dataset, we choose $n_{slice} = 416$ pixels and an overlap of 0.2. Each original image then generates 108 slices. Labels are kept for $P_{object} = 0.4$ and $P_{image} = 0.5$. We choosed an OT of 0.4 and a CT of 0.2. Details on the choice of values of these parameters are provided in Supplementary Material 1. Given our hardware (detailed in Supplementary Material 1), training on 95 images (corresponding to 10 260 slices) required about 24 h. Tests on 93 original images (meaning 10 044 slices) required < 5 min. The presented state of the network shows maximal test performance and a test loss to training loss ratio of 1.01. The model had a precision of 86.6%, a recall of 88.9%, and an F1-score of 87.8% on detailed classes. If classes are summarized into super-classes, precision, recall, and F1 increased to 89.6%, 91.2%, and 90.4% respectively. AP for the different super-classes are shown on Table 2.1.

1.3.2 Interaction analysis

All interactions between animals are displayed on Fig. 2.3. Such a matrix can be used to show the importance of intra-specific interactions. For instance, our example shows numerous intraspecific interactions for the ants *Pheidole radoszkowskii* and *Solenopsis geminata*. Interspecific interactions can be shown as an interaction network and qualified given the participants of the interaction (Fig. 2.4). The number of predators interacting with a prey on an image are shown on Table 2. For example, smaller ants (e.g. *P. radoszkowskii*, *S. geminata*) need to invest more individuals for the capture of one prey than larger ants (e.g. *Odontomachus bauri*).

TABLE 2.1 – Average precision (AP) per super classes. This underlines a limitation of the use of deep learning with small datasets, as class imbalance can lead to poor performances on rare classes. See Table 1 in Supplementary Material S3 for detailed results on all classes.

Super-classes	Classes	Training examples	Test examples	AP ($\pm SD$)
Ant	10	1467	1395	0.84 ± 0.29
Cockroach	3	35	31	0.18 ± 0.15
Egg	1	89	85	0.85 ± 0.00
Larva	1	296	294	0.94 ± 0.00
Slug	2	16	14	0.63 ± 0.55
Spider	6	18	14	0.64 ± 0.50
Weevil	1	173	167	0.90 ± 0.00

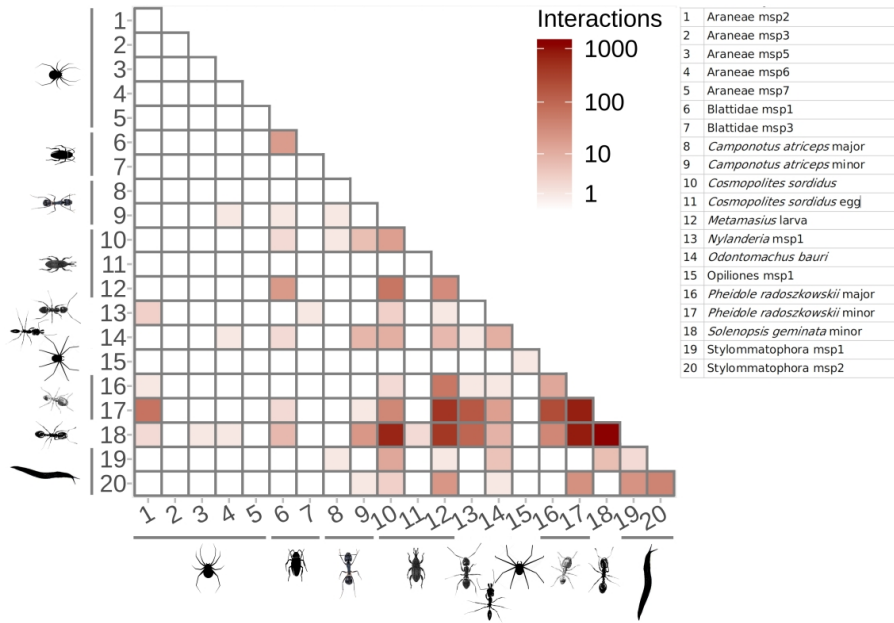


FIGURE 2.3 – Interaction matrix showing interactions on our example dataset

1.4 Discussion

1.4.1 Time investment to apply the method

For our example, labelling (train and test datasets) took 12h of human work. This time can as well be reduced with the use of active learning methods (QIU *et al.*, 2016). Using our method, with accurate knowledge of the imaged species, a dataset achieving 90% precision requires less than a day of work and is applicable by small research teams working on custom datasets.

1.4.2 Interaction and predation definition

In the current research, we assessed interactions between two individuals as the overlapping of bounding boxes. A source of error while studying interactions is the confusion between species of similar size and general morphology. The high number of interactions between *P. radoszkowskii* and *S. geminata*, for example, was an artefact mostly due to confusion between the two classes. In images displaying an *S. geminata* attack on *Metamasius larvae*, 1050 of 9436 *S. geminata* were also incorrectly detected as *P. radoszkowskii*, resulting in the generation of false positives.

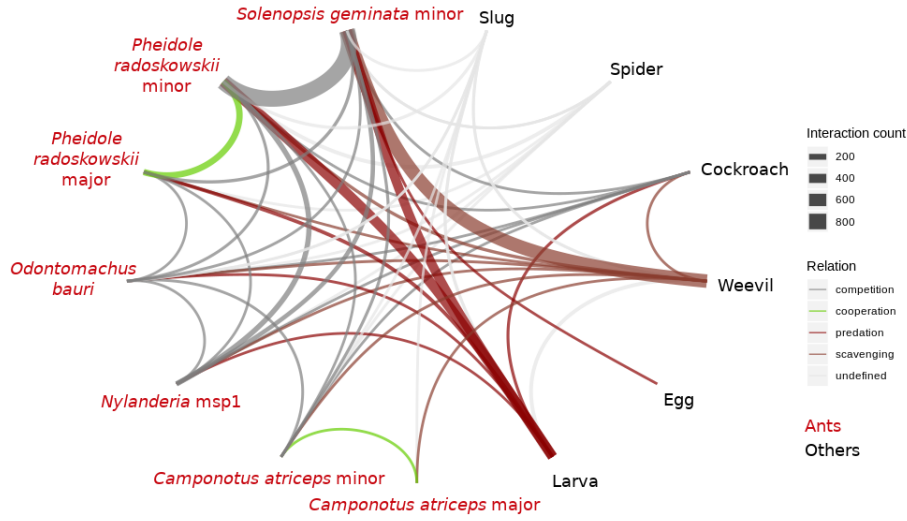


FIGURE 2.4 – Trophic and non-trophic interaction network between species of the observed community

TABLE 2.2 – Mean ($\pm SD$) numbers of predators surrounding an individual sentinel prey as detected by automated image analysis. The values in parentheses (n) are the number of predation events recorded between the two species. msp = morphospecies, and Na indicates that the predator was never detected interacting with the prey.

Predator	<i>Metamasius</i> larva (n)	<i>C. sordidus</i> carcass (n)	<i>C. sordidus</i> egg (n)
Blattidae msp1	$1.05 \pm 0.22(19)$	$1.00 \pm 0.00(2)$	Na
<i>C. atriceps</i> minor	Na	$1.00 \pm 0.00(6)$	Na
<i>C. atriceps</i> major	Na	$1.00 \pm 0.00(1)$	Na
Nylanderia msp1	$1.00 \pm 0.00(1)$	$1.00 \pm 0.00(3)$	Na
<i>O. bauri</i>	$1.16 \pm 0.37(6)$	$1.00 \pm 0.00(10)$	Na
<i>P. radoszkowskii</i> minor	$3.03 \pm 2.25(153)$	$1.03 \pm 0.16(35)$	Na
<i>P. radoszkowskii</i> major	$1.37 \pm 0.61(45)$	$1.00 \pm 0.00(2)$	Na
<i>S. geminata</i> minor	$3.47 \pm 2.05(120)$	$1.94 \pm 0.46(347)$	$1.00 \pm 0.00(2)$

These confusions mostly occur in complex, crowded scenes, which are difficult to assess even for a human observer (see Fig. 2.5).

1.4.3 Robustness of the method

One problem facing deep-learning methods, especially with small datasets, is overfitting. Here, despite the limited amount of training data, our model was not overfitted, as indicated by the test loss to training loss ratio and the test performances. Our model is robust partly as a consequence of the slicing of the original image. With the slicing of original images, the model does not learn directly from the original images but from the slices after pre-processing (with our example parameters, this means a 108 times larger dataset). Furthermore, a vast majority of the slices show background that provides various details and shapes at a precise level (branches, soil particles, etc.) that could have been confounded with invertebrates. These details are learned by the model and reduce possible confusion. This effect could be associated with hard negative mining, which has been a successful strategy to improve neural network performance (*e.g.* OGIER DU TERRAIL et JURIE, 2017; SUN *et al.*, 2018). Data augmentation is also important for ensuring robustness (GOODFELLOW *et al.*, 2016), particularly with small datasets. Performances and robustness of the model depends on the dataset but the use of

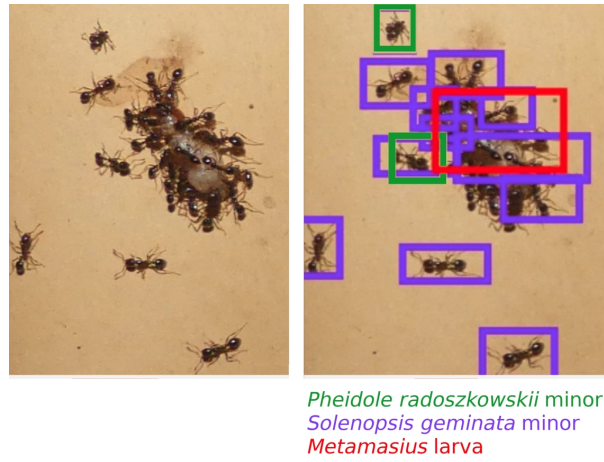


FIGURE 2.5 – Example of complex situation leading to misclassifications, FP and FN. Some minor worker of *Solenopsis geminata* were confused with minor worker of *Pheidole radoszkowskii*, another species of the Myrmicinae subfamily and of similar size

high-resolution images and slicing ensures a relative robustness even for small datasets.

1.4.4 Further improvements

To reduce the risk of false positives and false negatives (especially when dealing with unknown species), hierarchical classification approaches could be developed. These methods are a known technique to improve model generalisation and have been shown relevant for handling biological data (COLONNA *et al.*, 2018 ; REDMON et FARHADI, 2016). In our example dataset, images were taken with short time steps and are not independent, leading to a possible bias in the frequency of interactions. This bias could be overcome by the tracking of individuals over multiple images (*e.g.* ROMERO-FERRERO *et al.*, 2019).

Acknowledgements

This work was supported by the French National Research Agency under the Investments for the Future Program, referred as ANR-16-CONV-0004. The Ph.D. thesis of P. Tresson was funded by CIRAD and #DigitAg grants.

Author contributions

Pa.T., D.C., Ph.T., and W.P. conceived of research idea. Pa.T. implemented and evaluated the methods and led the writing of the manuscript. D.C. and S.R. conducted the field study. D.C., C.P., and Pa.T. contributed to the labeling task. L.B.B. initiated the project. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

2 Amélioration de l'analyse d'images par utilisation de classification hiérarchique

Cette section est constituée de l'article « Hierarchical classification of very small objects : application to the detection of arthropod species » publié dans *IEEE Access*. Elle est donc en anglais, de même que l'article original.

Paul TRESSON *et al.* (2021a). « Hierarchical classification of very small objects : application to the detection of arthropod species ». In : *IEEE Access*, p. 1-1. DOI : 10.1109/ACCESS.2021.3075293

L'utilisation de détection d'objets en écologie montre un potentiel intéressant. Néanmoins, les jeux de données biologiques peuvent montrer différentes contraintes pour l'analyse d'images par réseaux de neurones. Les classes sont souvent déséquilibrées, semblables et les exemples d'entraînements trop peu nombreux pour garantir la robustesse des prédictions. Nous proposons dans cet article une méthode robuste reposant sur la classification hiérarchique pour effectuer la détection de très petits objets.

Nous illustrons nos résultats sur un jeu de données généré en photographiant 22 classes d'arthropodes collectés à la Réunion en conditions contrôlées. Ce jeu de données présente plusieurs contraintes fréquentes lors de l'utilisation de l'apprentissage profond sur des données biologiques avec un fort déséquilibre entre les classes, certaines classes apprises sur seulement quelques exemples d'apprentissage, ainsi qu'une grande similarité visuelle entre certaines classes.

Nous proposons d'effectuer d'abord une détection au niveau de la super-classe, avant d'effectuer une classification détaillée au niveau de la classe. Nous comparons les résultats obtenus avec la méthode proposée à un détecteur global, entraîné sans classification hiérarchique. Notre méthode réussit à obtenir un mAP (*mean Average Precision*) de 75 %, alors que le détecteur global n'atteint qu'un mAP de 48 %. De plus, notre méthode montre une précision élevée même sur les classes ayant le moins d'exemples d'entraînement. Les confusions entre classes avec notre méthode sont moins nombreuses et ont un impact moindre. Nous sommes capables de réaliser une classification d'objets plus robuste avec l'utilisation de notre méthode proposée. Cette méthode peut également permettre un meilleur contrôle sur la sortie du modèle, ce qui peut être particulièrement précieux lors de la manipulation de données écologiques, biologiques ou médicales par exemple.

Hierarchical classification of very small objects : application to the detection of arthropod species

Paul Tresson^{1,2,3,4}, Dominique Carval^{1,2,3}, Philippe Tixier^{1,2}, William Puech⁴

1. CIRAD, UR GECO, Montpellier, France
2. GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France
3. CIRAD, UR GECO, Saint-Pierre, France
4. LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France

Abstract

Automated image analysis and deep learning tools such as object detection models are being used increasingly by biologists. However, biological datasets often have constraints that are challenging for the use of deep learning. Classes are often imbalanced, similar, or too few for robust learning. In this paper we present a robust method relying on hierarchical classification to perform very small object detection. We illustrate our results on a custom dataset featuring 22 classes of arthropods used to study biodiversity. This dataset shows several constraints that are frequent when using deep learning on biological data with a high class imbalance, some classes learned on only a few training examples and a high similarity between classes. We propose to first perform detection at a super-class level, before performing a detailed classification at a class level. We compare the obtained results with our proposed method to a global detector, trained without hierarchical classification. Our method succeeds in obtaining a mAP of 75 %, while the global detector only achieves a mAP of 48 %. Moreover, our method shows high precision even on classes with the less train examples. Confusions between classes with our method are fewer and are of a lesser impact. We are able achieve a more robust object classification with the use of our proposed method. This method can also enable better control on the model's output which can be particularly valuable when handling ecological, biological or medical data for example.

Keywords : Very small object detection, deep learning, robustness, biodiversity, taxonomy.

2.1 Introduction

Recently, there has been a wide adoption of deep learning techniques in various fields of study. For example, deep learning has recently been taken up by the medical and biological sector, biological and used in ecological research CHING *et al.*, 2018 ; KAMILARIS et PRENAFETA-BOLDÚ, 2018 ; WEINSTEIN, 2017. For several cases however, deep learning methods still have a lot of limitations and constraints that hinder their proper usage. Datasets may be limited, classes imbalanced or similar and the labelling task too heavy to build a robust model.

While such constraints maybe overcome with transfer learning or data augmentation for image classification, these methods might not be sufficient when dealing with object detection. As detectors tend to have a larger number of parameters than classifiers, they also require more training data to achieve satisfactory performances. This makes reliable object detection and classification a major challenge when working with a custom dataset WU *et al.*, 2020b. Numerous cases work with imbalanced datasets *e.g.* in medical research, the number of sane examples can outnumber the diseased ones, in particular for very rare diseases. An unsufficiently robust deep learning model could generate false positives, if this is not taken into account LEEVY *et al.*, 2018.

The availability of a large enough dataset to ensure the robustness of the predictions remains a barrier to the use of deep learning with niche tasks. The training of a detector, with only a few training examples is known as "low-shot object detection" or "few-example object detection". Several methods have recently been developed. Multi-modal labelling, *i.e.* referring to objects with several classes is commonly used. Dong *et al.* propose a method relying on multi-modal labellisation and different learning paces depending on class difficulty DONG *et al.*, 2019. Low-Shot Transfer Detector on the other hand relies on transfer learning CHEN *et al.*, 2018. Another method is to rely on distant metric learning SCHWARTZ *et al.*, 2018. Adding to the constraint of few examples, in many practical cases, objects featured in a dataset may be similar, requiring fine classification tasks, which may be challenging for a deep learning model, particularly when trained on imbalanced data. Furthermore, many cases in biology or medicine need control over the predictions of a model to avoid false negatives or false positives CHING *et al.*, 2018. In such situations, the control and robustness of a prediction model over precise classes are more important than efficiency or inference time on general datasets.

In this paper, we propose a method to detect and hierarchically classify very small objects on large input images. We illustrate the usefulness of our method working on a custom dataset showing typical constraints that could be encountered when working on a fine detection task : limited training examples, class imbalance and fine classification.

The main contributions and key-points of our proposed paper can be summarized as follows :

- We propose a robust method of hierarchical classification when performing very small object detection.
- A pre-processing step is applied to perform a super-class detection of very small objects within large images.
- The detection and classification steps are independent, allowing us to work with sparse datasets.

In our context, the aim of this work is to robustly detect several species to latter study the interactions between them. Knowing these interactions is crucial for several purposes, such as resilient pest control. Our application highlights several constraints of the application of deep learning in real world situations with custom dataset.

The rest of this paper is organized as follows. First of all, Section 2.2 reports current state-of-the-art methods on hierarchical classification when detecting objects. Section 2.3 describes with details the proposed method. Experimental results are provided in Section 2.4. Finally, the conclusion is drawn and future work is proposed in Section 2.5.

2.2 Related work

In this section we describe several related work concerning low-shot object detection, then hierarchical classification, small object detection and finally, applications in ecology.

2.2.1 Low-shot object detection

Low-shot object detection, *i.e.* the training of a detector with only a few examples per class is a recent but active research field. In this area, several methods have been developed CHEN *et al.*, 2018; DONG *et al.*, 2019; SCHWARTZ *et al.*, 2018. A commonly used method is to refer to objects with several classes (multi-modal labelling) which is the approach we selected. Otherwise, Dong *et al.* propose a method communicating between model training and sample selection DONG *et al.*, 2019. Then, using this method the most challenging yet reliable training samples are selected. This approach can be combined with multi-modal learning and varying learning paces, given the difficulty of the classes.

Chen *et al.* rely on transfer learning with a Low-Shot Transfer Detector CHEN *et al.*, 2018. While transfer learning might be prone to overfitting with only a few training examples, they address this challenge. The authors propose to combine SSD LIU *et al.*, 2016 and Faster RCNN REN *et al.*, 2015 architecture, separating bounding box regression and object classification.

Another method is to rely on distant metric learning SCHWARTZ *et al.*, 2018. The extraction of low dimensional representations enables the learning of more generic features such as class only features. The losses are designed in an embedding space so that different categories are not only distinct, but that similar categories are close as well.

2.2.2 Hierarchical classification

Hierarchical classification has been used in deep learning for the handling of large datasets with numerous classes DENG *et al.*, 2009 ; KATOLE *et al.*, 2014 ; REDMON et FARHADI, 2016. For classification tasks, Katole *et al.* achieved 3.2 % error rate on the ImageNet 10K dataset DENG *et al.*, 2009 that features over 10,000 classes using hierarchical classification KATOLE *et al.*, 2014. Hierarchical classification was also used for detection tasks on ImageNet. For instance, Redmon *et al.* achieved a mAP of 76.8 % on over 9000 classes REDMON et FARHADI, 2016.

2.2.3 Small object detection

Small objects are defined by the MS COCO (Microsoft Common Objects in Context) dataset as objects occupying areas under 32×32 pixels LIN *et al.*, 2014. This is a challenging problem in computer vision and several methods can be used to address it TONG *et al.*, 2020. One solution is to slice the large input image and perform detection on slices separately before merging all results. This method can be used for satellite imagery analysis VAN ETTEN, 2018a or insect detection for example TRESSON *et al.*, 2019a.

2.2.4 Applications in ecology

Hierarchical classification is useful for small datasets requiring precise classification, typically for a use in biology WU *et al.*, 2019, medicine XUAN et YOU, 2020 or ecology COLONNA *et al.*, 2018 ; MIAO *et al.*, 2019. Indeed, hierarchical classification enables to better control the error rates of the classifier VILLON *et al.*, 2020. For species identification, particularly, this approach has been used following the taxonomy of different species. While hierarchical classification has already been developed for species classification, it has to our knowledge not been carried out for fine detection tasks.

2.3 Proposed method

In this section, we develop our proposed method for hierarchical classification of very small objects. An overview of our method is presented in Fig. 2.6. Objects detected on the input images belong to N super-classes C_i , with $1 \leq i \leq N$. Each super-class C_i contains k_i classes c_{ij} , with $1 \leq j \leq k_i$.

During the training step, a detector is trained with objects that have been labeled at the super-class level. The areas of these objects are then cropped from the original images and for each super-class C_i , a classifier is specifically trained to identify the objects within the super-class into c_{ij} classes.

During the testing step, objects are first detected at super-class level. Detected objects are then cropped and classified with the corresponding classifier.

The super-class detection part of the process is detailed in Section 2.3.1, the hierarchical classification in Section 2.3.2 and the evaluation metrics used to assess the performances our method are described in Section 2.3.3.

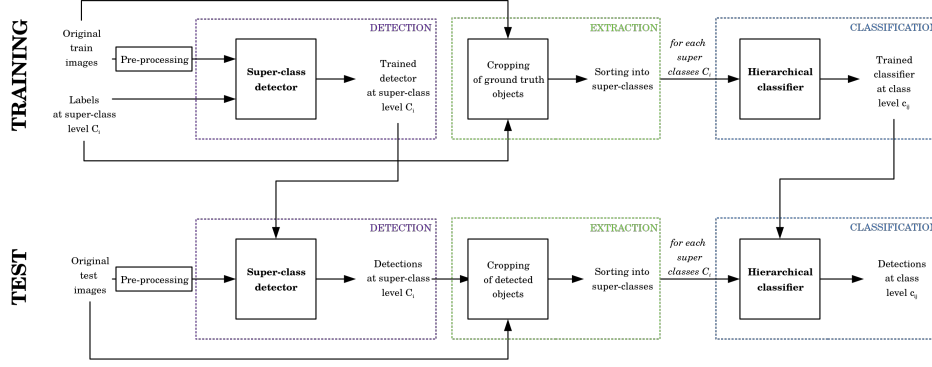


FIGURE 2.6 – Overview of our proposed hierarchical classification method.

2.3.1 Object detection

With large input images, detection might require a pre-processing phase. For this step we propose to apply an approach based on the method proposed by Tresson *et al.* TRESSON *et al.*, 2019a. The pre-processing step is summarized in Algorithm Original images are split into small slices for the input of a deep learning model. Slicing is performed with an overlap O in order to reduce the risk of an object being cut between two neighboring slices. Coordinates of the objects are recomputed within the referential of the slices and empty slices showing background only are discarded. The detector is then trained on the sliced dataset. Likewise, during testing, original images are sliced with the same parameters as during the training. Detections of slices belonging to the same original image are then merged together and refined to suppress potential false positives due to overlap. This pre-processing phase allows the detection of very small objects within very large input images. Detection is performed with objects identified at a super-class level.

2.3.2 Object hierarchical classification

For each super-class, a classifier is trained independently on cropped ground truth objects. The model is then able to classify objects into the k_i classes c_{ij} within this super-class as illustrated in Fig. 2.6. During the test step, the detected objects are cropped according to their coordinates obtained in the coordinate system of the entire original image. Cropped objects are then identified with the classifier model corresponding to their detected super-class.

2.3.3 Evaluation metrics

To assess detection performances, the model predictions on the test dataset are compared with ground truth labels. The *IoU* (Intersection over Union) is used to compare bounding boxes. Detections are accepted as True Positive (TP) if $IoU > 0.5$ and if the detected class is correct. Otherwise, the detection is counted as FP. As well, duplicates are counted as False Positive (FP). If a ground truth object is missed, it is counted as FN. Performances are assessed with precision, recall and F1-score :

$$precision = \frac{TP}{TP + FP}, \quad (2.4)$$

$$recall = \frac{TP}{TP + FN}, \quad (2.5)$$

TABLE 2.3 – Classes and corresponding Super-classes.

Super-classes	Train/Test examples	Classes	Train/Test examples
C_1 Arachnida	1048/252	$c_{1,1}$ <i>Isometrus maculatus</i>	109/23
		$c_{1,2}$ <i>Lycosidae</i> msp. 1	464/117
		$c_{1,3}$ <i>Lycosidae</i> msp. 2	237/52
		$c_{1,4}$ <i>Salitcidae</i> msp. 1	145/39
		$c_{1,5}$ <i>Salitcidae</i> msp. 2	93/21
C_2 Coccinellidae	722/147	$c_{2,1}$ <i>Cheilomenes sulphurea</i>	127/25
		$c_{2,2}$ <i>Exochomus laeviusculus</i>	386/74
		$c_{2,3}$ <i>Psyllobora variegata</i>	209/48
C_3 Coccoidea	8779/2929	$c_{3,1}$ <i>Ceroplastes sinensis</i>	132/24
		$c_{3,2}$ <i>Dysmicoccus brevipes</i>	394/147
		$c_{3,3}$ <i>Icerya seychellarum</i>	8253/2758
C_4 Formicidae	13400/3219	$c_{4,1}$ <i>Brachymyrmex aphidicola</i>	189/37
		$c_{4,2}$ <i>Cyphomyrmex rimosus</i>	1114/290
		$c_{4,3}$ <i>Paratrechina longicornis</i>	560/129
		$c_{4,4}$ <i>Pheidole megacephala</i> major	3076/878
		$c_{4,5}$ <i>Pheidole megacephala</i> minor	1814/461
		$c_{4,6}$ <i>Solenopsis geminata</i> minor	2982/620
		$c_{4,7}$ <i>Tapinoma melanocephalum</i>	1176/286
		$c_{4,8}$ <i>Technomyrmex albipes</i>	2197/428
		$c_{4,9}$ <i>Tetramorium bicarinatum</i>	292/90
C_5 Myriapoda	3018/862	$c_{5,1}$ <i>Pachybolidae</i> msp.	2545/774
		$c_{5,2}$ <i>Paradoxosomatidae</i> msp.	473/88

$$F1 = 2 \times \frac{\text{precision} \times \text{recall}}{\text{precision} + \text{recall}}. \quad (2.6)$$

For each class, the Average Precision (AP) is computed as the area under the precision-recall curve. AP is used to compare performances between classes.

The mAP is favored as this indicator reacts strongly to performance loss on a class, regardless of the number of objects within the class. This is a good indicator of the performances of rare classes. However, the F1-score however still provides information on the overall detection performances of a model.

We compare the performances obtained with our proposed method with the performances obtained with a global detector trained directly across all n classes without hierarchical classification.

2.4 Experimental results and discussion

In this section, the different results obtained with our hierarchical classification method for very small objects are discussed. First we describe the dataset we built in Section 2.4.1 and the deep learning models and parameters used in Section 2.4.2. In Section 2.4.3 our method is applied to a large image from the test dataset and presented in detail. Section 2.4.4 gives overall performance analysis of our method and compares the results with a global classification.

2.4.1 Dataset

For our experiments we have developed a custom dataset featuring various insects on large input images ($3,000 \times 4,000$ *pixels*). This dataset shows typical constraints when performing object detection in biology.

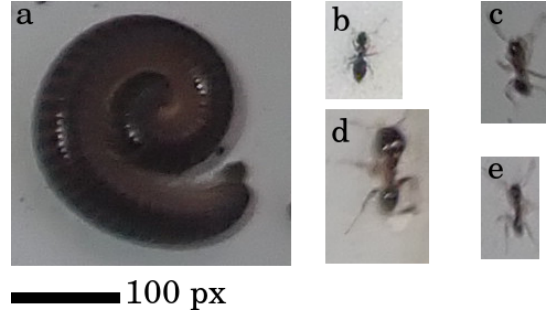


FIGURE 2.7 – Examples of objects found in our custom dataset : a) *Pachybolidae* msp. ($c_{5,1}$), b) *Technomyrmex albipes* ($c_{4,8}$), c) *Solenopsis geminata* ($c_{4,6}$), d) *Pheidole megacephala* major ($c_{4,4}$), e) *Pheidole megacephala* minor ($c_{4,5}$).

Indeed, as illustrated in Fig. 2.7, some arthropods featured in this dataset are easily distinguishable, while other classes are visually very close one to another. For instance, *Pachybolidae* msp. ($c_{5,1}$) (Fig. 2.7.a) is easily distinguishable. On the other hand, ant species such as *Technomyrmex albipes* ($c_{4,8}$) (Fig. 2.7.b), *Solenopsis geminata* minor ($c_{4,6}$) (Fig. 2.7.c), *Pheidole megacephala* major ($c_{4,4}$) (Fig. 2.7.d) or *Pheidole megacephala* minor ($c_{4,5}$) (Fig. 2.7.e) are very similar. While pictures were taken in controlled conditions, dirt and branches were added to the background to add noise and additional complexity for the deep learning models.

A total of 4,102 images are used as a training dataset and 955 as a test dataset. After pre-processing, the actual training dataset for the detector is 27,160 slices and the test dataset is comprised of 7,000 slices.

The dataset features 26,967 objects belonging to the 5 super-classes (C_1 to C_5) and 22 classes in total (see Table 2.3). Classes are imbalanced as some species are more frequent than others, between and within super-classes. For instance, there are 16 times more *Pheidole megacephala* major ($c_{4,5}$) training examples as *Brachymyrmex australis* ($c_{4,1}$) and 62 times more *Icerya sechellarum* ($c_{3,3}$) as *Ceroplastes sinensis* ($c_{3,1}$). The most frequent class is *Icerya sechellarum* ($c_{3,3}$) which shows 8,253 training examples, whereas Salticidae msp. 2 ($c_{1,5}$) features only 93 training examples.

The objects featured on the dataset are very small with an average width of 102.54 *pixels* and an average height of 81.9 *pixels*, derived from images of $3,000 \times 4,000$ *pixels*, hence the utility of the pre-processing step.

2.4.2 Parameter description

Several networks were trained to obtain our experimental results. For our method, a detector over the five super-classes presented in Table 2.3 (Arachnida, Coccinellidae, Coccoidea, Formicidae and Myriapoda) and specific classifiers for each super-class. A global detector over the 22 classes was trained as a comparison. All networks states were chosen to maximise mAP on test dataset. We use YOLOv3 REDMON et FARHADI, 2018 as a super-class detector. SqueezeNet IANDOLA *et al.*, 2016 was chosen as a classifier after a benchmark for this task. YOLOv3 features 106 fully convolutional layers. The model was trained for 39 epochs for our super-class detector (66 epochs for the global detector as a comparison) with a batch size of 4 and a learning rate of 0.001, using Adam as an optimizer. SqueezeNet features 11 layers and was trained for each class. All training cycles lasted between 20 and 30 epochs with a batch size of 8 and a learning rate of 0.001, using SGD as an optimizer.

2.4.3 A full example

A full example of the processing for our proposed hierarchical classification method is detailed in Fig. 2.8. The image on Fig. 2.8.1 is a detail of 980×400 *pixels* from an image of our test dataset. When fed to the super-class detector, scale insects (C_3 Coccoidea) and ants (C_4 Formicidae) are detected. The objects are then cropped given their coordinates and these cropped images are fed in to their respective classifiers for hierarchical classification into the *I. seychellarum* ($c_{3,3}$), *P. longicornis* ($c_{4,3}$) and *T. bicarinatum* ($c_{4,9}$) classes.

2.4.4 Performance analysis

The overall performance of our method compared to a global detector trained on all classes is available in Table 2.4. First considering only the detection task, our method achieves an overall precision of 0.77, a recall of 0.89, meaning a F1-score of 0.83. However, global detection and classification achieves a precision of 0.46 and a recall of 0.92. This leads to an overall F1-score of 0.61 (see Table 2.4). So, when considering the detection task only, hierarchical classification leads to better results with a gain of 0.22 on the F1-score, thanks to the super-class detector having better generalised than a global detector.

Metric	Global classification	Hierarchical classification	Gain
Precision	0.46	0.77	0.31
Recall	0.92	0.89	-0.03
F1-score	0.61	0.83	0.22

TABLE 2.4 – Overall performances of our hierarchical classification method compared to a global classification

As shown in Table 2.5, global classification achieves a mAP of 0.48 with strong disparities among classes. Indeed, some classes such as *I. maculatus* ($c_{3,3}$), *C. sinensis* ($c_{3,1}$) and *P. megacephala* ($c_{4,4}$) show very good AP, whereas others, such as *B. australis* ($c_{4,1}$) or *T. albipes* ($c_{4,8}$) show very poor AP. With our proposed hierarchical classification, we achieve a far greater mAP of 0.75. Furthermore, disparities between classes are lower. These performance differences are particularly noticeable for classes with less training examples. Indeed, the average AP of the global classifier on classes with less than 500 training examples ($c_{2,1}$ *Cheilomenes sulphurea* or $c_{3,2}$ *Dysmicoccus brevipes* for instance) is of 0.44, whereas it is of 0.77, with our hierarchical classification.

Fig. 2.9 illustrates the confusion matrices obtained from our proposed approach, just after the super-class detection step, Fig. 2.9.a, and at the end of our hierarchical classification, Fig. 2.9.b. As illustrated in Fig. 2.9, although our proposed method shows less confusions between classes compared to a global classification, as illustrated in Fig. 2.9.c (197 confusions against 315 for the global detector), this alone does not explain the difference in precision between the two methods. Indeed, the vast majority of the false positives generated by the global detector are detections of non-existent objects in the background (7,981 out of the total 8,296 false positives) noted in red in the last row of the confusion matrices in Fig. 2.9. The better performances of our proposed method comes from a more robust detection than from a finer classification.

An example illustrating this difference is presented in Fig. 2.10. We can see in Fig. 2.10a that several false positives have been detected. On the contrary, with our approach, illustrated in Fig 2.10b, all the false positives have been removed, whilst keeping all true positives.

Furthermore, we observe on Figure 2.9 that most of the confusions by our hierarchical approach are within the same super-class (mostly ants from other ants). These confusions are

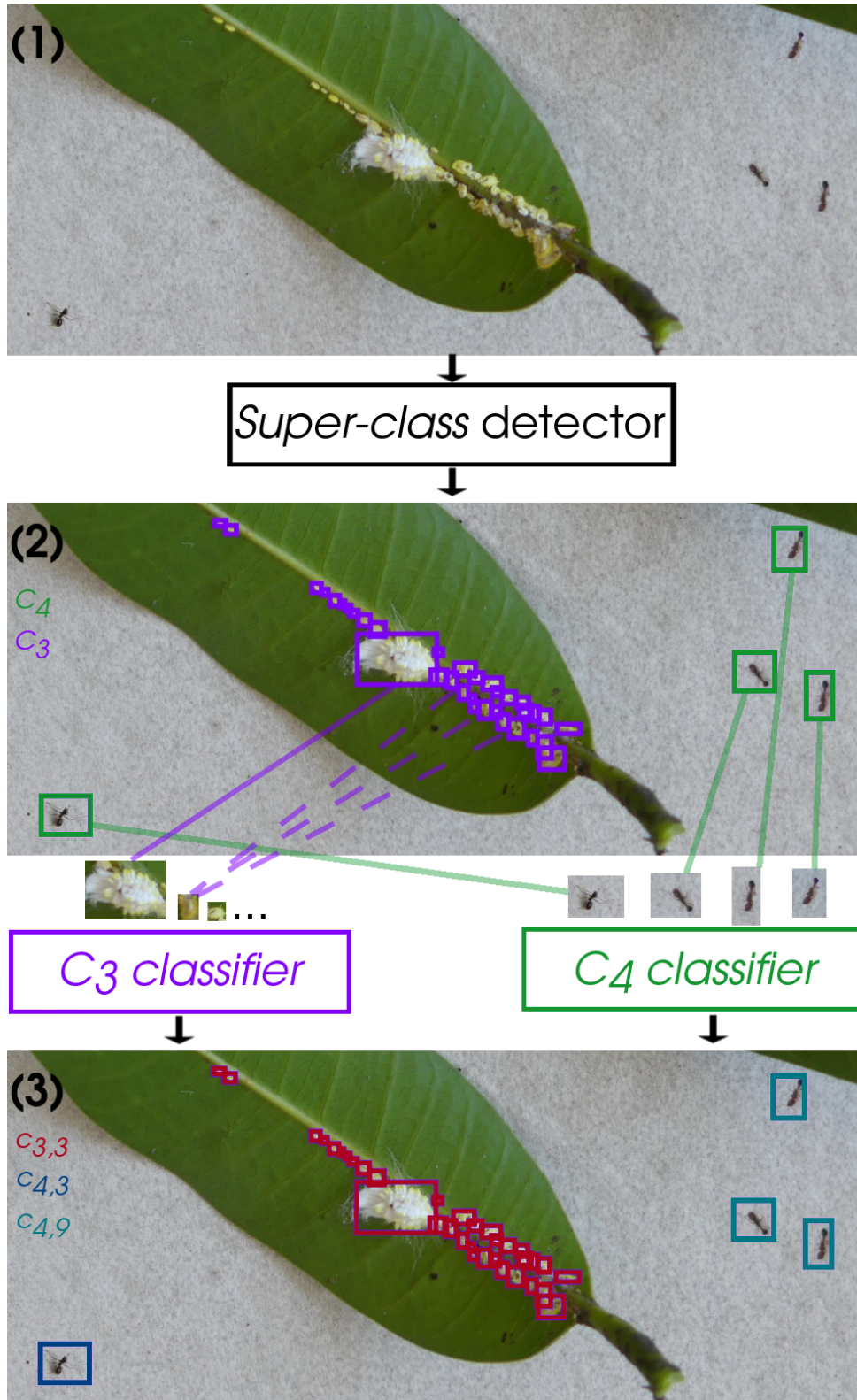


FIGURE 2.8 – A full example illustrating the two main steps of our hierarchical classification method : 1) A part of an original image of our dataset. 2) Super-class detection : Objects of super-classes C_3 and C_4 are detected. 3) Obtained hierarchical classification : Objects of classes $C_{3,3}$, $C_{4,3}$ and $C_{4,9}$ are classified.

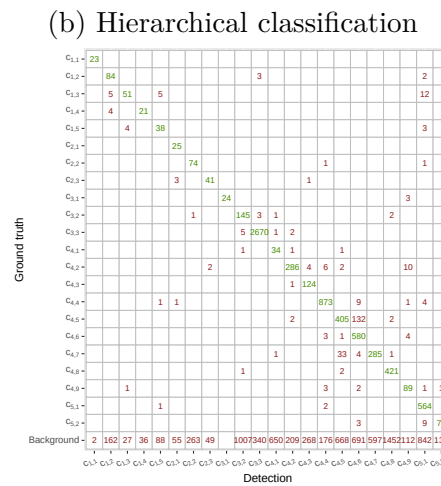
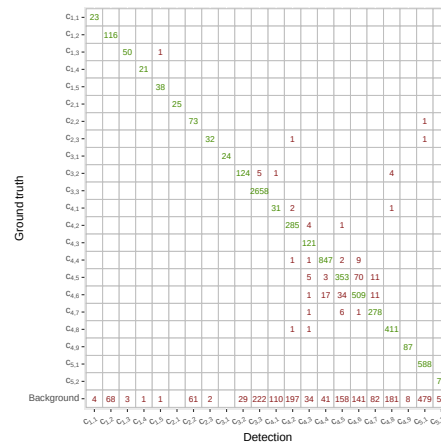
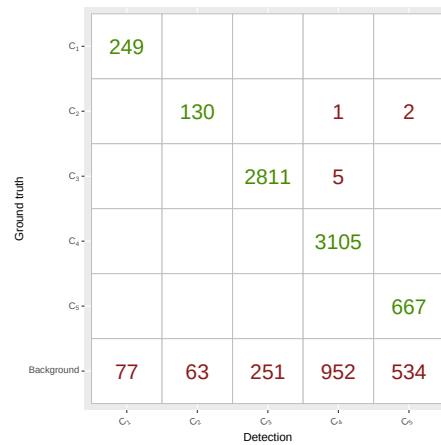


TABLE 2.5 – Detection and classification performances for the different Classes and Super-classes.

Super-classes	Super-class detection AP	Classes	Global classification AP	Hierarchical classification AP	Gain
C_1 Arachnida	0.66	$c_{1,1}$ <i>Isometrus maculatus</i>	0.98	0.93	-0.05
		$c_{1,2}$ Lycosidae msp. 1	0.24	0.72	0.48
		$c_{1,3}$ Lycosidae msp. 2	0.84	0.93	0.09
		$c_{1,4}$ Salitcidae msp. 1	0.44	0.96	0.52
		$c_{1,5}$ Salitcidae msp. 2	0.31	0.96	0.65
C_2 Coccinellidae	0.59	$c_{2,1}$ <i>Cheilomenes sulphurea</i>	0.32	1.00	0.68
		$c_{2,2}$ <i>Eochochomus laeviusculus</i>	0.22	0.54	0.32
		$c_{2,3}$ <i>Psyllobora variegata</i>	0.41	0.65	0.24
C_3 Coccoidea	0.84	$c_{3,1}$ <i>Ceroplastes sinensis</i>	1.00	1.00	0.00
		$c_{3,2}$ <i>Dysmicoccus brevipes</i>	0.18	0.73	0.55
		$c_{3,3}$ <i>Icerya seychellarum</i>	0.89	0.89	0.00
C_4 Formicidae	0.80	$c_{4,1}$ <i>Brachymyrmex aphidicola</i>	0.04	0.21	0.17
		$c_{4,2}$ <i>Cyphomyrmex rimosus</i>	0.77	0.70	-0.07
		$c_{4,3}$ <i>Paratrechina longicornis</i>	0.36	0.77	0.41
		$c_{4,4}$ <i>Pheidole megacephala</i> major	0.87	0.94	0.07
		$c_{4,5}$ <i>Pheidole megacephala</i> minor	0.38	0.63	0.25
		$c_{4,6}$ <i>Solenopsis geminata</i> minor	0.39	0.66	0.27
		$c_{4,7}$ <i>Tapinoma melanocephalum</i>	0.45	0.75	0.30
		$c_{4,8}$ <i>Technomyrmex albipes</i>	0.22	0.67	0.45
		$c_{4,9}$ <i>Tetramorium bicarinatum</i>	0.51	0.89	0.38
C_5 Myriapoda	0.45	$c_{5,1}$ <i>Pachybolidae</i> msp. 1	0.36	0.44	0.08
		$c_{5,2}$ <i>Paradoxosomatidae</i> msp. 1	0.29	0.59	0.30
mAP	0.67		0.48	0.75	0.27



(a) Global classification



(b) Hierarchical classification

FIGURE 2.10 – Comparison of obtained results between our proposed hierarchical classification and a global classification on an image detail. Our method generates less false positives with noised backgrounds.

arguably of a lesser impact than confusions between objects of different super-classes (ants for spiders, for example).

It should be noted from these results that the image resolution could be decreased for the detection step with minimal degradation to the results obtained. However, the specialized classifiers should always work on the best resolution images. This would further reduce the inference time with minimal impact on performance. Regarding the inference time, with the parameters described in Section 2.4.2 and the hardware used (GPU : Nvidia GeForce GTX 1080, 32 GB RAM), the inference time for the detection with YOLOv3 REDMON et FARHADI, 2018 is about 20 *ms* per slice (*i.e.*, 140 *ms* on average, per entire original image) and the inference time per object for classification is about 20 *ms*, including the cropping step.

2.5 Conclusion

In this paper, we described a hierarchical classifier which is a robust method to achieve small object detection and fine classification. We demonstrate the utility of our method on a custom dataset showing classical constraints that may limit the use of deep learning, such as class imbalance, few examples, similar or noisy objects. This method could be very valuable to researchers still encountering issues while working with deep learning on custom datasets.

The robustness and reliability of our proposed method could be further improved by adding specific confidence thresholds for the different classes and super-classes (see Villon *et al.* VILLON *et al.*, 2020).

Acknowledgment

This work was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research programme (activities 2015–2021) funded by a grant from the European Community (ERDF) and the Conseil Régional de La Réunion. This work was also supported by the French National Research Agency under the Investments for the Future Program, referred to as ANR-16-CONV-0004. The Ph.D. thesis of P. Tresson was funded by CIRAD and #DigitAg grants. The authors would like to thank Antoine Wyvekens and Bernard Abufera for their help during labelling.

Chapitre 3

Quantification de la régulation du charançon par les prédateurs généralistes à la Réunion

Ce chapitre décrit les résultats obtenus suite à des expériences de proies sentinelles surveillées dans des parcelles réunionnaises. La première section résume les caractéristiques des parcelles sur lesquelles ont été conduites les expériences. La seconde section est constituée d'un article en révision dans *Journal of Applied Ecology*. La surveillance de charançons adultes comme proies sentinelles a permis l'identification des vertébrés comme prédateurs majoritaire des charançons. L'observation des vertébrés rend impossible l'utilisation de réseaux de neurones pour l'analyse et ce sont des méthodes de soustraction de fond qui sont utilisées pour faciliter l'analyse des images. La troisième section est constituée d'un article en rédaction pour soumission prochaine à *Biological Control* et aborde la prédation d'œufs lors de ces mêmes expériences. L'analyse d'images a permis d'identifier certains prédateurs connus des œufs et d'autres non suspectés. Enfin, la dernière section étudie comment la prédation observée sur les parcelles permet d'expliquer les dégâts mesurés.



1 Description des parcelles étudiées

Les expériences présentées dans les prochaines sections se déroulent sur le même réseau de parcelles. Cinq parcelles ont été choisies pour explorer des situations d'infestations diverses tout en restant dans un contexte pédoclimatique semblable, permettant de minimiser les différences abiotiques entre parcelles. Ces parcelles sont par la suite identifiées par codes se rapportant aux lieux dits : BM (Bassin-Martin), LP (Ligne-Paradis), PC (Pierrefonds - Domaine du café grillé), PE (Pierrefonds - site d'enfouissement), SL (Saint-Louis).

Ces différentes parcelles montrent un éventail de pratiques culturales, d'aménagements de parcelles et d'infestations de charançons. Différentes caractéristiques notables des parcelles sont résumées ci-après. La localisation des parcelles ainsi qu'une description de leur aménagement sont disponibles figure 3.1.

BM	Bassin-Martin
Surface	0.38 ha
Âge	En plantation depuis 1 an
Particularités	Situation de charançon préoccupante du fait d'un précédent bananier et de la présence de débris non détruits. Papaye en culture associée. Enherbement.



LP	Ligne-Paradis
Surface	1.62 ha
Âge	En plantation depuis 6 ans
Particularités	Charançon problématique mais non prioritaire. Enherbement.



PC	Pierrefonds
Surface	2.70 ha
Âge	En plantation depuis 1 an
Particularités	Aucune historique de charançon sur cette parcelle. Attention particulière du producteur à la préservation d'habitats (présence de haies et de mares, enherbement).



PE	Pierrefonds
Surface	0.86 ha (zone étudiée)
Âge	En plantation depuis 9 ans
Particularités	Charançon régulé sur cette parcelle. Attention particulière du producteur à la préservation d'habitats (présence de haies et de mares).



SL Saint-Louis
Surface 2.40 ha
Âge En plantation depuis 7 ans
Particularités Charançon problématique mais non prioritaire. Parcelle montrant la conduite la plus proche d'une conduite conventionnelle «antillaise».





FIGURE 3.1 – Localisation et situation des différentes parcelles étudiées dans les expériences présentées dans cette section.

2 Prédation des charançons adultes

Cette section est constituée de l'article « Caught on camera : Field imagery reveals the unexpected importance of vertebrates for biological control of the banana weevil (*Cosmopolites sordidus* Col. Curculionidae) » soumis dans *Journal of Applied Ecology*. Elle est donc en anglais, de même que l'article original.

Paul TRESSON *et al.* « Caught on camera : Field imagery reveals the unexpected importance of vertebrates for biological control of the banana weevil (*Cosmopolites sordidus* Col. Curculionidae) ». In : *Journal of Applied Ecology*. (en révision)

Les travaux présentés dans le chapitre précédent montrent l'intérêt de la surveillance de proies sentinelles pour étudier les interactions. C'est donc un protocole similaire qui a été appliqué pour étudier la prédation de charançons adultes à la Réunion. Les expériences se déroulent sur les parcelles décrites dans la section précédente. Pour faciliter l'analyse des images, nous avons utilisé une méthode de soustraction du fond pour isoler les parties mobiles des séquences d'images et ainsi détecter les prédateurs et les événements de prédation.

Uniquement des vertébrés ont été observés comme prédateurs des charançons adultes. Le prédateur le plus important est la musaraigne asiatique (*Suncus murinus*), qui a été responsable de 67,0 % des événements de prédation. Les autres prédateurs étaient la souris domestique *Mus musculus*, le lézard oriental *Calotes versicolor* et le crapaud guttural *Sclerophrys gutturalis*. L'heure exacte des événements de prédation a été déterminée à partir des images. Il a ainsi été possible d'identifier les périodes prospection des prédateurs qui coïncident avec les périodes d'activité des charançons adultes.

Les prédateurs observés étant des vertébrés, ils sont plus gros mais aussi moins nombreux que les insectes étudiés précédemment. Dans ces conditions, l'analyse manuelle aidée par la soustraction de fond suffit à obtenir toute l'information désirée concernant les événements de prédation.

L'identification des vertébrés comme prédateurs principaux des charançons adultes représente un changement de perspective important. En effet, ces derniers n'étaient mentionnés que de manière anecdotique dans la littérature sur le contrôle biologique du charançon. Ceci conforte l'intérêt de l'analyse d'images pour l'étude des interactions écologiques et ouvre de nombreuses perspectives pour le contrôle biologique du charançon.

Caught on camera: Field imagery reveals the unexpected importance of vertebrates for biological control of the banana weevil (*Cosmopolites sordidus* Col. Curculionidae)

Paul Tresson^{1,2,3,4}, Philippe Tixier^{1,2*}, William Puech³, Dominique Carval^{1,2,4}

1. CIRAD, UR GECO, Montpellier, France
2. GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France
3. LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France
4. CIRAD, UR GECO, Saint-Pierre, France

Abstract

Context. Understanding of ecological interactions is necessary for the application of biological control. Banana is the 2nd most produced fruit worldwide and the banana weevil is the most important pest of banana and plantain. Its biological control remains challenging because of the robustness and cryptic behaviour of the adult and the hidden development of larval stages. Researchers therefore tend to favour conservation biological control of this pest. The commonly used methods for measuring the effects of natural enemies on the regulation of this pest focus on invertebrates and may provide biased estimates.

Approach and method used. Using cameras, we recorded the predation of sentinel adult weevils in banana plots in La Réunion island that differed in weevil infestation levels and in animal biodiversity. To facilitate image analysis, we used background subtraction to isolate moving parts of image sequences and thus detect predators and predation events.

Main result. Our cameras recorded only vertebrates as predators of adult banana weevils. The most important predator appeared to be the Asian shrew (*Suncus murinus*), which was responsible for 67.0% of the predation events. Other predators included the house mouse *Mus musculus*, the oriental garden lizard *Calotes versicolor*, and the guttural toad *Sclerophrys gutturalis*. The exact time of predation events were determined from the images. It was thus possible to identify predator foraging periods that coincides with activity of adult weevils.

Synthesis and applications. Our results confirm that images provide useful information for biological and ecological studies. Along with other recent studies, our results suggest that the role of vertebrates in biological control may be underestimated. Our results advocate for several management implications such as the installation of hedges, grasslands, and ponds to favour these vertebrate predators of the banana weevil.

Keywords: Image analysis, Conservation biological control, Rodent, Amphibian, Reptile, Sentinel prey, Predation

2.1 Introduction

Sustainable agriculture relies on ecosystem functions (ALTIERI, 1999), including the control of pests and diseases. A necessary step for the successful control of pests is the accurate assessment of pest regulation and the identification of the key species responsible for such regulation. This is especially true for conservation biological control (*i.e.*, control by natural enemies that are present and adapted to the site), where key species of natural enemies and interactions between them and the pest may not be known (DEBACH et ROSEN, 1991; RUSCH *et al.*, 2017; SHIELDS *et al.*, 2019). Data on pest regulation by natural enemies may be obtained by several existing methods such as correlative studies on pest-predator abundances (*e.g.* ROMEU-DALMAU *et al.*,

2012), molecular and immunological gut content analysis (*e.g.* HAGLER, 2019; MOLLOT *et al.*, 2014), predator exclusion experiments (*e.g.* KARP *et al.*, 2014), or sentinel-prey experiments (*e.g.* LÖVEI *et al.*, 2017; MACFADYEN *et al.*, 2015). However, as informative as they are, these existing methods to sample biodiversity and study interactions between species may have biases or have limitations.

Stable isotopes, for example, have widely been used to analyse the position of species in trophic networks. This method provides information on the structure and modifications of the trophic network but is not sufficiently precise to prove the trophic relationship between two species (PONSARD *et al.*, 2000; TIXIER *et al.*, 2013). Another possibility is the use of metabarcoding or analysis of gut contents (KING *et al.*, 2008; SYMONDSON *et al.*, 2002), but these methods may fail to provide information on prey such as the prey development stage, hyper-predation, failed predation, or scavenging (HAGLER, 2016, 2019).

Although sentinel prey experiments are informative in estimating pest regulation, long exposure times may lead to biases as the attraction of opportunist predators and the alteration of foraging behaviour (LÖVEI *et al.*, 2017). Without monitoring or without use of immunomarking techniques (HAGLER, 2019), it may be difficult to identify the predator responsible for the disappearance of the prey at the end of the experiment. Indeed, in 40 of the 57 studies reviewed by LÖVEI *et al.*, 2017, the predator responsible for the consumption of the sentinel prey remained unidentified. There is thus a great potential in coupling sentinel prey approaches with monitoring methods in order to identify predators.

All these methods may also involve sampling biases. For instance, pitfall trapping, which is commonly used to sample litter arthropods, has been shown to have biases (LANG, 2000; LUFF, 1975; TOPPING *et al.*, 1992). One recent study using time-lapse cameras revealed that cockroaches and ants were able to escape pitfall traps (COLLETT *et al.*, 2017). These species would therefore be underestimated in biodiversity samplings.

To counter these limitations and biases, researchers are increasingly relying on images as sources of information (PIMM *et al.*, 2015). Manual image analysis, however, remains time consuming (*e.g.* GRIESHOP *et al.*, 2012). One solution to this problem is to rely on automated image analysis with, for instance, machine-learning techniques. To date, machine learning in ecology has mostly been used for automatic identification and classification of species (HØYE *et al.*, 2021; WÄLDCHEN *et al.*, 2018; WEINSTEIN, 2017). More recent uses include species detection and tracking (ROMERO-FERRERO *et al.*, 2019) or interaction analysis (TRESSON *et al.*, 2019b). The use of automated image analysis can allow a detailed study of the recruiting dynamics of ants or of the number of individuals needed to seize a prey, enabling the reconstruction of the observed interaction network (TRESSON *et al.*, 2019a). In some cases, however, image analysis can be performed with less demanding methods, such as background subtraction or color thresholding, and yield sufficient results without the need of a specific labelled dataset.

Recent experiments with camera-monitored sentinel prey have revealed unexpected importance of vertebrates for biological control of pests (Brown planthopper, HEMERIK *et al.*, 2018; ZOU *et al.*, 2017; Mealworms, TSCHUMI *et al.*, 2018). The role of vertebrates could easily be underestimated by standard pest control sampling methods because such methods are often designed to sample arthropods. Vertebrate insectivores, however, may have a large impact on ecosystems as predators of pests (LETOURNEAU *et al.*, 2009; MOONEY *et al.*, 2010) or possibly as intra-guild predators (KARP *et al.*, 2014; MOONEY *et al.*, 2010). To date, birds (*e.g.* BARBARO *et al.*, 2016; DENMEAD *et al.*, 2017; MARTINEZ-SALINAS *et al.*, 2016) and bats (*e.g.* CHARBONNIER *et al.*, 2021; LINDEN *et al.*, 2019) are the most studied vertebrates for biological control of insect pests. However, amphibians (*e.g.* WANGER *et al.*, 2011; ZOU *et al.*, 2017), lizards (*e.g.* DOR *et al.*, 2014), and rodents (*e.g.* TSCHUMI *et al.*, 2018) may also contribute to pest regulation.

In this study, we focused on the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Col. Curculionidae),

which is the major pest of banana and plantain around the world (GOLD *et al.*, 2001). Females lay eggs at the bottom of the banana’s pseudo-stem, and larvae later develop in the corm. The resulting internal damage weakens the plant and can lead to yield losses and crop failure in newly planted stands (GOLD *et al.*, 2001). *Cosmopolites sordidus* has a nocturnal and cryptic behaviour, moving at night and on the ground (CARVAL *et al.*, 2015a). These features, along with the thick cuticle and physical robustness of the adult stage of *C. sordidus*, leave biological control methods based on invertebrate predators ineffective (TRESSON *et al.*, 2021c). To date, the most investigated predators are arthropods, especially ants (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2008), beetles (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2006), and earwigs (MOLLOT *et al.*, 2014). All these studies focused on the regulation of eggs and larval stages. Because of this arthropod bias, the role of vertebrates in the regulation of *C. sordidus* is considered anecdotal (TRESSON *et al.*, 2021c).

In this study, we used cameras to monitor sentinel prey (alive *C. sordidus* adults) to identify possible predators, allowing a more in-depth assessment and understanding of the regulation. We conducted these observations in five banana plots in La Réunion island, where banana cultivation involves diverse cultural practices and weevil infestation levels. We attempted to answer the following questions: (1) Which predators attack *C. sordidus*? (2) When during the 24-h period does predation occur? (3) Which predators are most likely to regulate the banana weevil?

2.2 Materials and methods

2.2.1 Location and studied plots

The experiment was conducted in dessert banana (*Musa*, spp. AAA Cavendish group) plantations on La Réunion Island (French overseas territory). Although five plots were designated in a small area to minimize differences in soil and climate, the plots (which ranged in size from 0.38 to 2.7 ha) were selected to provide diverse cultural practices and *C. sordidus* levels (Table 3.2). The farmers did not change their cultural practices for the experiment. All plots (which were labelled BM, LP, PC, PE, and SL) were located between 21°15’35”S and 21°18’36”S, and 55°24’52” and 55°30’05”E. Altitudes ranged from 9 to 223 m at sea level. Distances between the plots range from 0.5 km to 11.4 km and all the plots were considered as statistically independant. During the experiment, temperatures ranged between 18°C and 31°C, and precipitation was low (< 150 mm of rain over 3 months).

TABLE 3.2 – Background information for the five plots. Age indicates the number of years that bananas were continuously grown in the plot. Captures indicates the number of weevils captured in the plot in the 2-month period before the study began. Under Cultural practices, hedges are mostly represented by sugarcane.

Code	Location	Age (years)	Area (ha)	Captures	Cultural practices
BM	Bassin-Martin	1	0.38	14	Grass cover, associated culture (papaya)
LP	Ligne-Paradis	6	1.62	2	Grass cover
PC	Pierrefonds	1	2.70	0	Grass cover, hedges, ponds
PE	Pierrefonds	9	0.86	0	Bare soil, hedges, ponds
SL	Saint-Louis	7	2.40	5	Bare soil, hedges

To assess the *C. sordidus* infestation levels at the beginning of the experiment, we deployed weevil traps with pheromones (Cosmolure®, Chemtica, Costa-Rica) 2 months before the experiment began. For each plot, the trapping was carried out with two traps during four weeks (2 weeks in August and 2 weeks in September). As shown on Table 3.2, the infestation level was highest in the BM plot, was intermediate in LP and SL plots, and was lowest in PE and PC plots.

2.2.2 Sentinel prey tiles

At the start of the experiment, five sentinel prey tiles were randomly deployed in each plot. Between the start of the experiment on September 15th 2020 and its end on December 1st 2020, five recording sessions were conducted for each sentinel tile, resulting in a total of 125 recordings. Although all tiles within a plot were recorded within 24 hours, records were taken on different days for the five plots with at least 5 days between sequential sessions in a plot.

Each sentinel prey tile was 30 × 30 cm, was placed on the soil surface, and included two healthy *C. sordidus* adults. Tiles were made of ceramic, with a lightgrey and rough surface. The adults were attached to the tile with a 10-cm-long piece of nylon fishing line, which was attached to the top of the thorax of each adult with a drop of cyanoacrylate glue. The other end of the fishing line was tied to a second piece of fishing line that was tightened across the tile (Fig. 3.2a). Sections of banana pseudostems were placed on the tile to provide potential cover for the weevils. Our preliminary observations indicated that, unless attacked by a predator, the sentinel weevils remained alive and mobile for at least 24 h. Each pair of sentinel weevils was subjected to one recording session (described in Section 2.2.3), which began at 16:00, when the sentinel preys were installed, and ended after 24 h, at which time the remaining weevils were counted and recovered.



FIGURE 3.2 – Sentinel tile with a) an attached *Cosmopolites sordidus* weevil and b) a camera on a tripod. Because weevils were about 1 cm long, the cropped detail in a) demonstrates the resolution of our images.

2.2.3 Camera setup

We used five Panasonic Lumix DMC-FZ 3000 cameras; each camera was set on a tripod, was located above a tile, and faced that tile (see Fig. 3.2b). The tiles on which the weevils were attached provided a homogeneous background. Cameras were powered with external batteries (DLH DY-BE2063, 24 000 mAh), and cameras and batteries were protected from rain by plastic bags. The height of the camera was adjusted such that the width of the image matched the width of the tile. Produced images had a resolution of 3000 × 4000 pixels, displaying a surface of 22.5 × 30.0 cm with a resolution of 133 px/cm or 338 dpi. This high resolution enabled the visual identification of insects and other small animals (see Fig. 3.2a for an example). Focus, aperture, ISO, and flash were automatic. Images were captured every 30 s during the 24-h recording period, which generated about 3000 images per tile per recording period. Given that

we had five tiles on each of five plots and five recording sessions per tile, we generated 125 24-h recordings, which included a total of 312,024 images and representing 3,000 h of observation (600 h per plot).

2.2.4 Image and data analysis

Predator detection

The detection of animals passing before a camera may be achieved using sensors (like Passive Infrared sensors, PIR) for the study of medium to large species (ROVERO *et al.*, 2013). However, the use of such technologies for the detection of very small animals presenting no heat differences with the background such as insects is still in development and only possible in controlled conditions (HOBBS et BREHME, 2017; PRETI *et al.*, 2021). Detection of passing insects is to our knowledge only achieved via image analysis on image sequences (KULYUKIN et MUKHERJEE, 2019; PICAULT, CORBIÈRE *et al.*, 2015; RATNAYAKE *et al.*, 2021b). As previously suspected predators of *C. sordidus* were mostly insects, we relied on background subtraction to be able to detect both small and larger species. Images were first resized to 300×400 pixels to ease computations and to discard background noise. In predation events, the predator appears only during a limited number of images, allowing its detection with background subtraction. During a recording session, a rolling average image is computed for every 50 images to provide a background model.

All I_i images are then compared to the the rolling average image $\hat{I}$ centred on I_i (see Fig. 3.3). The comparison of I_i and $\hat{I}$ is done pixel by pixel. For each pixels $\hat{p}$ and p_i (belonging to $\hat{I}$ and I_i respectively), if $|\hat{p} - p_i| > 70$ on a grey scale (*i.e.* 256 bits) they are considered different. The source code for image analysis can be found in the following repository: https://gitlab.com/ptresson/rolling_average_background_detection. To select images presenting sudden variations of content, we calculated the rolling average μ and the standard deviation σ of the proportion of different pixels on 50 images. We then selected images presenting more than $\mu + 2\sigma$ different pixels. These images were then manually reviewed. The selected threshold was chosen using five sessions where predation had occurred for calibration.

Predation analysis

After the selection of images displaying animal crossings, the images were reviewed to identify those where predation occurred. Predators were identified in original high-resolution images and with a guide of local fauna (BÉNARD *et al.*, 2016). An individual observed feeding directly on a weevil or within four frames (2 min) of the disappearance of a weevil was considered a predator. If the predation event was not detected, the session was manually reviewed to identify the frame in which the weevil disappeared. Every weevil predation counted as a single predation event, even when both weevils disappeared within the same frame (indicating that both predation events occurred in < 30 s). If a predator did not appear on the images but the weevils disappeared, the predator was labelled “unseen”. We also estimated predation frequency as the ratio between the appearances of a predator species during a predation event and their total appearances. All consecutive frames of appearance of an individual predator were counted as a single appearance.

2.3 Results

2.3.1 Predator detection

The use of background subtraction enabled us to detect tile crossings by multiple animals. Crossing invertebrates were detected in every session. More than 1800 individuals belonging to 60 species, including ants, spiders, slugs, cockroaches, beetles and earwigs have been detected. Ants,

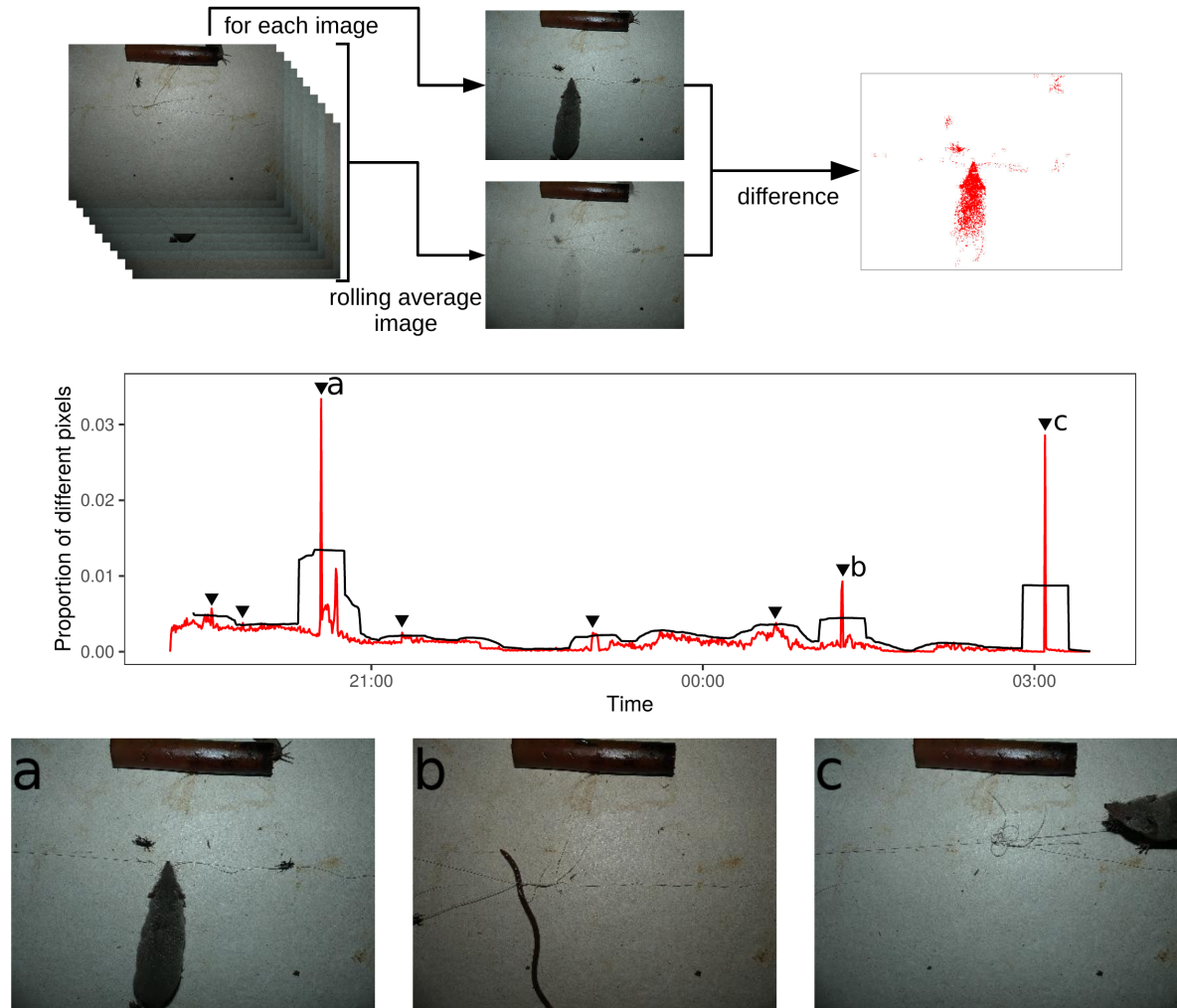


FIGURE 3.3 – Example of predator detection with a 1000-image sequence in our dataset. The black line represents the $\mu + 2\sigma$ threshold for the selection of images. When the proportion of different pixels (red line) exceeds this threshold, images are selected for review (pointers on the graph). Here, 8 of 1000 images are selected, including two that showed predation of *C. sordidus* (a and c). Other large changes in the image content correspond to detection of other animals, such as an earthworm (b).

spiders and earwigs in particular, have previously suspected as potential predators of *C. sordidus* (TRESSON *et al.*, 2021c). In addition, 150 vertebrate individuals were detected crossing the tiles. The predator was detected and identified in 64 (78.0%) of the 82 total predation events. In the 18 cases where predators were unseen; 6 predations happened between two frames; 9 happened outside the tile; 1 was obscured by a banana leaf displaced by the wind and 2 because of poor image quality (flash failure). In all cases, clues strongly suggest that the disappearing of the weevils is due to predation such as a strong string tension visible on the frame of disappearing or the appearing of weevil remains on the next frame.

In total, 41 individuals performing predation were observed, with 23 being responsible for the nearly simultaneous predation of the two attached weevils. All recorded predation events involved vertebrates. The identified predators included 34 Asian house shrews (*Suncus murinus*), 3 house mice (*Mus musculus*), 2 oriental garden lizards (*Calotes versicolor*), and one guttural toad (*Sclerophrys gutturalis*) (Fig. 3.4). Although they were detected on the tiles, arthropods were not detected in any predation event. We chose to focus on predator species and data concerning arthropods is therefore not further developed.



FIGURE 3.4 – Images featuring the following predators of *C. sordidus*: a) *Mus musculus*; b) *Calotes versicolor*; c) *Suncus murinus*; and d) *Sclerophrys gutturalis*.

2.3.2 Time of predation

The use of images enabled us to determine the exact time of predation during the 24-h period (Fig. 3.3). All predators except *C. versicolor* were most active at night (Fig. 3.5). All predations by *S. murinus*, *M. musculus*, and *S. gutturalis* occurred between 18:00 and 5:00, which corresponded to night on La Réunion Island. *Suncus murinus* in particular seemed to be active only at the beginning of the night. The unseen predation events occurred during day and

night (10 events at night and 8 during the day). Of the 82 predated weevils, 43.9, 62.1, and 85.4% were consumed within the first 6, 8, and 12 h of prey deployment, respectively.

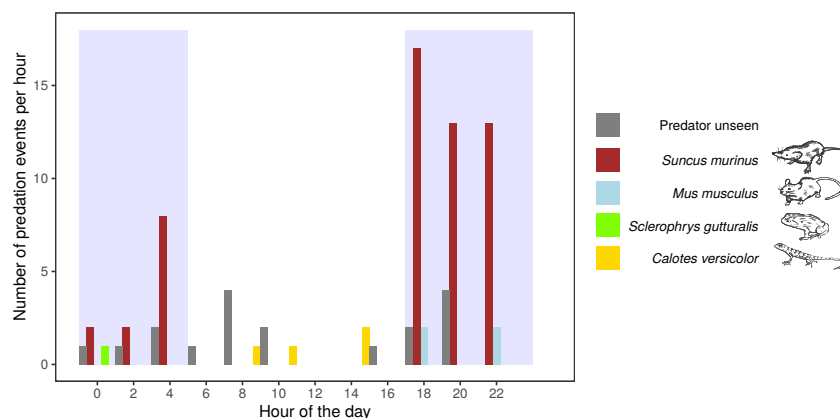


FIGURE 3.5 – Number of predation events per hour for different predator species. The shaded area represents night time.

2.3.3 Proportion of predation events per identified predator

Among the 82 predation events (which involved 32.8% of the deployed weevils), 55 (67.0%) were done by *S. murinus*, 4 (4.9%) by *M. musculus*, 4 (4.9%) by *C. versicolor*, 1 (1.2%) by *S. gutturalis*, and 18 (21.9%) by unseen predators. *Suncus murinus* achieved predation in all plots (Fig. 3.6). For PE, PC, and LP plots, the predation was achieved by three predator species; in BM and SL plots, the predation was achieved by one or two species, respectively. The predation rate was highest in the PE and LP plots and was lowest in the PC and BM plots (Fig. 3.6). Among the 125 recording sessions, no weevil was predated in 74 and both weevils were predated in 31.

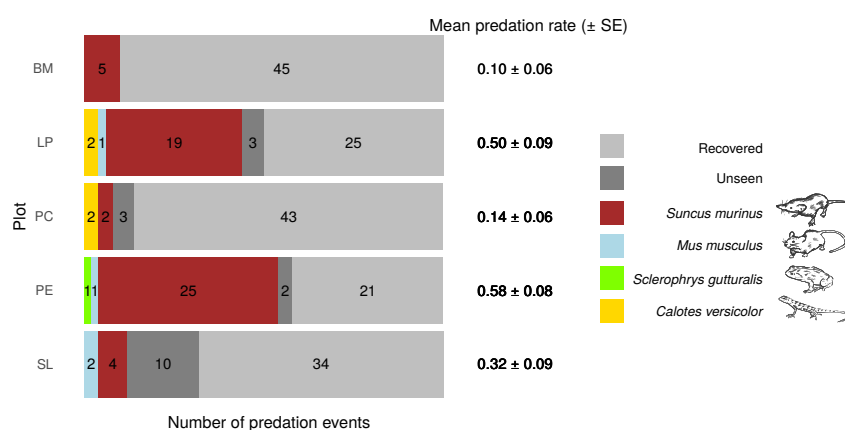


FIGURE 3.6 – Total number of predation events per plot and per predator and the associated mean predation rate (number of predation events/number of prey deployed). SE is calculated considering each sentinel prey replicate on one plot (*i.e.* 25 replicates).

2.3.4 Percentage of predator appearances resulting in predation (predation frequency)

Predation frequency was highest for *C. versicolor*, lowest for *S. gutturalis*, and intermediate for *S. murinus* and *M. musculus* (Fig. 3.7). The most frequently observed predator, *S. murinus*, was associated with predation events about half the time (Fig. 3.7).

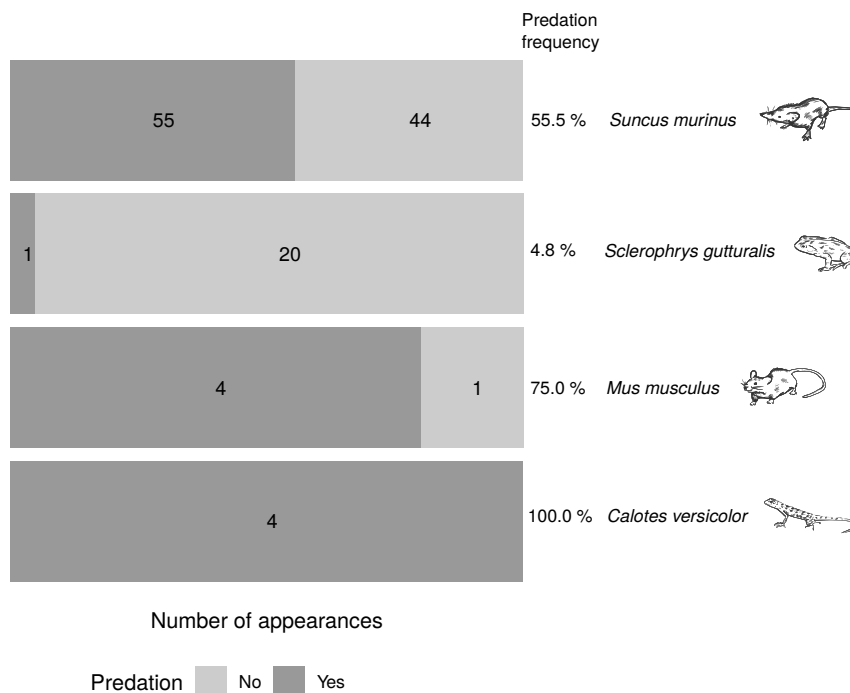


FIGURE 3.7 – Number of appearances of the different predators with or without predation and the associated predation frequency.

2.4 Discussion

2.4.1 Ecological contribution

We found that all the predated weevils were consumed by vertebrates, although reports of predation of *C. sordidus* by vertebrates has previously been considered anecdotal (GOLD *et al.*, 2001; TRESSON *et al.*, 2021c). For the first time, we provide the evidence that rodents (*S. murinus* and *M. musculus*) may be key actors in the regulation of *C. sordidus* given that they were responsible for 71.9% of the recorded predation events. Although lizards and amphibians seemed to be responsible for less regulation than rodents, their identification as predators of *C. sordidus* extends the possible management solutions for controlling this pest in a sustainable manner. Because the observed species of vertebrate predators are widespread in tropical areas, our results may be relevant to other banana-producing regions.

Data on the time of predation during the 24-h period is useful because it helps us understand the potential effects of the predator on the prey. For instance, the nocturnal activity and foraging habits of *S. murinus* (NAKAMOTO et NAKANISHI, 2013) are well suited for its predation of weevils under natural conditions. On the other hand, our assessment of the role of *C. versicolor* in the regulation of *C. sordidus* is likely overestimated, because *C. versicolor* is most active during the day and may not actively forage in search of prey (AMMANNA *et al.*, 2014); in other words, the lizard's activity period and behaviour do not match with the nocturnal and hidden behaviour of *C. sordidus*. Information on the time of predation may also allow researchers to hypothesize about the identities of unseen predators.

In the studies reviewed by LÖVEI et FERRANTE, 2017, the median predation rate on live prey in sentinel prey experiments was 26%, which is consistent with our results. Working in cereal fields in Sweden, TSCHUMI *et al.*, 2018 found that 38.0% of sentinel preys were consumed by predators, 84.5% of which were rodents. Despite the differences in the studied ecosystems (cereal fields vs. banana fields), our results were very similar to those of TSCHUMI *et al.*, 2018, *i.e.*, we found that 32.8% of the sentinel weevils were consumed by predators, 71.9% of which were rodents. In the current study in banana fields, *S. murinus* appeared to be the most important predator of *C. sordidus*. We expect the measured contribution of *S. gutturalis* in the regulation of *C. sordidus* to be substantially underestimated because the weather during the study was exceptionally dry. It was the 8th driest November recorded on la Réunion since 1980, with a 50% deficit in precipitation compared to the 1981-2010 average. The location of the PC and PE plots (Pierrefonds) received only 2.0 mm of rain during this month (MÉTÉO-FRANCE, 2020). Consequently, ponds in PC and PE were low, leading to reduced activity of frogs and toads. We found vertebrates rather than invertebrates to be predators of adult weevils, and previous research indicated that invertebrates (such as ants or earwigs) are likely to be predators of the egg and larval stages of the weevil (TRESSON *et al.*, 2021c). However, it has been hypothesized that eggs remain accessible for predation during a relatively short time and are rapidly covered with leaking latex (GOLD *et al.*, 2001). The following larval stages being hidden in the corm, immature stages of *C. sordidus* are difficult to access for predators. Furthermore, given longevity and fecundity of *C. sordidus*, modelling studies focused on this pest have suggested that predation of adults rather than immature stages is more likely to affect weevil population dynamics (VINATIER *et al.*, 2009). The ability to distinguish adult, egg, and larval predation could be useful for understanding the regulation of pests. Indeed, predators targeting different life stages may have complementary roles and lead to a better regulation (LETOURNEAU *et al.*, 2009; WILBY *et al.*, 2005).

2.4.2 Methodological contribution

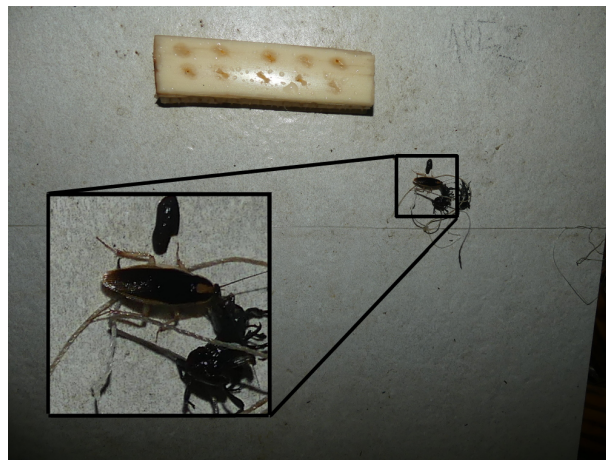
The use of images as a source of information made it possible to detect the previously unsuspected role of vertebrates in the regulation of *C. sordidus*. This confirms the potential of images in the study of biodiversity and interactions. With images, valuable information such as the identification of the predators and the time of predation is easily accessed. In our case, the analysis of 312,024 images required one-half of a workday for one person. The use of background subtraction rather than deep learning enabled us to obtain useful results without an extensive training dataset, labelling, or powerful computing resources. In addition to easing data analysis, our method was easy to implement and could be applied to any research question in ecology that could benefit from visual information.

Some image sequences in our dataset suggested situations in which DNA metabarcoding could provide biased information concerning trophic interactions. Some image sequences, for example, showed the remains of a previously predated weevil that attracted ants that then fed on the remains without being the primary predators. Similarly, another sequence of images (see Fig. 3.8) showed a cockroach scavenging on the remains of a weevil that had been killed and partly consumed by a shrew. In these cases, DNA metabarcoding would have identified the ants and cockroach as predators even though they were only scavengers.

A common limitation of sentinel prey experiments is the inability to identify the predator. As mentioned earlier, in 70% of the studies reviewed by LÖVEI et FERRANTE, 2017, the identity of predators involved in sentinel prey consumption remained unknown. When the experiment is not monitored (by image capture, for example), vertebrate predators are generally identified via exclusion (*e.g.* DOBBS et POTTER, 2014; LÖVEI et BROWN, 1993; MARTINEZ-SALINAS *et al.*, 2016; MEEHAN *et al.*, 2012), sentinel models (*e.g.* GARCÍA *et al.*, 2021), or correlation. Potential predators are thus targeted in the experimental design based on size, ability to fly, habitat, or



a



b



c

FIGURE 3.8 – Example of hyperpredation. a) A shrew (*Suncus murinus*) captures a weevil at 19:27. b) A cockroach then feeds on the weevil remains for almost 1 h before c) it is captured by *S. murinus* at 20:24.

other characteristics. Visual monitoring of sentinel prey experiments reduces these possible biases and allows the detection of predator species that were previously unsuspected. Only recently have rodents (mice and rats) been identified as major actors in mealworm regulation in Sweden, and this resulted from the monitoring of sentinel prey experiments (TSCHUMI *et al.*, 2018). Similarly, experiments in China have only recently identified toads as biological control agents of the brown planthopper via monitored sentinel prey experiments (HEMERIK *et al.*, 2018; ZOU *et al.*, 2017).

2.4.3 Caveats

While our methods avoided sampling biases, other biases caused by our monitoring setup should be recognized. Even though we provided pseudostems for weevils to hide beneath, some weevils remained exposed during the daytime despite their photophobic behaviour. Therefore, some sentinel weevils died by desiccation (36 of 250) or were eaten by diurnal predators such as lizards. Along with weevil exposure during the day, the regular flashes produced by our cameras may have altered the behaviour of potential predators. For instance, of the 19 *S. gutturalis* individuals recorded at the PE plot, 9 could be seen approaching the attached weevils without eating them, perhaps because they were disturbed by the flashes. At the same time, flashes could have attracted some predators. Furthermore, the uniform and rigid tiles may have altered predators behaviours. In the case of mammals, it may also have been possible that individuals recognized the setup and associated it with food.

We did not use infrared light to reduce the effects of light on predators, because infrared light may hinder the identification of invertebrate species. However, the use of infrared cameras would overcome the biases caused by flashes. Our frame rate was limited by the flash cooling time. While the frame rate enabled us to capture most of the predation events, eight predation events took place between two frames. These problems could be solved by the combined use of video (rather than image sequences) and infrared light, which would also enable the determination of prey handling time. The latter variable can be valuable in several prey-predator interaction models (JESCHKE *et al.*, 2002). Motion detection using external sensors as PIR are often used in the camera monitoring of larger species (*e.g.*, the Snapshot Serengeti in the African savanna SWANSON *et al.*, 2015, ROVERO *et al.*, 2013) and are beginning to be developed for smaller species (small vertebrates, large invertebrates) but remain impractical for the studies of very small species such as ants (HOBBS *et al.*, 2017). To our knowledge, all technologies developed for insect monitoring so far rely on image analysis (*e.g.* KULYUKIN *et al.*, 2019; PICAULT, CORBIÈRE *et al.*, 2015; RATNAYAKE *et al.*, 2021b). In studies in controlled conditions (*e.g.* focus on a single blossom, STEEN, 2017 or inside a trap PRETI *et al.*, 2021), it is possible to have the frame checked regularly and images recorded only if a motion is detected with image analysis. Given the potential size diversity of the animals we had to record in changing light conditions, the recording and processing of all images seemed more appropriate in our case. Our experimental design is particularly appropriate for the study of ground-dwelling species but can easily be adapted for many other situations where the installation of a camera is possible. While we only recorded vertebrate predators, the ability to detect smaller species was crucial to ensure that they were indeed not involved in predation. Moreover given that some of these species were previously suspected as predators of *C. sordidus*.

2.4.4 Implications for management

Research has indicated that conservation biological control is enhanced by the preservation of natural habitat (BIANCHI *et al.*, 2006; RUSCH *et al.*, 2016), the diversification of plant species (RATNADASS *et al.*, 2011), and the maintenance of complex landscapes (CHAPLIN-KRAMER *et al.*, 2011; RUSCH *et al.*, 2016). Several studies have suggested that the diversification of plant

species in banana plots favours the regulation of *C. sordidus*; such diversification has involved grass cover (MOLLOT *et al.*, 2012; TIXIER *et al.*, 2013) or an associated crop (DASSOU *et al.*, 2016). The identification of new predators for *C. sordidus* extends the possible management for the control of this pest. In light of our results, we would also recommend that the banana producers provide habitats, such as hedges or grasslands (NAKAMOTO et NAKANISHI, 2013), for *S. murinus* in their plots. On the other hand, *S. murinus* and *M. musculus* are considered invasive species in several tropical ecosystems (ISSG, 2021), and actions that favour these species must therefore be carefully considered. Because we suspect that the contribution of *S. gutturalis* to pest regulation was higher than measured in our study, we also recommend management policies in order to favour the activity of toads and frogs, such as the installation of ponds near of within banana growing plots.

The spatial organisation of plots designed to favour predation (*e.g.*, patches of bare soil and grass cover) warrants additional research. Indeed, some studies suggest that pest control may be influenced at a local scale. For instance, sward heterogeneity in vineyards may affect prey-predator interactions and bird foraging behaviour (BARBARO *et al.*, 2016).

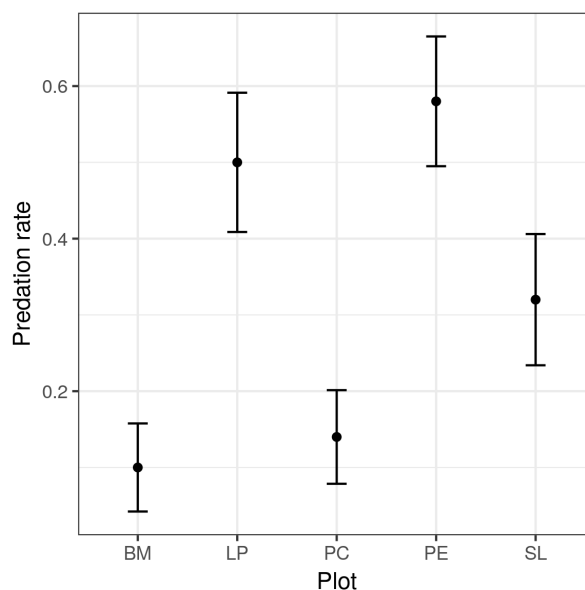


Figure SM1: Observed predation rate (mean $\pm$ SE) compared to the weevil infestation level in the five plots. The sanitary ranking of plots was based on assessment of weevil infestation level before the experiment, damage reported by the farmer, and age of the plot; the ranking increased as the values of these variables increased. The PC plot was newly planted and lacked any history of weevil infestation, *i.e.*, the absence of weevil damage in the PC plot was probably not caused by regulation by natural enemies.

Our study in itself does not confirm the relationship between habitat composition and weevil regulation, and further research is needed to evaluate the effects of possible changes in habitat elements on predator abundance and predation rate. Our study also suggests a possible relationship between weevil infestation level and cultural practices on predation of weevils by vertebrates (Fig. SM1, Table 3.2). The methods described in the current report can be used to easily investigate potential predators in other banana growing regions and to clarify the relationships between landscape, habitats, biodiversity, and pest regulation. Knowledge of the key species and how to favour them will facilitate the application of conservation biological control.

In summary, the use of cameras in a sentinel prey experiment allowed us to detect previously unsuspected predators of *C. sordidus*. Information on the role of vertebrates in the regulation

of *C. sordidus* and on the activity patterns of those vertebrates increases the possibilities for management of this pest. We recommend the installation of hedges and nearby grasslands or ponds to favour vertebrate predators of *C. sordidus*.

Author contributions

Pa.T., D.C., Ph.T., and W.P. conceived of the research idea. Pa.T. implemented image processing and statistical analysis and led the writing of the manuscript. Pa.T., B.A., A.W., and D.C. conducted the field study. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Acknowledgements

This work was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research programme (activities 2015–2021) funded by a grant from the European Community (ERDF) and the Conseil Régional de La Réunion. This work was also supported by the French National Research Agency under the Investments for the Future Program, referred to as ANR-16-CONV-0004. The Ph.D. thesis of P. Tresson was funded by CIRAD and #DigitAg grants. Authors declare no conflict of interest.

Data availability

Image analysis code is available at: https://gitlab.com/ptresson/rolling_average_background_detection

3 Prédation des œufs

Cette section est constituée de l'article « Camera monitoring of eggs predation in banana fields, potential for *Cosmopolites sordidus* regulation » en rédaction pour soumission dans les prochaines semaines à *Biological Control*. Elle est donc en anglais, de même que l'article original.

Paul TRESSON *et al.* « Camera monitoring of eggs predation in banana fields, potential for *Cosmopolites sordidus* regulation ». (en rédaction)

Les expériences décrites dans cet article se sont déroulées sur les mêmes parcelles et dans le même temps que les expériences décrites dans la section précédente. Ici, les proies sentinelles dont la prédation est étudiée sont des œufs de coccinelles *Cheilomenes sulphurea*, utilisés en remplacements d'œufs de charançon pour des raisons d'approvisionnement. Ces œufs sont semblables à ceux des charançons et sont déposés dans des trous creusés à la surface de morceaux de pseudotrunc, mimant ainsi le comportement de ponte du charançon.

Pour faciliter l'analyse d'images, de la soustraction de fond est à nouveau utilisée et plus de 1 800 individus appartenant à 62 morpho-espèces sont ainsi observés autour des pseudotrons. L'analyse d'image permet d'identifier les prédateurs des œufs mais également de décrire précisément leur comportements alimentaires mais également des interactions non-trophiques de tolérance entre différents prédateurs.

Ces expériences ont permis d'identifier les fourmis, les blattes, les limaces mais également un dermaptère et un coléoptère comme prédateurs des œufs. Les informations obtenues grâce à ces expériences viennent en complément de celles concernant la prédation des adultes et permettent de mieux envisager la régulation du charançon du bananier.

Camera monitoring of eggs predation in banana fields, potential for *Cosmopolites sordidus* regulation

Paul Tresson^{1,2,3,4}, Philippe Tixier^{1,2}, William Puech³, Dominique Carval^{1,2,4*}

1. CIRAD, UR GECO, Montpellier, France
2. GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France
3. LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France
4. CIRAD, UR GECO, Saint-Pierre, France

Abstract

The banana weevil is the most important pest of banana and plantain but its biological control remains challenging. Researchers therefore tend to favour conservation biological control to regulate this pest. Most relied on methods may however provide a biased insight on the implied species and their respective role in the regulation of this pest. We relied on 24 hours a day camera monitored sentinel prey experiments to identify generalist egg predators in banana fields in La Réunion island. Image analysis was eased using background subtraction to isolate moving objects during image sequences. Among the 62 different observed species or morphospecies, ants, slugs and cockroaches were positively related to the predation rate of eggs. More specifically, the ants of the species *Solenopsis geminata*, *Paratrechina longicornis* and *Technomyrmex albipes* were positively related to the predation rate of eggs. Besides, ants of the species *Pheidole megacephala* and *Tetramorium bicarinatum* as well as the earwig *Chelisoches morio* and the beetle *Laneler fuscipes* have been observed in some egg predation events, while not being significantly related to the predation rate. In addition, relying on semi-automatically image analysis allows to know the activity period of the different species and observe their precise foraging behaviours. With the method developed in our study, we obtained very detailed information on generalist predators of banana weevils. Thus, images can be used to gain important knowledge about trophic interactions between species, while requiring a low investment in computational work and image analysis.

Keywords: Banana weevil, Image analysis, Ant, Gasteropoda, Dermaptera, Trophic networks

3.1 Introduction

Sustainable agriculture depends on the functioning of the ecosystems such as the control of pests and diseases (ALTIERI, 1999). In order to leverage this biological control, it is necessary to know which species are involved and how they interact with each other. Furthermore, in the case of conservation biological control, which relies on enemies already present on the site, key species may be unknown and their provided services are highly context-dependant (DEBACH et ROSEN, 1991 ; KARP *et al.*, 2018 ; SHIELDS *et al.*, 2019).

The interactions of species within an ecosystem influence the control that natural enemies can provide. For instance, intra-guild predation (MÜLLER et BRODEUR, 2002 ; ROSENHEIM *et al.*, 1995), interferences and competition (SNYDER et WISE, 1999) may explain the failure of biological control agents. On the other hand, species assemblages can also lead to complementarity and facilitation between natural enemies (CARDINALE *et al.*, 2003 ; SCHAUSBERGER et WALZER, 2001 ; TSCHARNTKE *et al.*, 2007). In these situations, the impact of generalist predators is often

unclear, although theoretical as well as experimental studies suggest that the effect of generalist predators on an agrosystem is positive in a majority of cases (SYMONDSON *et al.*, 2002).

Several methods exist to assess pest regulation by natural enemies, such as correlative studies of abundances of predators (*e.g.* ROMEU-DALMAU *et al.*, 2012), molecular and immunological gut content analysis (*e.g.* HAGLER, 2019; MOLLOT *et al.*, 2014), predator exclusion experiments (*e.g.* KARP *et al.*, 2014) or sentinel-prey experiments (*e.g.* LÖVEI *et al.*, 2017; MACFADYEN *et al.*, 2015). However, each method give only a partial view of the biodiversity in the field and of the interactions between species. For example, stable isotopes analysis inform about the structure and changes in the food web but are not sufficiently precise to prove the trophic relationship between two species (PONSARD *et al.*, 2000; TIXIER *et al.*, 2013). On the other hand, metabarcoding and gut content analysis may prove a trophic relationship between two species (KING *et al.*, 2008; SYMONDSON *et al.*, 2002) but will not always provide details about prey developmental stage, hyper-predation, failed predation or scavenging (HAGLER, 2016, 2019). Usually, the identification of preyed stages is done in controlled conditions by providing different prey choices to potential predators (*e.g.* POTE *et al.*, 2017). In recent experiments, HAGLER *et al.*, 2021 are able to pinpoint preyed stages of *Lygus hesperus* in sentinel prey experiments by marking egg, larva and imago with different serums. However, their experiments required to be conducted in field cages to enable the sampling of predators having consumed marked preys.

In sentinel prey experiments, predators responsible for the measured regulation often remain unidentified and prey immobilisation may bring opportunist predators (LÖVEI *et al.*, 2017). For instance, BLAAUW *et al.*, 2015 quantify the effect of the presence of wildflowers near blueberry fields on biodiversity and the predation of eggs of the moth *Helicoverpa zea* but they failed to identify the implied predators with certainty.

Along with this incomplete information, all methods can as well suffer from sampling biases. Experimental designs are often thought with ideas of potential predators, for example in exclusion experiments that exclude species depending on their sizes. Common sampling methods can suffer biases as well. For the study of ground dwelling species, pitfall traps show different results depending on their placement or density (LANG, 2000; LUFF, 1975; TOPPING *et al.*, 1992). Furthermore, some species can be over- or under-sampled. With the use of timelapse cameras, COLLETT *et al.*, 2017 show that cockroaches and ants are likely underestimated in biodiversity samplings, because they are able to escape pitfall traps.

With the growing portability and accessibility of digital cameras, researchers tend to use more and more field and aerial images as a way to acquire data (PIMM *et al.*, 2015). Indeed, field imagery allows to overcome some of the biases mentioned above and video-monitored sentinel prey experiments have yielded unexpected results such as the under-estimated importance of ants and spiders for the control of blueberry pests (GRIESHOP *et al.*, 2012) or the detailed reconstruction of the interaction network of observed species (TRESSON *et al.*, 2019b). Large dataset of images can be cumbersome to analyse and researchers rely more and more on automated analysis (WEINSTEIN, 2017). Machine learning techniques provide promising results for species classification (HØYE *et al.*, 2021), detection (TRESSON *et al.*, 2021a) or tracking (ROMERO-FERRERO *et al.*, 2019). However, these methods need large labelled dataset to be leveraged. Other image processing algorithms such as background subtraction can be used to ease image analysis by researchers without the need of an extensive labelled dataset.

In this study, we focus on the banana weevil *Cosmopolites sordidus*, which is the major pest of banana and plantain in the world (GOLD *et al.*, 2001). Females lay eggs at the bottom of the pseudostem and in the corm of banana plants, and the larvae develop in the corm. The resulting internal damage weakens the plant and can lead to yield losses or crop failure in recently planted stands (GOLD *et al.*, 2001). Because the larvae mainly develop in the bulb, they are hardly accessible to predators, making the egg stage a better target for biological control. To date, no

specific predator, parasites or parasitoids of *C. sordidus* have been found and introduction of known predators have been unsuccessful (GOLD *et al.*, 2001; TRESSON *et al.*, 2021c). Recent research therefore focuses on conservation biological control and generalist predators. To date, the most studied predators of *C. sordidus* are arthropods, particularly ants such as *Pheidole* spp. (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2008, 2006; DASSOU *et al.*, 2015; URONU, 1992), *Solenopsis geminata* (MOLLOT *et al.*, 2014; TRESSON *et al.*, 2019b) and *Tetramorium guineense* (NEUENSCHWANDER *et al.*, 1988; PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998); along with various beetles such as *Plaesius javanus* (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2006; FROGGATT, 1928); and earwigs (CARVAL *et al.*, 2016a; MOLLOT *et al.*, 2014; TIXIER *et al.*, 2013). However, field experiments did not allowed the precise identification of the predated stage (egg, larva or imago). KOPPENHÖFER, 1993 led experiments in controlled conditions with high predator and prey densities and concluded that the beetles *Eutochia pulla* and *Dactylosternum abdominale* as well as the earwig *Euroborellia annulipes* were able to remove 20.5%, 44.2% and 28.0% of the eggs respectively. However, the density of predator and preys were not representative of field conditions. Additionally, the controlled conditions removed the interactions between species and the choices with other potential preys in the field.

Here, we used sentinel eggs of *Cheilomenes sulphorea* deposited on pieces of banana pseudostem in order to mimic the egg laying of *C. sordidus*. We measured 125 replicates (with 10 eggs each) over five banana fields in La Réunion island. We monitored each replicate with camera during 24 hours, leading to 300 000 images that were analysed semi-automatically. This experimental set-up allowed us to identify the taxa involved in predation and estimate the predation rates of eggs. Finally, we discuss the implication of these results in term of regulation of *C. sordidus*.

3.2 Material and methods

3.2.1 Location and studied plots

Our experiments took place in five plots producing dessert banana (*Musa*, spp. AAA Cavendish group) located in La Réunion island (French oversea territory). Plots were chosen in a relatively small area to minimize the abiotic differences between plots (soil and climate). All plots are located between 21°15'35"S and 21°18'36"S, and 55°24'52" and 55°30'05"E. Altitudes were situated between 9 and 223 m above sea level. During the experiment, temperatures varied between 18°C and 31°C and precipitations were relatively low (less than 150mm of rain over three months).

On each plot, five sentinel prey experiment locations were chosen. These locations were randomly distributed on the plot. Five recording sessions took place on each spot, between 15th September and 1st December 2020, *i.e.* 125 records in total.

3.2.2 Sentinel preys

Each sentinel prey replicate was composed of a 30 × 30 cm light grey ceramic tile deposited on the ground with banana pseudostem sections approximately 10 cm long, 4 cm wide and 2 cm high. Because the low fertility of *C. sordidus* prevents a steady supply of eggs and because we study generalist predators, we chose to use *Cheilomenes sulphurea* eggs in replacement of *C. sordidus* eggs. *Cheilomenes sulphurea* is bred as a biological control agent on La Réunion Island and its eggs are similar in size and shape to *C. sordidus* (oblong, ≈ 1 mm long). To mimic the laying behaviour of *C. sordidus* (GOLD *et al.*, 2001), we drilled ten small holes in each of the sections of the pseudostem, and we layed an egg inside each hole with a small paintbrush. Experiments were setup on the field between 15:00 and 16:00. At the end of each experiments on the next day, remaining eggs were retrieved and counted.

3.2.3 Camera setup

We used five Panasonic Lumix DMC-FZ 3000 as cameras. They were set on tripods facing the ground. The light grey ceramic tiles provided an homogeneous background. Cameras were powered with external batteries (DLH DY-BE2063, 24 000 mAh). Camera and batteries were protected from rain by a plastic bag. The height of the camera was adjusted such that the width of the picture matches the width of the tile. Produced images had a resolution of 3000×4000 pixels, displaying a surface of 22.5×30 cm meaning a resolution of 133 px/cm or 338 dpi. This high resolution enables the visual identification of small animals such as insects (see Fig. b for an example). Focus, aperture, ISO and flash were automatic. Pictures were taken every 30 s during 24 h, thus generating around 3000 images per session and per replicate. Given that we had five spots on five plots and five repetitions, we generated 125 separate recordings of 24h, gathering a total of 312 024 images and representing 3 000h of observation (600h for each plot).

3.2.4 Image analysis

The objective of this analysis was to extract automatically from the 312 024 images those showing animal crossing and eventually predation events.

3.2.5 Image processing

Image processing begins with a cropping step to focus on the pseudostem. Indeed, after preliminary observations, we observed that predation-related events occurred near the pseudostem and that analysing large images could yield false positives unrelated to our study. Furthermore, handling smaller images reduced computational costs. Therefore, original images 3000×4000 px images are centred on the pseudostem and cropped with a 500 px margin around the pseudostem. The coordinates of the pseudostem were taken at the beginning of each session and adjusted if the pseudostem was moved during the session. The size of the cropped images varies with the orientation and position of the pseudostem.

3.2.6 Animals detection

Animals appeared on an image and moved, causing changes in the pixel composition of an image. To detect these changes, we performed background subtraction using a rolling average image as background model. For any image I_i in a recording session, the average image $\hat{I}$ centred on I_i is computed (see Fig. 3.10). I_i and $\hat{I}$ are then compared pixel by pixel. Each pixels $\hat{p}$ and p_i (belonging to $\hat{I}$ and I_i respectively) are considered different if $|\hat{p} - p_i| > 70$ on a grey scale (*i.e.* 256 bits).

To select images showing sudden content changes, we compute the rolling average number of different pixels μ and the rolling standard deviation σ on 50 images. The images presenting more than $\mu + \sigma$ different pixels to the background model are selected for manual review. The source code for image analysis can be found on the following repository : https://gitlab.com/ptresson/rolling_average_background_detection.

3.2.7 Crossing and predation analysis

During manual examination, animals were identified to the species level when possible, otherwise to a higher taxonomic level and with the assignment of a morphospecies identifier. For each new species or morphospecies appearing during a session, the frame of appearance of the species was noted, along with continuous time of stay and the maximum number of individuals of this species recorded during this stay. This number was counted precisely if the number of individual $n \leq 10$, rounded to the nearest 10 if $10 < n \leq 50$ and to the nearest 50 for $n > 50$. As eggs

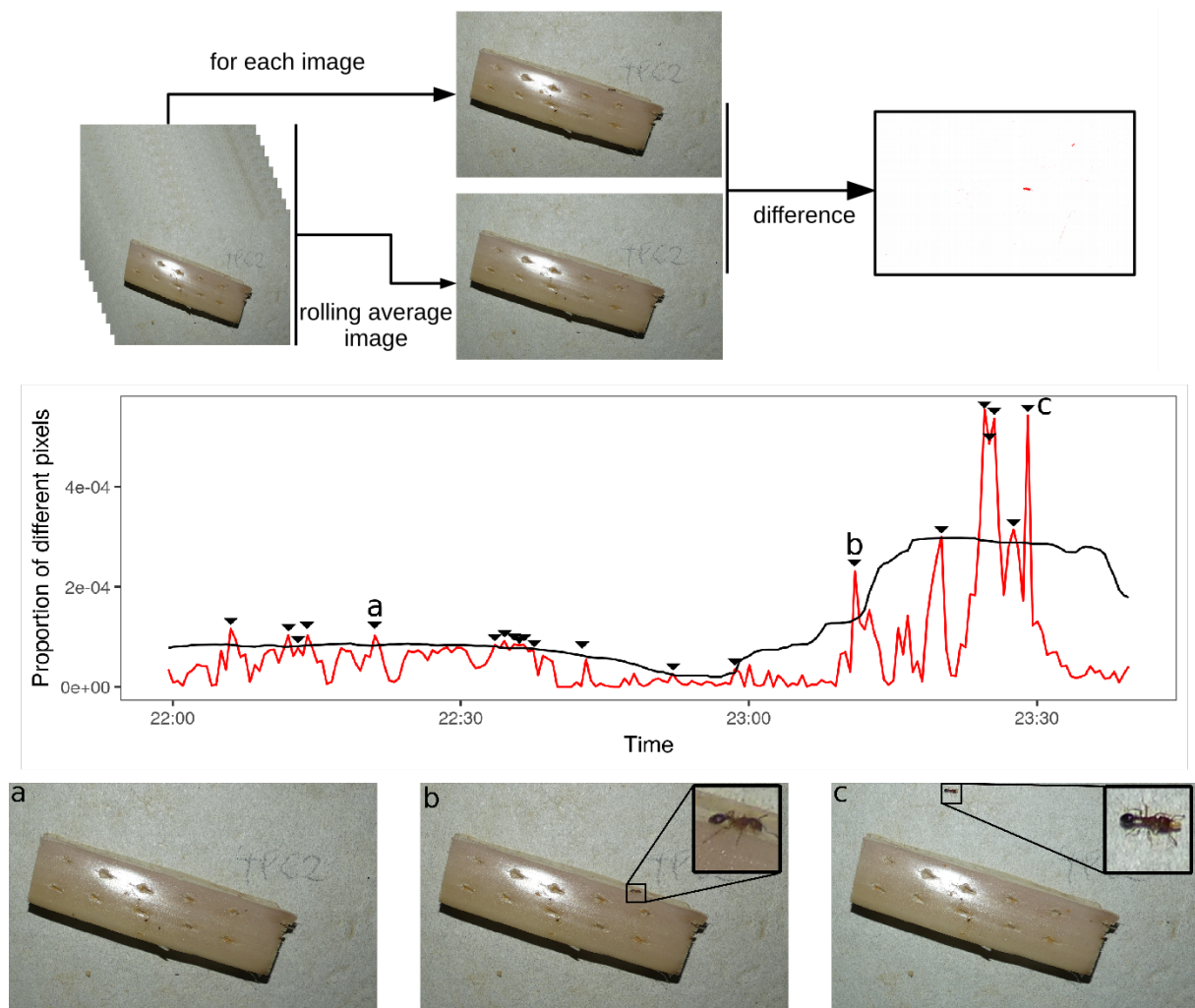


FIGURE 3.10 – Example of predator detection with a 200 images sequence in our dataset. The black line represents the $\mu + \sigma$ threshold for the selection of images. When the proportion of different pixels (red line) exceeds this threshold, images are selected for review (pointers on the graph). Here, 21 images out of 200 are selected. This includes some images with very slight changes where only collembola or mites could be visible (a). Here, an ant appears at 23:10 (b) and forages during 20 minutes before capturing an egg (c).

were not directly visible, during each recorded stay of a species, potential predation was then assessed given three factors:

- Are individuals of this morphospecie observed in contact with the pseudostem (yes/no) ?
- Are individuals of this morphospecie observed in contact with the emplacement of eggs (yes/no) ?
- Are individuals of this morphospecie distinctly observed predating eggs (yes/no) ?

A predation is considered distinct if the individual is seen with an egg in its mouth or if a visible egg disappears in the frame following the observation of the individual in contact with its emplacement.

Because distinct predations were rare events, the number of appearances leading to a contact with the emplacement of the eggs is also used as a variable to identify potential predators. A predation frequency was associated with every predator as the ratio between the number of appearances leading to a contact with eggs and total number of appearances.

3.2.8 Statistical analysis

We computed the predation rate for each sentinel prey replicate (consumed eggs / deposited eggs). Then, we considered the sum of observed contact with eggs for the different observed species as explanatory variable of the predation rate, using binomial Generalised Linear Mixed Model (GLMM) with the plot as a random intercept effect. In addition, we looked at the relationship between the number of contacts with the eggs and the abundance of each species using a Poisson Generalised Linear Model (GLM). For each GLMM and GLM, sentinel prey replicate was the statistical unit. For each GLMM and GLM, we filtered super-classes never seen in contact with eggs (*i.e.* aphids, ladybugs, Pentatomoidea, wasps, myriapods and earthworms) and the super-classes that had been seen in contact with eggs less than 3 times (*i.e.* weevils, mites, grasshoppers) proceeded to backward selection (ZUUR *et al.*, 2009). We used the number of stays of each species leading to a contact with eggs as explanatory variables. Overall explained variance is estimated using R^2 and R^2c (NAKAGAWA et SCHIELZETH, 2013). Statistical analysis was conducted with R version 3.6.3 (R CORE TEAM, 2018). We used the ‘lme4’ package (BATES *et al.*, 2012), in which the maximum likelihood of parameters is approximated by adaptive Gauss-Hermite quadrature (NAYLOR et SMITH, 1982), with an alpha level of 0.05. Notebooks and data for statistical analysis can be found on the following repository : https://gitlab.com/ptresson/egg_predation_statistical_analysis

3.3 Results

3.3.1 Animal detection

Background subtraction selected 34 694 images out of the 312 024 images in the original dataset. These selected images were manually reviewed (needing 10h of review) and we recorded 895 crossing of animals corresponding to 1 809 individuals. Animals observed were all invertebrates and were sorted into 19 super-classes (with reference to terms used in computer vision), that may be on different taxonomic levels, and 62 morphospecies (see Table 3.3 and Fig. 3.11). During six sessions, no animals were distinctly observed because of heavy rainfall or wind.

3.3.2 Identified predators

Out of the 895 recorded crossings, 475 lead to a contact with the pseudostem, 203 to a contact with the emplacement of the eggs and only 15 could distinctly be qualified as predation.

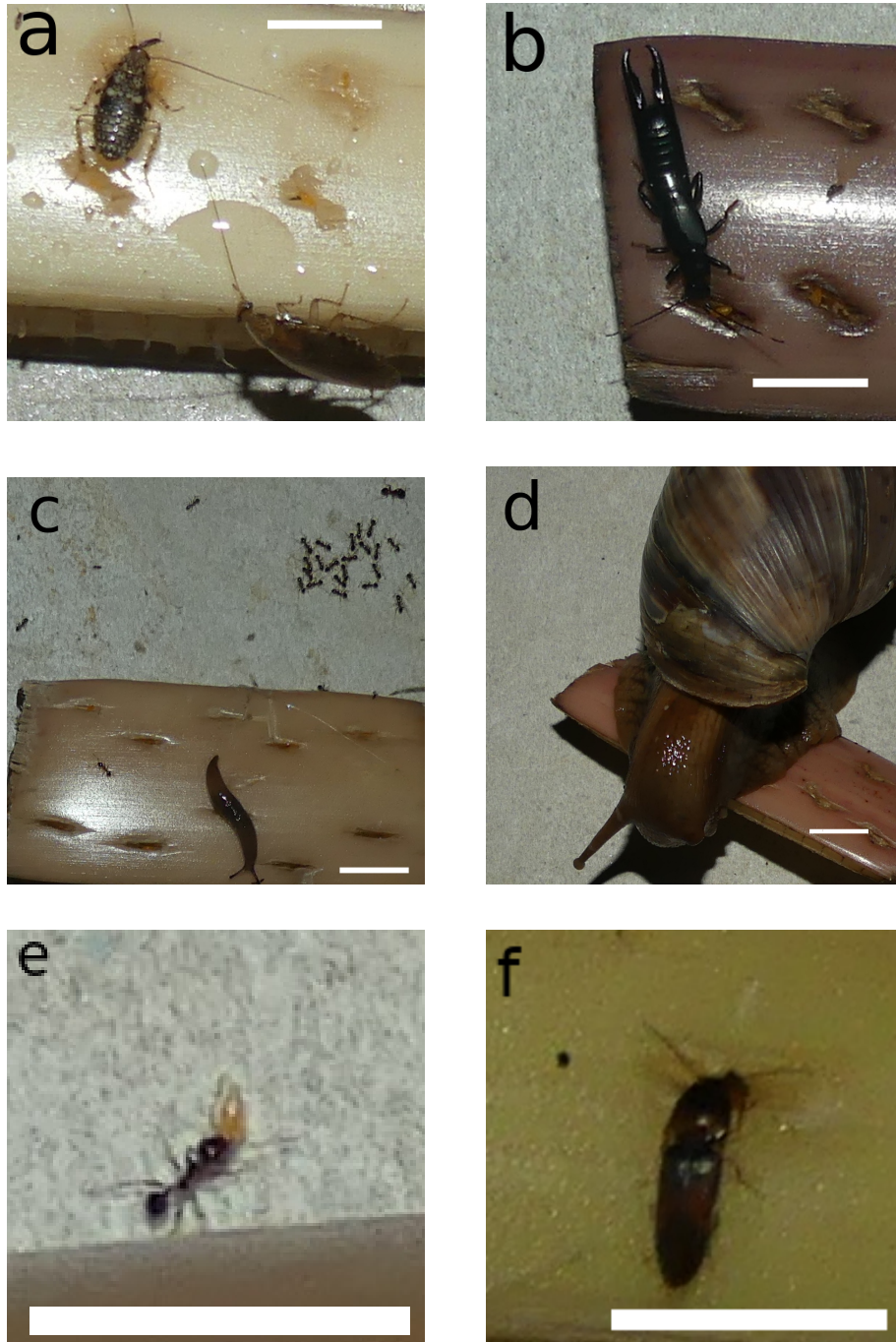


FIGURE 3.11 – Details of captured images featuring recorded species. White bar represents 1 cm. a) Two cockroaches morphospecies (msp. 1 and msp. 2); b) an earwig *C. morio* in contact with an egg; c) a slug on the pseudostem with recruited *P. megacephala*; d) a snail covering several holes of the pseudostem; e) a *S. geminata* worker with a captured egg in its mandibles; f) a beetle *L. fuscipes* in contact with an egg.

TABLE 3.3 – Observed super-classes.

Super-class	Distinct morphospecies	Appearances	Abundance
Ants	8	230	502
Flies	7	139	151
Slugs	3	110	156
Spiders	8	80	81
Woodlice	3	73	93
Cockroaches	6	72	72
Snails	3	54	60
Weevils	2	35	35
Myriapods	3	34	34
Beetles	3	17	17
Earwigs	3	16	16
Springtails	1	10	620
Pentatomidae	2	6	6
Earthworms	1	5	5
Wasps	3	4	4
Mites	3	4	4
Grasshoppers	1	3	3
Aphid	1	2	2
Ladybugs	1	1	1

TABLE 3.4 – General metrics per plot.

Plot	Disctinct morphospecies	Mean predation rate $\pm$ SE
BM	35	0.41 ± 0.06
LP	34	0.66 ± 0.07
PC	31	0.48 ± 0.07
PE	31	0.69 ± 0.07
SL	39	0.68 ± 0.07

The species observed unequivocally predating an egg were the ants *Pheidole megacephala*, *Solenopsis geminata*, *Tetramorium bicarinatum*, *Paratrechina longicornis* and an earwig, *Chelisoches morio*.

Other species are not seen with an egg but show behaviour that very strongly suggests predation as they can be seen going through egg emplacements one after an other. These species include a beetle (*Lanelater fuscipes*) and three morphospecies of cockroaches. Slugs and snails are often seen in contact with the pseudostem and eggs but it is unclear if their behaviour can be qualified as predation.

3.3.3 Time of predation

All recorded species except ants and flies were mostly active at night (see Fig. 3.12).

Ants and flies were the only super-classes that can be observed throughout the day. Ants were among the first species to forage around the pseudostem after the setup of the experiment between 15:00 and 16:00. Ants, woodlice, cockroaches and slugs had an activity peak between 19:00 and 20:00.

Ants were observed during 349.3 hours across all recording sessions and in co-occurrence with other super-classes during a total of 30.7 hours. In comparison, co-occurrence between ant

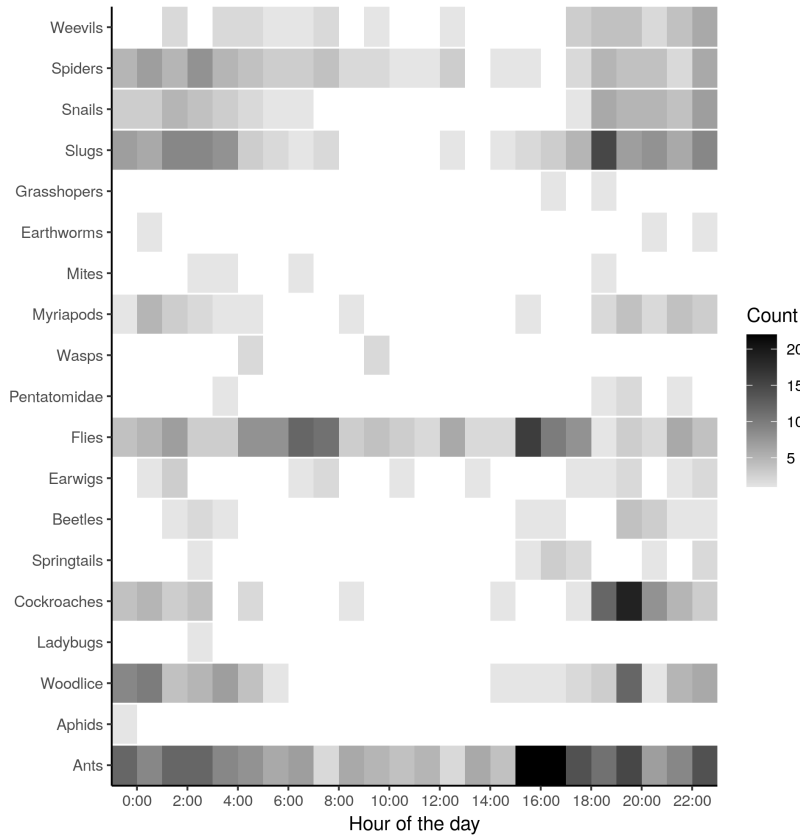


FIGURE 3.12 – Number of appearances per hour for the different super-classes. Night time extends between 18:00 and 6:00.

species represented only 5.9 hours of recordings (mostly *S. geminata* with other species, 2.9 hours) even if ant species had similar activity periods (*e.g.* *S. geminata* and *P. longicornis*, see Figure 3.13).

3.3.4 Super-classes responsible for regulation

TABLE 3.5 – Summary of the selected generalized mixed model. δAIC , LRT and p-value correspond to the comparison of the selected model to sub-models without one of the explanatory variables.

Explanatory variable	δAIC	LRT	p-value	Estimate ($\pm SE$)
Ant contacts with eggs	58.5	60.5	< 0.001	0.62 ± 0.08
Slug contacts with eggs	42.4	44.3	< 0.001	0.84 ± 0.14
Cockroaches contacts with eggs	7.68	9.6	0.002	0.41 ± 0.14

The number of contacts of ants, slug and cockroaches with eggs were positively related to the predation rate (Table 3.5, Figure 3.14). The conditional R^2 for the selected GLMM was 0.26. Figure 3.14. Summary of the backward selection of models can be found in Table SM1.

3.3.5 Ant species responsible for regulation

The previously fitted GLMM shows that the number of contact of ants were positively related to the predation rate. We performed another GLMM with the number of ant contacts with eggs

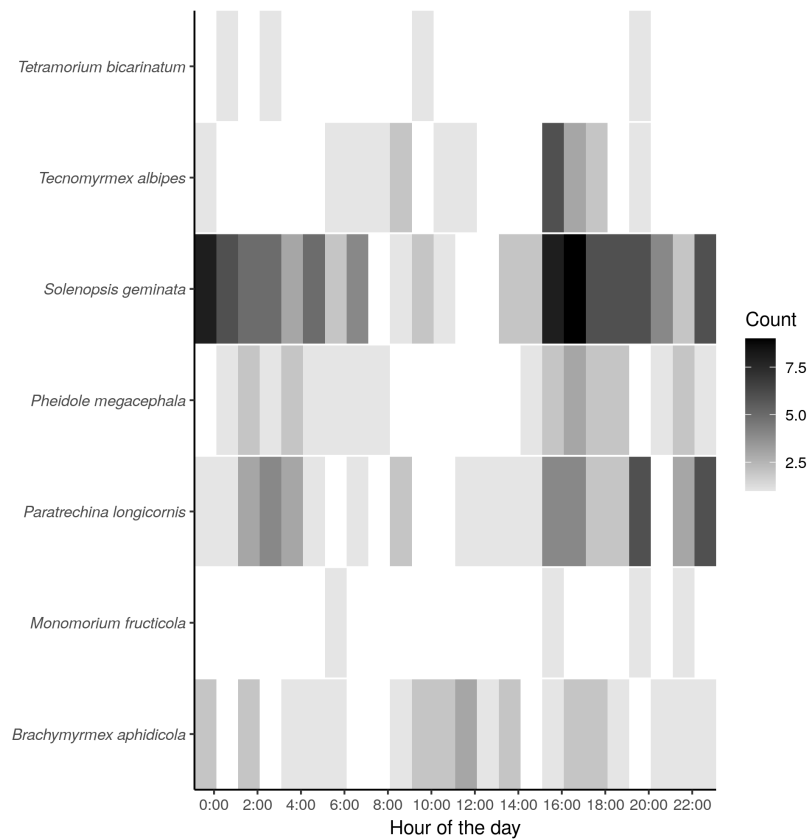


FIGURE 3.13 – Number of appearances per hour for the different ant species. Night time extends between 18:00 and 6:00.

at the species level and with the number of contact of slug and cockroach contacts as explanatory variables. We found positive relationships between the number of contacts of *S. geminata*, *P. longicornis* and *T. albipes* with the predation rate (Table 3.7). The number of contacts of *B. aphidicola* was negatively related with the predation rate (Table 3.7). The conditional R^2 was 0.30.

3.3.6 Predation frequency

The abundance of all animals and was positively correlated with the number of contact with eggs (LRT: p-value < 0.001, $\text{Chi}^2 = 72.1$, d.f. = 1, $R^2 = 0.24$). When including only the abundance of predaceous and omnivorous species, we found again a positive relationship with the number

Table SM1: Variables removed during iterations of backward selection.

Variable	Df	AIC	LRT	Pr(Chi)
Snails	1	792.96	0.001	0.973
Woodlice	1	791.49	0.527	0.467
Flies	1	790.75	1.267	0.260
Springtails	1	790.05	1.293	0.255
Earwigs	1	789.85	1.800	0.179
Spiders	1	790.31	2.460	0.116
Beetles	1	791.26	2.955	0.085

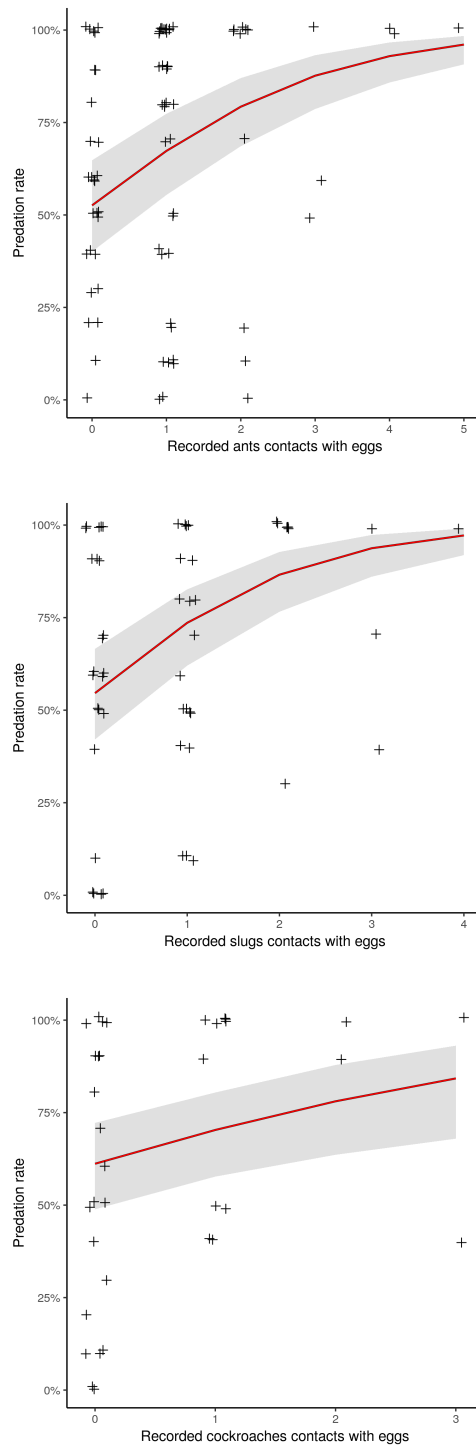


FIGURE 3.14 – Fitted GLMM for selected super-classes. Points are displayed with jitter for readability.

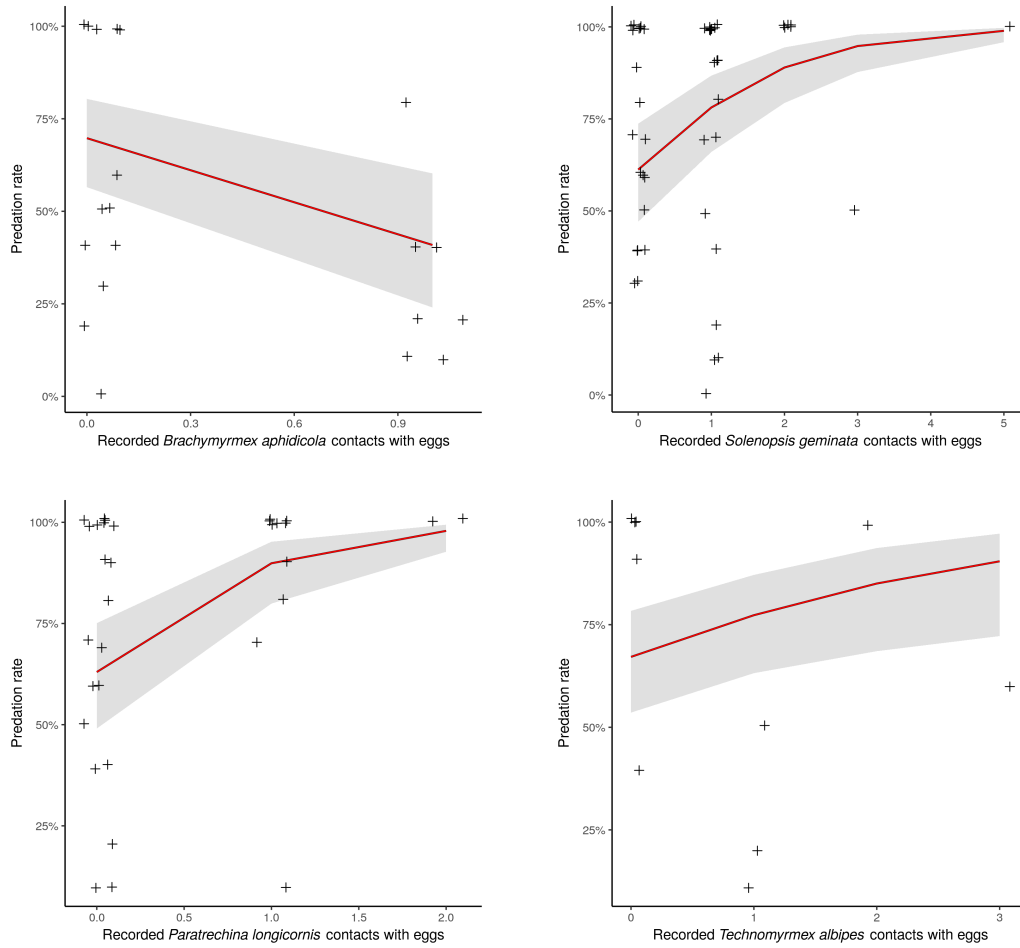


FIGURE 3.15 – Fitted GLMM for selected ant species. Points are displayed with jitter for readability.

TABLE 3.7 – Summary of model selection. δAIC , LRT and p-value correspond to the comparison of the selected model to sub-models without one of the explanatory variables.

Explanatory variable	δAIC	LRT	p-value	Estimate ($\pm SE$)
<i>P. megacephala</i> contacts with eggs	1.7	0.25	0.62	—
<i>T. albipes</i> contacts with eggs	16.9	6.3	0.012	0.48 ± 0.20
<i>S. geminata</i> contacts with eggs	36.1	38.1	< 0.001	0.72 ± 0.13
<i>P. longicornis</i> contacts with eggs	38.3	40.3	< 0.001	1.61 ± 0.30
<i>B. aphidicola</i> contacts with eggs	16.9	18.9	< 0.001	-1.22 ± 0.29
Slugs contacts with eggs	16.2	18.2	< 0.001	0.56 ± 0.15
Cockroaches contacts with eggs	5.8	7.8	< 0.001	0.38 ± 0.14

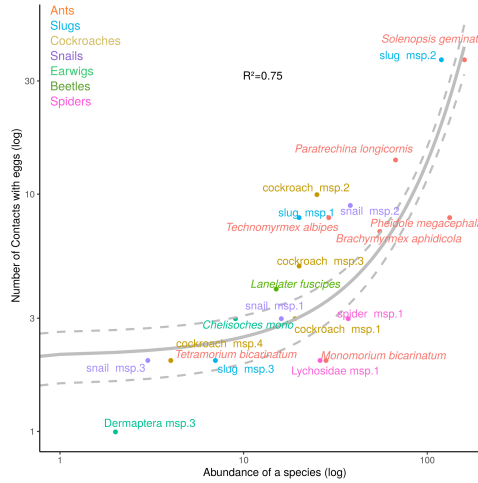


FIGURE 3.16 – Abundance and contact with eggs of predator species.

of contact with eggs (LRT: p-value < 0.001 , $\chi^2 = 208.91$, d.f. = 1 but with a $R^2 = 0.75$ see, Figure 3.16).

3.4 Discussion

3.4.1 Implications for regulation of *C. sordidus*

Several predators observed here were already suspected or confirmed as predators of *C. sordidus*. Ants, particularly *S. geminata* and *P. megacephala* are widely distributed in tropical areas (WETTERER, 2011; WILSON, 2003) and have extensively been studied as predators of *C. sordidus* (TRESSON *et al.*, 2021c).

We indeed found a positive relationship between the number of contacts with eggs for 3 ant species: *S. geminata*, *P. longicornis* and *T. albipes*. However, we did not found such relationship for *P. megacephala*, even if this species was abundant during some sessions. From the recorded images, we observed that, when present, workers of *P. megacephala* rarely forage on the pseudostem placed on the tile and preferred to forage on the ground. On the contrary, workers of *S. geminata*, *P. longicornis* and *T. albipes* were frequently seen foraging on the pseudostems. This difference in foraging habits may explain why *P. megacephala* was not related, in our study, to the predation rate even if we observed some predation events by this species on images. The number of contact of *B. aphidicola* with eggs was negatively related to the predation rate. An explanation could be that at some locations, this species was numerically dominant and deter other species, while not eating eggs. CARVAL *et al.*, 2016b found that ants of the species *Brachymyrmex patagonicus* can maintain dominance at tuna baits in an agroecosystem where

TABLE 3.8 – Predation frequency of the different observed predators (both visually and statistically identified). "Predation frequency" for non predator species is to interpret as the ratio between appearances and appearances leading to a contact with eggs.

Predator	Number of appearances	Predation frequency
Slugs	105	0.44
Ants	223	0.35
Cockroaches	69	0.29
Earwigs	16	0.25
Beetle	17	0.24
All predators	430	0.31
All non predator	465	0.17
All animals	895	0.21

S. geminata was present. Moreover, *Brachymyrmex* genus seem to feed mainly at carbohydrate sources such as extrafloral nectaries or sugar water baits (SANTSCHI, 1923), it may be possible that they feed on leaking latex without consuming eggs but perturbing other predator species. However, it is worth to note that *B. aphidicola* and *T. albipes* were only observed in contact with eggs in respectively seven and eight sequences of images and that our results should be carefully interpreted. We also observed predation of eggs by workers of *T. bicarinatum*, but the number of contact of these species, which was very low, was not correlated with the predation rate. In our study, this species was not abundant, but it is interesting that its colony were frequently encounter on the leaf sheath of banana pseudostems. Moreover, PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998 argue that *Tetramorium guineense* was able to control the banan weevil in Cuba.

In addition to known predators, our methods allows the identification of previously unsuspected actors for the control of *C. sordidus* such as cockroaches and slugs. These species are spread around the world and their influence as generalists predators is likely to occur in a variety of banana fields. Earwigs and beetles have also been identified as predators in previous studies. Here, we did not find a relationship between the number of contacts with eggs and the predation rate, but we did observe some events of predation by *Chelisoches morio* and *Lanelater fuscipes* on eggs.

Our results confirm these previous researches but also add further nuances. Indeed, preyed stage was not known with certainty and our results lead to the conclusions that some species ants, cockroaches, slugs, earwigs and beetle are predators of eggs. TRESSON *et al.*, 2019b observed that *S. geminata* workers were able to attack weevil larvae but not to kill a *C. sordidus* adult.

Information about the target stage of a biological control agent is crucial to be able to understand the regulation service it is likely to provide (WILBY *et al.*, 2005). In the case of *C. sordidus*, eggs are the most vulnerable stage as larvae are protected inside the corm and imagos have a solid cuticle in comparison to other insects and remain hidden during the day. This vulnerability makes it an interesting target for biological control, however, population dynamics of *C. sordidus* (low fecundity, high life expectancy) suggest that the adult would be a more efficient target to influence the long term regulation in a banana field (VINATIER *et al.*, 2009).

Knowing predators with certainty and quantifying how much regulation they could provide helps considering biological control strategies. This is particularly important when considering species that may be invasive or become pests on their own such as fire ants *S. geminata* (EUBANKS, 2001). Premature actions to favour this predator could hinder the regulation services provided by other species. Then, our results suggest that favouring biodiversity and a broad panel of potential predators is a pertinent strategy to control *C. sordidus*. Previous studies studies have concluded that the diversification of plant species is a way to increase the regulation of

C. sordidus via the provision of new potential preys or the decrease of intra-guild predation (MOLLOT *et al.*, 2012; POEYDEBAT *et al.*, 2017; TIXIER *et al.*, 2013). In complement, higher biodiversity could also lead to more generalist predators. The biodiversity measured on our studied plots are similar (see Table 3.4) but similar experiments as ours conducted in wider contexts would help to untangle the relationship between plant diversity, cultural practices, animal biodiversity and biological control of *C. sordidus*. In a wider context, our results advocate for the importance of generalist predators in biological control.

3.4.2 Advantages and limits of image analysis

3.4.3 Advantages of image analysis

Camera monitored sentinel prey experiment give access to complete and nuanced information on the observed predators. Here, the use of images allows us to identify previously unsuspected egg predators of *C. sordidus* such as cockroaches and slugs. Due to their size and behaviour, these species have probably been undersampled (COLLETT et FISHER, 2017) or ignored by previous research.

Furthermore, images give detailed information on the foraging behaviour of the observed species and allow to better understand their interactions.

By contrasting our results with studies relying on metabarcoding or stable isotopes analysis, we can infer more precisely the trophic relationship between species. For example, stable isotopes studies have suspected Lycosidae as potential predator of *C. sordidus* (DUYCK *et al.*, 2011; TIXIER *et al.*, 2013). However, Lycosidae spiders observed here do not predate eggs and given their sizes, it is unlikely that they could prey on larvae inside the corm. Then, Lycosidae are more likely to be predators of adult weevil or intra-guild predators.

3.4.4 Certainty of predation

In order to mimic *C. sordidus* egg laying behaviour, eggs were deposited inside the corm. Because of this, predation was seldom visible (15 eggs out of 734 captured). However, on the images displaying cockroaches, beetles or ants contact with the emplacement of eggs, their are seen the head inside the hole, which strongly suggest predation or at least predation attempt. While we cannot qualify their behaviour as predation with absolute certainty, the suspicion is very strong and the observed statistical relationships tends to confirm this.

Identified predators have higher predation frequency than non-predator species, for which foraging is less active and contact with eggs occasional (see Table 3.8). Most significant super-classes appearing in the GLMM model (ants, slugs, cockroaches) are also the classes showing the highest predation frequency. It is comforting the fact that their significance is not only due to their high number of appearances but indeed their behaviour towards eggs.

On the other hand, slug or snail enter in contact with the whole pseudostem. It is possible that these species entered in contact with the pseudostem because of the leaking latex or water after the hole was punched rather than for the eggs. Nevertheless, the observed behaviour is responsible for the disappearance of a significant number of eggs and could yield to biological control in real field condition. A way to clarify this behaviour could be choice experiments in controlled conditions, submitting slugs to a choice between bare eggs and a punched piece of pseudostem on the other. Besides, a way to confirm the predatory nature of some behaviours recorded here would be to conduct similar experiments without eggs and measure differences in the observed species.

In addition to uncertainty concerning the recorded predation events, some predations have occurred between two frames. However we suppose that all key species involved in egg predation do appear in our dataset. Indeed, observed species are either small compared to the frame of pictures (arthropods) or move slowly (gastropods). We then assume that it is improbable for

ground dwelling species to appear, consume/capture eggs, and disappear within 30 seconds. Sudden movements are possible for flying species but flies being the second most appearing category in our dataset, active predatory behaviour would have been recorded.

3.4.5 Image analysis robustness

Preliminary analysis showed that raw recordings contain a large majority of empty images showing only the slice of pseudostem. Indeed, out of 500 randomly selected images in our dataset, only 64 feature an animal. The use of background subtraction allows us to select 34 694 images out of the 312 024, meaning that the analysis was possibly ten times easier than without the pre-selection using background subtraction.

The major source of disturbance in the content of an image are in our case shadows during sunrise and sunset and meteorological disturbances. During six sessions, heavy rains or wind caused images to have large changes of content that were not caused by animals. In such cases however, arthropods are not active and passing gastropods would have been recorded because of their sizes. Disturbances due to sunrise and sunset occurred during every session, yielding false positive because of shadows. However, the fact that ants and flies are mostly recorded during these times of the day (despite their relatively small size) comforts us in the fact that animals still were correctly detected.

3.4.6 Experimental biases

Cosmopolites sordidus has a low fecundity (two eggs per week VINATIER *et al.*, 2009) and despite its gregarious behaviour, it is unlikely for *C. sordidus* eggs to be found in such density (10 on 20cm^2) in banana fields. It is possible that the density of preys may have skewed some predatory behaviours (LÖVEI et FERRANTE, 2017). For instance, cockroaches, which are known to have an opportunistic foraging (MULLINS et COCHRAN, 1987), were often seen foraging through several egg emplacements in a row, leading to potentially higher predation rates than in uncontrolled conditions.

Finally, during the nights, the regular flashes may have disturbed some species. The use of infrared cameras would be a way to overcome this issue but the identification of appearing animals may have been tedious.

Authors' contributions

Pa.T., D.C., Ph.T. and W.P. conceived of research idea. Pa.T. implemented image processing, statistical analysis and led the writing of the manuscript. Pa.T., B.A., A.W. and D.C. conducted the field study. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Acknowledgements

This work was carried out as part of the CIRAD DPP COSAQ agronomical research programme (activities 2015–2021) funded by a grant from the European Community (ERDF) and the Conseil Régional de La Réunion. This work was also supported by the French National Research Agency under the Investments for the Future Program, referred to as ANR-16-CONV-0004. The Ph.D. thesis of P. Tresson was funded by CIRAD and #DigitAg grants.

Data availability

Image analysis code is available at:

https://gitlab.com/ptresson/rolling_average_background_detection

Analysed datasets and statistical analysis can be found at:
https://gitlab.com/ptresson/egg_predation_statistical_analysis

4 Quantification des dégâts

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour traduire l'état sanitaire des parcelles. Les taux de prédation des œufs et des larves ont ensuite été comparés à ces différentes mesures afin de voir comment la régulation du charançon mesurée peut expliquer l'état sanitaire des parcelles.

4.1 Matériel et méthode

Les expériences ont lieu sur les mêmes parcelles et dans la même saison que les expériences décrites dans la section 2 et 3.

4.1.1 Captures de charançons

Deux mois avant le début des expériences de proies sentinelles, deux pièges à phéromone (Cosmolure) ont été mis en place par parcelle. Les pièges sont restés en place durant deux semaines. Deux sessions de captures ont été effectuées sur chaque parcelle, une en août 2020 et l'autre en septembre 2020.

4.1.2 Quantification des dégâts internes

La quantification des dégâts est faite par l'utilisation de phytomètres, c'est à dire de plants sains exposés dans la parcelle puis récoltés pour analyser les dégâts (DIETRICH *et al.*, 2013). Cent vitro-plants phytomètres ont été utilisés pour quantifier les dégâts de charançons sur les parcelles. Les plants ont été réceptionnés après un sevrage de 3 mois en pépinière et ont été plantés 3 jours avant le début des expériences de proies sentinelles. Sur chaque parcelle, 20 plants ont été plantés de manière à couvrir l'ensemble de la parcelle (voir plan en Annexe ...). Ces plants ont été ensuite récupérés après 5 mois, afin que les charançons présents sur les parcelles aient eu le temps de réaliser un cycle de développement au sein des bananiers.

Les bulbes des plants ont été nettoyés de la terre et de leurs racines avant d'être découpés en tranches de 3cm d'épaisseur selon un axe transversal (voir figure 3.17). Les tranches de chaque bulbe ont ensuite été déposées sur un fond bleu puis photographiées dans un cadre standardisé (appareil à 30cm de haut, Flash, ISO et ouverture automatique).

Les photographies ont ensuite été vérifiées manuellement et les zones présentant des dégâts de charançons sont identifiées en rouge pur ($R=255$, $V=0$, $B=0$) (voir Figure 3.18). Les pixels correspondant au fond bleu répondent à la condition $B>V>R$ qui inclue également les pixels de fond clairs dus au flash. Ainsi, il est possible de séparer l'image en trois groupes de pixels mutuellement exclusifs :

- Le fond avec $B>V>R$
- Les tissus nécrosés avec $R==255$ & $V==0$ & $B==0$
- Les tissus sains (pixels restants)

Il est alors possible de quantifier les dégâts avec,

$$D = \frac{N}{N + S} \quad (3.1)$$

Avec N étant le nombre de pixels catégorisés comme nécrosés, S le nombre de pixels catégorisés comme sains et D la valeur des dégâts. En complément, le nombre de phytomètres présentant des dégâts donne une mesure d'incidence sur la parcelle.



FIGURE 3.17 – Découpe des bulbes pour analyse des dégâts.

4.1.3 Classement à dire d'expert

Pour compléter l'analyse, un classement à dire d'expert sur la situation sanitaire des parcelles a été effectué. Ce classement intègre les dégâts observés sur les parcelles (plants tombés, bulbes abîmés), les suivis des populations de charançons par piégeage et le ressenti des agriculteurs sur la situation de leur parcelle à long terme.

4.2 Résultats

4.2.1 Analyse descriptive

Les différentes mesures par parcelles sont reportées tableau 3.9. La parcelle PC ne présente aucun dégât. Ceci pouvait être attendu étant donné que la parcelle a récemment été plantée avec du matériel végétal sain et sans précédent de bananier dans les années précédentes. Les classements des parcelles PE, LP et SL sont en accords avec les différentes mesures d'incidence, de dégâts internes ainsi que les captures. Les mesures par phytomètres sur la parcelle BM en revanche discordent avec les captures et l'état sanitaire apparent de la parcelle.

TABLE 3.9 – Différentes mesures de dégâts sur les parcelles.

Parcelle	Classement sanitaire à dire d'expert	Captures (cumul)	Dégâts internes ($\times 10^{-3}$, $\pm SE$)	Incidence
PC	1	0	00.0 ± 0.0	0.00
PE	2	0	09.6 ± 1.6	0.35
LP	3	2	23.9 ± 4.7	0.43
SL	4	5	52.4 ± 6.5	0.50
BM	5	14	19.6 ± 4.3	0.30

4.2.2 Facteurs explicatifs

La distribution des taux de prédation mesurés diffèrent en fonction des proies (œufs ou adultes). Les taux de prédation des œufs mesurés semblent montrer peu de variabilité entre les différentes parcelles avec une variation entre 0.41 pour BM et 0.69 pour PE. En effet, un test de Kruskal-Wallis sur taux de prédation des œufs expliqué par les parcelles retourne une p-value de 0.011 et les parcelles peuvent être considérées comme ne présentant pas de différence significative concernant la prédation des œufs. En comparaison, le même test appliqué au taux de prédation des adultes retourne une p-value de 2.851×10^{-5} . Les taux de prédictions des adultes varient donc de manière significative entre les parcelles.

Peut importe l'indicateur choisi, les prédation des œufs et des adultes semble mal se corrélérer aux dégâts mesurés (voir figure 3.19 et tableau 3.10). En effet, les mesures de dégâts varient grandement en fonction de l'indicateur choisi, particulièrement pour la parcelle BM. De plus, la

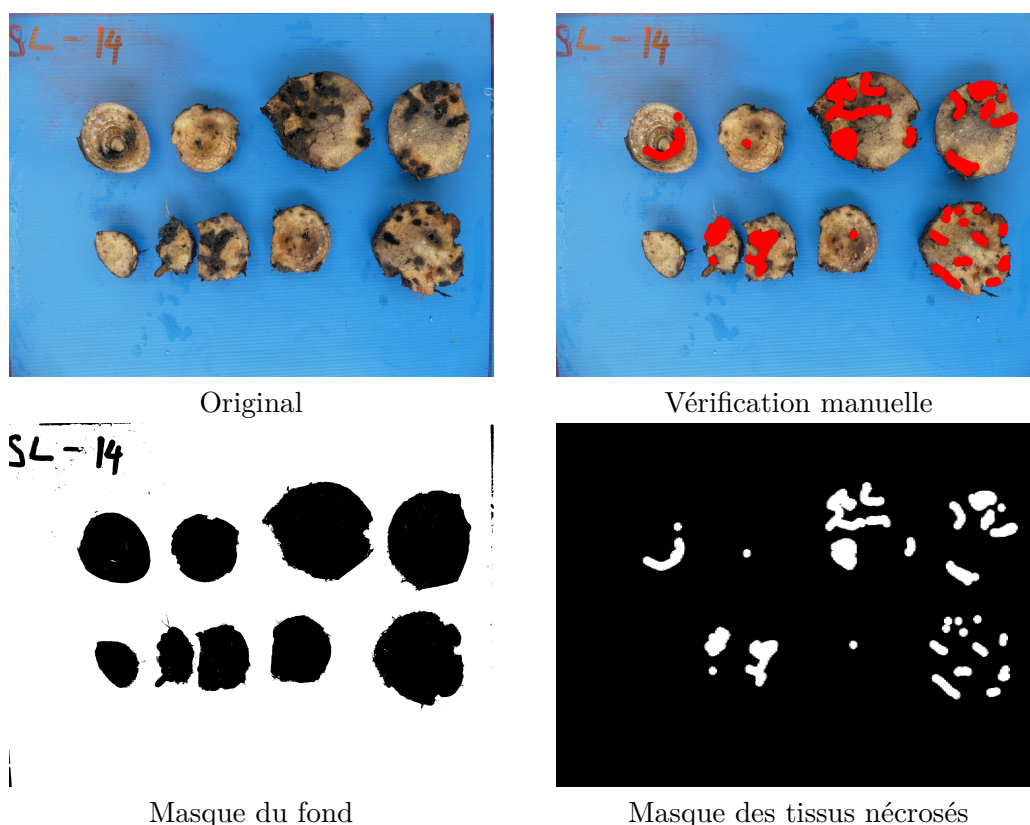


FIGURE 3.18 – Exemple d’analyse des dégâts par seuillage de couleurs. Dans cet exemple, $S = 2637784$ et $N = 482909$, soit $D = 0.15$.

TABLE 3.10 – R^2 ajustés entre taux de prédation et les différents indicateurs de dégâts. Toutes les p-values sont supérieures à 0.25, aucune des corrélations ne peut être considérée comme significative.

Taux de prédation	Captures	Dégâts internes	Incidence
Oeufs	0.17	-0.09	0.22
Adultes	0.12	-0.32	0.09

parcelle PC montre un faible taux de prédation mais l’absence de dégâts de charançon. Cette absence de dégâts s’explique par d’autres facteurs que la prédation du charançon. Du fait de ces deux parcelles et du faible nombre de points indépendants, il est impossible de montrer statistiquement la prédation des oeufs ou des adultes comme facteur explicatif des dégâts.

4.3 Discussion

4.3.1 Interprétation des dégâts internes

La valeur de D ne traduit pas directement les dégâts en terme de perte de rendements. En effet, un bananier montrant $D = 0.15$ est déjà très fortement touché qui peut ne donner aucun régime récoltable (plante affaiblie et mauvais remplissage des fruits ou versage). La valeur de D permet en revanche de comparer les parcelles entre elles de manière objective.

L’analyse d’image pourrait encore être automatisée en seuillant les pixels noirs et filtrant le bruit dû aux ombres ou à la terre. Néanmoins, étant donné le petit nombre d’images à vérifier, (100 au total dont 26 présentant des dégâts), une vérification manuelle est peu exigeante et

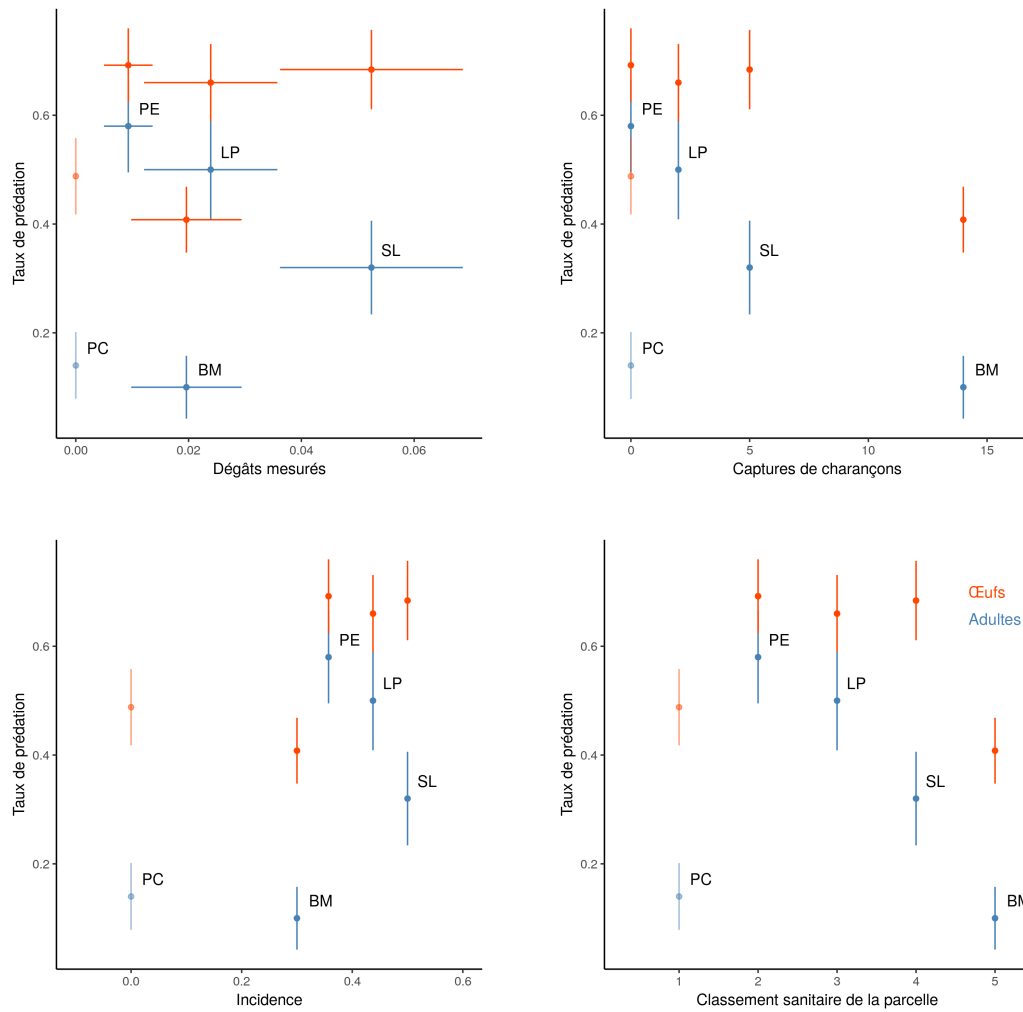


FIGURE 3.19 – Taux de prédation en fonction des dégâts internes mesurés; du nombre de charançons capturés sur la parcelle; de l’incidence et du classement sanitaire des parcelles. Les taux de prédation des œufs sont en orange et les taux de prédation des adultes en bleu. Les barres représentent les erreurs standards.

permet d’avoir une certitude dans les analyses.

Ceci rappelle la difficulté de mesurer les dégâts générés par *C. sordidus*. Cette difficulté explique en partie la complexité de la lutte biologique contre le charançon du bananier (GOLD *et al.*, 2001 ; TRESSON *et al.*, 2021c) et sera développée plus en détail dans la discussion générale.

4.3.2 Profil des parcelles PC et BM

La parcelle PC montre un profil particulier en comparaison aux autres. En effet, c’est la seule parcelle à n’avoir aucun historique d’infestation de charançon, étant plantée depuis un an au moment des mesures, ce qui explique l’absence de dégâts. De plus, la parcelle PC était auparavant une friche pauvre en biodiversité. Aussi, les faibles taux de prédation observés peuvent s’expliquer par une biodiversité pas encore installée. La parcelle PC étant conduite par le même agriculteur que la parcelle PE et dans un environnement proche, on peut imaginer que la biodiversité présente et la prédation mesurée tendra à terme vers des niveaux comparables à la parcelle PE.

La parcelle BM était également plantée récemment mais sur un précédent bananiers et sans nettoyages des débris. Cette parcelle montre donc une population de charançons bien installée

et importante (comme le traduisent les captures). Néanmoins, la parcelle BM montre de faibles dégâts mesurés, ce qui n'apparaît pas représentative de l'état sanitaire de la parcelle. En effet, de nombreux plants sont tombés sous le poids de leur régime et le charançon est sur cette parcelle le principal problème, générant d'importantes pertes de rendements. Ceci se devine par exemple par l'importance des captures de charançons sur cette parcelle comparé aux autres. L'état des parcelles PE, LP et SL semblent décrit de manière plus cohérente selon les indicateurs. Les dégâts faibles mesurés par phytomètres sur la parcelle BM peuvent potentiellement être dus à l'état sanitaire dégradé de la parcelle. Les débris et les bananiers déjà affaiblis par la population de charançon existante peuvent représenter des hôtes plus intéressants pour la ponte que de jeunes vitroplants nouvellement plantés.

4.3.3 Implications pour la régulation de *C. sordidus*

Bien qu'il soit impossible d'affirmer une relation quantitative précise entre les taux de prédation et les mesures de dégâts, la connaissance qualitative des parcelles permet de suggérer des tendances. En effet, sachant que les taux de prédation sur la parcelle PC devrait à terme tendre vers ceux observés sur la parcelle PE et que les dégâts mesurés ici sur la parcelle BM semblent grandement sous estimés, cela suggérerait une corrélation négative entre prédation des adultes et dégâts mesurés. L'étude de 5 parcelles uniquement limite cette affirmation et l'étude d'une cohorte plus importante serait nécessaire pour confirmer cette suggestion. La faible dispersion des charançons peut donner lieu à des situations d'infestations contrastées au sein d'une même parcelle (COLLARD *et al.*, 2018). Aussi, en regroupant les phytomètres autour des emplacements de proies sentinelles, il aurait potentiellement été possible d'étudier les dégâts de manière intra-parcellaire (sous réserve que les mesures au sein d'une parcelle puisse effectivement être considérées comme indépendantes). Ceci aurait pu permettre de mesurer plus finement la relation entre prédateurs et dégâts sans nécessiter l'étude de plus de parcelles.

Analysés de manière qualitative, ces résultats suggèrent que la prédation des adultes explique mieux la situation sanitaire des parcelles que la prédation des œufs. Ceci mène à considérer l'adulte comme cible prioritaire pour la régulation de *C. sordidus* à long terme et offre des perspectives intéressantes pour le contrôle de *C. sordidus*. Ces aspects sont développés plus en détail en discussion générale.

Chapitre 4

Discussion générale



1 Perspectives pour le contrôle biologique de *Cosmopolites sordidus*

1.1 Apport des travaux de la thèse

1.1.1 Prédateurs identifiés

Différentes espèces ont été suspectées ou confirmées comme prédateurs de *C. sordidus* lors du dernier siècle de recherche sur son contrôle biologique. Certaines de ces espèces ont également été observées dans les travaux présentés ici comme prédateurs des œufs. Les fourmis, en particulier *S. geminata* et *P. megacephala* font partie des espèces de fourmis les plus invasives au monde (IPPC, 2018) et sont largement distribuées dans les zones tropicales (WETTERER, 2011 ; WILSON, 2003). Ces deux espèces ont été étudiées dans la présente thèse comme prédateurs de *C. sordidus* (TRESSON *et al.*, 2021c). Des dermaptères et des coléoptères ont également été étudiés auparavant. Les principales espèces de coléoptères étudiées précédemment (*e.g.* *Placisius javanus*, *Dactylosternum* spp.) ne sont pas présentes à la Réunion et aucun elateridae tel que *Lanelater fuscipes* observé dans notre jeu de données n'avait été mentionné précédemment comme prédateur potentiel de *C. sordidus*. Bien que le dermaptère *Chelisoches morio* n'ai pas été mentionné précédemment comme prédateur potentiel, cela est sans doute dû à sa répartition (régions de l'Océan Indien et Pacifique) qui diffèrent des lieux où ont été conduites la plupart des études sur le charançon noir du bananier. En revanche, d'autres dermaptères ont déjà été identifiés comme prédateurs potentiels de *C. sordidus* et il est raisonnable de penser que beaucoup de dermaptères ayant un régime alimentaire carnivore puissent être considérés comme prédateurs potentiels d'œufs de charançon. *Lanelater fuscipes* et *C. morio* n'ont pas été observés directement en train de prédater des œufs et les événements de prédation observés sont trop rares pour constituer une relation statistique significative. Néanmoins, leur comportement de prospection actif autour des trous où étaient déposés les œufs suggère très fortement la prédation (voir figure 4.1).

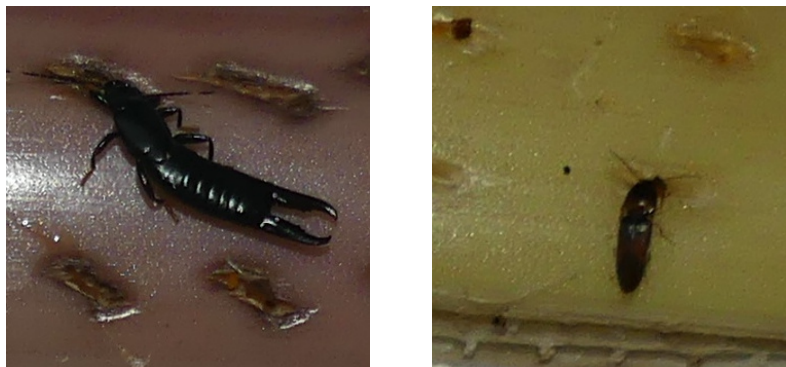


FIGURE 4.1 – Comportements de prospection de la part de *C. morio* et *L. fuscipes*.

Nos résultats confirment ces recherches antérieures mais apportent également des nuances supplémentaires. En effet, le stade de prédation n'était pas connu avec certitude et nos résultats conduisent à penser que ces espèces sont uniquement prédatrices d'œufs ou de larves. Lors des expériences décrites au chapitre 2, plusieurs individus de *S. geminata* et *P. radozkowskii* sont observés s'attaquant à un adulte *C. sordidus* sans être capable de le tuer. En revanche, *S. geminata*, *P. radozkowskii* et *P. megacephala* sont observés en train de consommer des charançons morts, soit déposés en tant que proies sentinelles (chapitre 2), soit attaqués précédemment par des vertébrés (chapitre 3).

Plusieurs prédateurs observés des œufs n'étaient pas pris en compte dans des études précédentes. Ainsi, les blattes, les limaces et les escargots n'avaient encore pas été envisagés comme

prédateurs potentiels des œufs. L'identification de ces prédateurs confirme l'importance des prédateurs généralistes dans la régulation du charançon.

Le principal apport des travaux présentés dans ce manuscrit est néanmoins l'identification de vertébrés comme prédateurs majeurs des adultes. En effet, ces derniers n'avaient jusque là été suspectés que de manière anecdotique (TRESSON *et al.*, 2021c). WOLCOTT, 1923 suggérait que les charançons puissent faire partie du régime alimentaire des lézards porto-ricains, HELY *et al.*, 1982 envisagent les oiseaux et les petits marsupiaux puissent se nourrir de charançons en Australie et DAWL, 1985 mentionnent le crapaud *Rhinella marina* comme prédateur potentiel. Hormis ces suggestions, l'indice le plus complet de prédation de charançon par des vertébrés avait été la découverte d'une puce RFID utilisée pour le suivi spatial de charançon dans un crapaud par VINATIER, 2010. Nos expériences confirment certaines de ces suggestions étant donné que le crapaud *Sclerophrys gutturalis* et le lézard *Calotes versicolor* ont été identifiés comme prédateurs de *C. sordidus*. Néanmoins, l'importance observée des vertébrés et particulièrement des rongeurs (*Suncus murinus* et *Mus musculus*) dans la prédation du charançon est d'un ordre de grandeur sans comparaison avec leur importance dans la bibliographie : lors des expériences présentées au chapitre 3, uniquement des vertébrés ont été observés comme prédateurs des adultes. Dans le cas des disparitions de charançons sans identification du prédateur, la rapidité de l'événement ainsi que les restes de charançons observés dans les images suivantes suggèrent un prédateur de taille et de force importante comparée à un charançon adulte et donc un vertébré. Le service de régulation fourni par les vertébrés dans la régulation du charançon apparaît donc après nos expériences comme majeur et grandement sous-estimé jusqu'à présent. L'observation de la prédation du charançon par des vertébrés est cohérente avec diverses hypothèses concernant les réseaux trophiques, tel que celle du rapport de taille corporelle entre proies et prédateurs (COHEN *et al.*, 1993). Le charançon étant de taille supérieure ou similaire aux autres arthropodes observés à La Réunion (mis à part les araignées lousps *Lycosidae* spp. et babouks *Heteropodia venatoria*), il est cohérent que le charançon soit prédaté par des espèces de plus grande taille, donc des vertébrés.

La nouvelle identification de ces espèces étend les possibilités d'aménagements pour favoriser la régulation du charançon (voir section 1.3) et renforce la compréhension du réseau trophique entourant le charançon du bananier. De plus, l'identification des vertébrés s'est ici faite grâce à un changement de méthode. Il est donc possible que le rôle des vertébrés dans le contrôle biologique soit sous-estimé pour d'autres ravageurs.

1.1.2 Connaissance des stades cibles et complémentarité des prédateurs

Les informations sur le stade cible d'un agent de lutte biologique sont cruciales pour pouvoir comprendre le service de régulation qu'il est susceptible de fournir (STILING et CORNELISSEN, 2005). Dans le cas de *C. sordidus*, les œufs sont le stade le plus vulnérable car les larves sont protégées à l'intérieur du pseudotrunc et les *imago*s restent cachés pendant la majeure partie de la journée (CARVAL *et al.*, 2015b). Cette vulnérabilité en fait une cible intéressante pour la lutte biologique, cependant, la dynamique de population de *C. sordidus* (faible fécondité, espérance de vie élevée) suggère que l'adulte serait une cible plus efficace pour influencer la régulation à long terme dans une bananeraie (VINATIER *et al.*, 2009).

Les expériences présentées ici peuvent permettre un début de discrimination dans la part de régulation fournie par les prédateurs des œufs d'une part et des adultes d'autre part. En effet, sur les parcelles étudiées, les prédateurs des œufs sont omniprésents et les différences dans les communautés observées sont plus fortes en considérant les vertébrés. C'est principalement la présence des vertébrés qui semble expliquer les dégâts mesurés sur les parcelles (*cf.* chapitre 3). Nos résultats tendent donc à favoriser les adultes comme stade cible préférentiel pour la régulation. La longévité des adultes fait qu'un adulte en vie peut continuer de générer des dégâts à long terme. De manière complémentaire, la fécondité faible du charançon fait que le

taux de remplacement des adultes ne sera pas suffisant pour maintenir la population si les adultes sont chassés activement. Des études de modélisations individu-centré semblent confirmer cette dynamique (TELLIER, 2020 ; VINATIER *et al.*, 2009). Ainsi, des prédateurs mobiles ciblant les adultes fourniraient à terme un meilleur contrôle de la population que des prédateurs des œufs (TELLIER, 2020).

Néanmoins, le succès du contrôle de *C. sordidus* avec le recours aux fourmis *P. megacephala* et *T. guineense* (PERFECTO, 1994 ; PERFECTO et CASTIÑEIRAS, 1998) à Cuba ainsi qu'en Ouganda (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2008) suggère que les fourmis sont des acteurs de régulation efficaces. Ainsi, il est possible que ces résultats montrent une part de la régulation qui peut être atteinte par la prédation des œufs ou des larves. En effet, des colonies de *Tetramorium bicarinatum* ont été observées dans des gaines des pseudotroncs de bananiers, ce qui implique une proximité avec les zones de pontes de *C. sordidus* (CARVAL, observation personnelle). Bien que des fourmis aient déjà été observées au sein de galeries creusées par des larves dans des bulbes endommagés, (ABERA-KALIBATA *et al.*, 2007), la capacité générale des fourmis à pouvoir prospecter au sein des galeries récentes reste incertaine (GOLD *et al.*, 2001). Des dermaptères peuvent également être observés à proximité de larves dans des pseudotroncs tombés au sol (CARVAL, observation personnelle). Ces observations suggèrent que certaines espèces identifiées ici comme prédatrices des œufs peuvent également prédater des larves lorsque celles-ci sont rendues accessibles par la dégradation du bulbe. Ce cas de figure se retrouve particulièrement dans des parcelles où les résidus de bananiers ne seraient pas détruits, fournissant un lieu de ponte pour les charançons.

Le meilleur contrôle est a priori celui qui a des effets sur tous les stades de développement en mobilisant des prédateurs divers (TELLIER, 2020). Néanmoins, une bonne connaissance de la dynamique de population du charançon permet de discerner les stades à prioriser. La bonne connaissance des stades ciblés par différents prédateurs peut également permettre de pondérer la régulation qu'il est possible d'attendre lorsqu'il est possible de favoriser uniquement des prédateurs d'un stade particulier.

1.1.3 Mesure des taux de prédation

Lors d'études précédentes, la prédation permise par différentes espèces n'est connue qu'en conditions contrôlées (*e.g.* ABERA-KALIBATA *et al.*, 2008 ; KOPPENHÖFER, 1993 ; KOPPENHÖFER *et al.*, 1992). Lors d'expériences *in situ*, le protocole utilisé ne permet pas de relier avec certitude la prédation observée aux espèces étudiées. La mesure de la prédation permet donc de mieux comprendre l'apport relatif des espèces impliquées et de quantifier le service de régulation fourni.

Ainsi, les vertébrés sont ici les seuls prédateurs observés des adultes de *C. sordidus*, avec *S. murinus* étant responsable de 67.0% des prédictions. Il est alors évident que cette espèce ou des espèces semblables doivent entrer dans la réflexion de systèmes voulant favoriser la régulation de *C. sordidus* (voir section 1.3.2).

Bien que le taux de prédation par espèces soit mesuré de manière plus indirecte pour les œufs, les observations collectées permettent de discerner les espèces impliquées dans la prédation des œufs et quantifier statistiquement leur contribution. Les fourmis (particulièrement *S. geminata*), les limaces et les blattes sont les espèces qui semblent participer le plus à la prédation des œufs.

La mesure du taux de prédation est un indicateur centrale dans la compréhension de la régulation, faisant le lien entre la biodiversité observée d'une part et le service de régulation attendu d'autre part. Sa mesure selon un protocole identique dans toutes les parcelles en fait une mesure objective permettant de comparer la situation des parcelles entre elles. Néanmoins, si cette mesure est centrale dans l'estimation de la régulation, cela reste une information incomplète.

En amont, l'abondance d'individus nécessaire à l'atteinte d'un certain taux de régulation est inconnue, de même que la relation entre paysage, pratiques et abondance des espèces d'intérêt. Ainsi, si il est possible de dire que *S. murinus* est responsable de la majorité des prédictions des adultes, nos expériences ne permettent pas d'affirmer combien d'individus par hectare sont

nécessaires à maintenir une population de charançons acceptable sur une parcelle. Cet aspect sera plus développé en section 1.3.2.

En aval, le taux de prédation des adultes ou des œufs ne traduit pas directement les dégâts qu'il sera possible de mesurer ni les pertes de rendements concrètes pour l'agriculteur. Cet aspect sera plus développé en section 1.2.3.

1.2 Limites et perspectives

1.2.1 Modalités des expériences de proies sentinelles

Bien que notre méthode évite des biais d'échantillonnage, certains biais expérimentaux méritent d'être abordés. Les charançons avaient la possibilité de se cacher sous le morceau de pseudotronc servant de dépôt aux œufs néanmoins, certains charançons sont restés exposés pendant la journée malgré leur comportement photophobe. Par conséquent, certains de ces charançons sont morts par dessiccation (36 sur 250) ou ont été mangés par des prédateurs diurnes comme les lézards (4 sur 250). De plus, les plaques de céramiques solides et claires sur le sol ont également pu modifier le comportement de certaines espèces.

Un autre biais possible est la densité des œufs. Ainsi qu'il est mentionné par LÖVEI et FERRANTE, 2017, la densité anormale des proies et leur exposition seraient susceptibles d'attirer des prédateurs opportunistes. Les concentrations d'œufs utilisées ici dépassent certainement les quantités qui serait possible d'observer dans des conditions non contrôlées, du fait de la faible fécondité de *C. sordidus* (GOLD *et al.*, 2001 ; VINATIER *et al.*, 2009).

En plus de l'exposition diurne, les flashes réguliers produits par les appareils ont pu modifier le comportement des prédateurs potentiels. Par exemple, sur les 19 individus enregistrés sur la parcelle PE, on peut en voir 9 *S. gutturalis* s'approcher des charançons attachés sans les manger, potentiellement perturbés par les flashes. Au contraire, les flashes ont pu attirer certains prédateurs.

Nous n'avons pas utilisé l'infrarouge en premier lieu pour éviter d'exclure d'éventuels prédateurs, car cela pourrait nuire à l'identification des espèces d'invertébrés. Cependant, l'utilisation de caméras infrarouges serait une solution pour pallier aux biais causés par les flashes. Des approches utilisant de la lumière proche-infra-rouges ont récemment été développées (DROISSART *et al.*, 2021).

Notre fréquence d'images a été limitée par des raisons techniques (temps de refroidissement des flashes). Si elle nous a permis de capturer la plupart des événements de prédation, huit événements de prédation ont eu lieu entre deux images. Par ailleurs, l'utilisation de séquences vidéo et infrarouges plutôt que d'images pourrait résoudre ce problème. Dans ce cas, le temps de manipulation des proies pourrait également être mesuré. Cette variable peut être précieuse dans plusieurs modèles d'interaction proie-prédateur (JESCHKE *et al.*, 2002).

Des détecteurs de mouvements sont souvent utilisés pour la détection d'espèces plus grandes telles que les vertébrés avec des pièges photographiques (par exemple le Snapshot Serengeti, SWANSON *et al.*, 2016). La détection d'insectes est à notre connaissance uniquement réalisée par de la soustraction de fond (*e.g.* DROISSART *et al.*, 2021 ; KULYUKIN et MUKHERJEE, 2019 ; PICAULT, CORBIÈRE *et al.*, 2015 ; RATNAYAKE *et al.*, 2021a,b). Des systèmes de caméras à détection de mouvements plus fins pour petits vertébrés ou grands invertébrés ont été développés mais la détection de mouvements d'animaux plus petits reste encore contraignante (HOBBS et BREHME, 2017). La détection de mouvement représente néanmoins une piste particulièrement intéressante en ce qu'elle permet de sélectionner des séquences présentant a priori un intérêt.

Des observations témoins suivant le même protocole mais sans le dépôt de proies pourrait permettre de juger des biais d'exposition et de comportement des prédateurs observés. Par exemple, il serait intéressant de voir si le dépôt de morceaux de pseudotroncs perforés mais sans œufs attire de manière comparable les limaces et les escargots.

1.2.2 Expériences d'exclusion

Des expériences d'exclusion seraient une piste de recherche intéressante afin d'exposer des charançons à certains prédateurs seulement et pouvoir quantifier leur participation relative dans le contrôle du charançon. En enfermant une population connue de charançon, il serait également possible d'étudier les dynamiques de population précises du ravageur et les dégâts ainsi générés.

De telles expériences ont été conduites durant la thèse, en enfermant des jeunes plants sains et des populations connues de charançons dans des cages dont les tailles de mailles différentes permettait le passage de certains prédateurs (voir figure 4.2). Ces expériences n'ont néanmoins pas donné de résultats satisfaisants étant donné que les cages ont représenté un milieu particulièrement attractif pour les fourmis feu qui y ont installé des colonies, biaisant grandement les résultats mesurables en fin d'expérience.



FIGURE 4.2 – Différentes modalités testées lors d'expériences d'exclusion. De gauche à droite, une cage insect-proof, un plant témoin sans cage et une cage avec une maille permettant le passage de fourmis mais pas de charançons.

Moyennant un protocole évitant le biais généré par les fourmis feu, de telles expériences associées à de l'analyse d'images représentent une perspective intéressante pour pouvoir quantifier la régulation fournie par un écosystème. Un protocole similaire avec des mailles plus larges afin de séparer prédateurs vertébrés et invertébrés constitue une piste intéressante au vu de nos résultats. Cette approche pourrait permettre d'avoir le contrôle et la précision d'une expérience *in silico* dans un cadre ouvert *in situ* reflétant une réalité au champ.

1.2.3 Amélioration la quantification des dégâts

Un des facteurs limitants pour l'étude de *C. sordidus* est la difficulté d'estimation des dégâts. Les dommages générés étant internes, une infestation peut dans un premier temps passer inaperçu. De plus, la mesure correcte des dégâts est destructive, empêchant un suivi dynamique de l'évolution d'une infestation. Par ailleurs, le nombre d'adultes piégés est mal corrélé avec les dégâts internes dus aux larves. Ceci s'explique a priori par la différence entre la capacité de dispersion et la longévité des adultes par rapport au larves et par le fait que la mesure des dégâts en fin de récolte intègre toute l'historique d'infestation alors que le piégeage est une mesure ponctuelle (GOLD *et al.*, 2001 ; POEYDEBAT *et al.*, 2017 ; VILARDEBO, 1973).

Les infestations des parcelles sont classiquement mesurées par l'indice de Vilardebo (VILARDEBO, 1973). Cet indice s'obtient par un découpage tangentiel de bulbes de bananiers et l'estimation par l'observateur de la présence de galeries. Une note est alors attribuée allant de 0 pour un bulbe sain à 100 si des galeries sont observées sur tout le pourtour du bulbe. Cette mesure reste donc assez subjective et peut grandement varier d'un observateur à l'autre. De plus, les dégâts peuvent être situés plus ou moins dans le haut ou le bas du bulbe, dans son cœur ou la périphérie. Ainsi, l'état périphérique du bulbe au niveau du sol peut ne pas être représentatif de galeries plus profondes ni de la partie sous-terrine du bulbe. D'autres mesures plus tardives comme le nombre de plants chutés ou les pertes de rendements peuvent être influencés par d'autres facteurs (conditions climatiques, nématodes phytoparasites et maladies) et ne permettent donc pas d'isoler simplement l'importance du charançon dans la perte de rendement.

Nous avons dans les travaux présentés ici effectué des mesures par phytomètre (DIETRICH *et al.*, 2013), en installant des vitroplants initialement vierges de charançons dans les parcelles. Les mesures par phytomètre sont intéressantes car elles intègrent de nombreux paramètres environnementaux (DIETRICH *et al.*, 2013). Les plants phytomètres devraient à terme être représentatifs de l'état sanitaire de la parcelle. Néanmoins, il est possible que des plants jeunes ou exposés sur un intervalle trop court ne traduisent pas l'état de la parcelle en place. Par exemple, les dégâts mesurés sur la parcelle BM au chapitre 3 sont comparables à ceux observés sur la parcelle SL ou LP alors que les populations et les pertes pour l'agriculteur y sont bien plus importantes. En effet, sur la parcelle BM, de nombreux plants sont tombés sous le poids de leur propre régime, révélant des bulbes extrêmement abîmés. Dans les parcelles SL et LP, le charançon est un problème notable mais loin d'empêcher les récoltes comme sur la parcelle BM.

Le développement de méthodes non destructives pour estimer les dégâts internes représentent une perspective intéressante pour améliorer le suivi des infestations et l'établissement de mesures prophylactiques. VINATIER et VINATIER, 2013 ont montré la possibilité de détecter l'activité larvaire par suivi acoustique sans que la méthode soit adoptée à plus grande échelle. De même, des méthodes de carottages fins pourraient permettre un suivi non destructif et mieux représentatif de l'état interne du bulbe qu'une coupe tangentielle. L'adoption de méthodes non destructives de suivi des dégâts pourraient transformer la compréhension des infestations de charançon. Des suivis étendus au sein d'une parcelle de manière annuelle ou semestrielle pourraient permettre de détecter une infestation à un stade peu avancé et déclencher des opérations de piégeages ou de découpe des bananiers infestés.

De même, des suivis continus du développement d'une population de charançons pourraient aider à clarifier les liens entre dynamique des populations de charançons et dégâts mesurés en terme de taux de chute ou de perte de rendements. Une meilleure compréhension de la dynamique des populations de charançons aidera également à appréhender l'état sanitaire d'une parcelle sur la base de piégeages. La quantification des relations entre population d'adultes, œufs déposés, larves, dégâts générés puis renouvellement de la population est nécessaire à un contrôle efficace.

1.3 Aménagements et pratiques pour favoriser le contrôle biologique du charançon

1.3.1 Diversification culturale

Plusieurs études suggèrent que la diversification des espèces végétales au sein d'une parcelle favorise la régulation du charançon du bananier. Cette diversification peut prendre la forme d'un couvert végétal ou de cultures associées. DASSOU *et al.*, 2016 montrent une plus grande abondance de prédateurs généralistes dans les systèmes les plus diversifiés. Dans cette étude, les plantes associées au plantain comprenaient des cacaoyers (*Theobroma cacao*), les palmiers (*Elaeis guineensis*), la papaye (*Carica papaya*) et une large gamme de légumes racines et tubercules.

L'ajout d'une nouvelle espèce végétale (en particulier des graminées de la famille des Poaceae telles que *Brachiara decumbens* et *Cynodon dactylon*) dans une bananeraie peut réduire la prédation intra-gilde et donc favoriser la prédation de *C. sordidus* (DUYCK *et al.*, 2011 ; TIXIER *et al.*, 2013). MOLLOT *et al.*, 2012 mesurent également une prédation des œufs de *C. sordidus* plus élevée dans les parcelles avec des cultures de couverture qu'avec un sol nu.

La diversification culturale peut néanmoins avoir des effets nuancés. Des stratégies de diversification très simples peuvent entraîner une régulation de *C. sordidus* moins importante que celle qui se produit avec un sol nu. MOLLOT *et al.*, 2012, par exemple, montrent que les prédateurs consommaient moins de *C. sordidus* dans une couverture monospécifique de *B. decumbens* que sur un sol nu. De même, CARVAL *et al.*, 2016a ont constaté qu'une couverture monospécifique de *Paspalum notatum* réduit l'abondance de *C. sordidus* mais pas les dommages causés par *C. sordidus* aux bananiers. Ces deux dernières études suggèrent qu'un complexe de plantes peut être nécessaire pour renforcer le contrôle naturel fourni par les prédateurs. L'intégration d'arbustes et d'arbres semble être utile pour améliorer la prédation en général et particulièrement la prédation par les fourmis (DASSOU *et al.*, 2017).

Dans les parcelles étudiées ici, BM, LP et PC présentaient un enherbement inter-rang. Seule la parcelle BM associait une autre culture à la banane, avec un plant de papaye entre chaque bananier. Étant donné les taux de prédation et la biodiversité mesurée sur ces parcelles, la simple diversification culturale ne semble pas expliquer la régulation de *C. sordidus*. Néanmoins, les parcelles BM et PC sont nouvellement installées et il est sans doute encore trop tôt pour percevoir les effets de l'enherbement ou des cultures associées sur la biodiversité et la régulation de *C. sordidus*. De plus, la parcelle BM est située dans un environnement plus urbanisé (lotissements sur deux des côtés de la parcelle) que les autres parcelles qui sont en milieu rural.

1.3.2 Favoriser les habitats

Si l'effet d'enherbement ou de cultures associées ne se devine pas par les parcelles étudiées ici, nos résultats suggèrent l'importance de la présence d'aménagements semi-naturels. Des approches de modélisation ont déjà permis de montrer que la régulation du charançon pourrait être améliorée par la présence de haies et d'habitats semi-naturels (COLLARD *et al.*, 2018).

Nos résultats vont dans le sens de cette hypothèse. En effet, les haies constituent un habitat favorable pour *S. murinus* (NAKAMOTO et NAKANISHI, 2013) qui apparaît comme un acteur important de la régulation de *C. sordidus* à la Réunion. De même, l'installation de mares est une perspective à considérer. Nous pensons que le rôle de *S. gutturalis* mesuré au chapitre 3 est largement sous estimé. En effet, les conditions météorologiques étaient particulièrement sèches durant ces expériences (MÉTÉO-FRANCE, 2020). L'activité des batraciens a en conséquence été fortement impactée. Néanmoins, la parcelle PE est en production depuis 9 ans sans problème notable de charançon (voir sections 1 et 3, chapitre chapitre 3). Cette longévité est remarquable en comparaison avec des conduites plus conventionnelles comme aux Antilles où des jachères espacées de 5 ans maximum sont conseillées pour casser le développement du charançon (HERY *et al.*, 2019 ; LASSOUDIÈRE, 2007). Aux dires de l'agriculteur sur la parcelle PE, le charançon a cessé d'être problématique lors de l'installation des mares dans la parcelle. Ceci rappelle également l'importance d'impliquer les agriculteurs dans la réflexion de systèmes agro-écologiques. Cela concerne l'adoption de pratiques culturales mais peut s'étendre à du suivi de biodiversité (voir PORCHER *et al.*, 2019).

Des cailles pays (*Turnix nigricollis*) ainsi que des tourterelles pays (*Geopelia striata*) ont souvent été observées dans les bananeraies, bien qu'un seul individu ait été enregistré sous nos caméras (voir figure 4.3). Ces espèces sont diurnes et donc ne sont pas actives en même temps que *C. sordidus* mais des comportements de fouille du sol de la part d'oiseaux constituent une piste intéressante. On pourrait imaginer des systèmes de cultures avec un élevage avicole au pied des bananeraies.



FIGURE 4.3 – Photographie de tourterelle pays lors des expériences de proies sentinelles.

Il est également intéressant de remarquer que les parcelles LP, PC et PE sont conduites dans une volonté des agriculteurs de limiter au maximum les traitements phytosanitaires. Les parcelles LP et PE sont les deux parcelles qui montrent le plus de biodiversité, le plus de prédateurs et le plus de régulation du charançon. Bien que notre échantillon de parcelles ne soit pas suffisant pour déterminer avec certitude une relation statistique, la tendance est intéressante à remarquer. De plus, afin de favoriser *S. murinus*, le recours aux raticides devrait être raisonné.

Cependant, la promotion d'espèces comme *S. murinus* et *M. musculus* doit être réfléchie en fonction des contextes car ces dernières sont considérées comme invasives dans plusieurs écosystèmes dans la ceinture tropicale (ISSG, 2021). Favoriser les rongeurs dans les bananeraies peut s'avérer problématique étant donné le statut nuisible des rats dans les bananeraies. En effet, ces derniers peuvent nicher dans les régimes, dégrader les fruits mais également être vecteurs de la leptospirose (MEERBURG *et al.*, 2009).

L'effet précis des différents habitats sur la biodiversité et la régulation du charançon serait à confirmer en conduisant des expériences similaires dans des contextes variés (voir section 2.3.3). Pour confirmer les tendances observées sur les cinq parcelles étudiées, des mesures dans des parcelles expérimentales ou sur un grand nombre de parcelles seraient nécessaires. L'île de la Réunion présentant de nombreux écosystèmes différents, il serait possible de réaliser des expériences dans des agroécosystèmes fondamentalement différents des systèmes conventionnels. Des observations dans les cirques de Mafate, Cilaos ou Salazie qui présentent une biodiversité variée pourraient élargir les horizons des prédateurs potentiels de *C. sordidus*. Par exemple, le Tangue (*Tenrec ecaudatus* ou hérisson malgache, BÉNARD *et al.*, 2016) pourrait être un prédateur potentiel de *C. sordidus*. Cette espèce est bien plus rare à la Réunion que les mammifères référencés ici mais son comportement nocturne et son régime insectivore sont similaires à *S. murinus*.

1.3.3 Favoriser la prédation

COLLARD *et al.*, 2018 mentionnent la longueur d'interface entre habitats et parcelles comme un paramètre important pour optimiser le contrôle biologique. La parcelle PE, traversée d'un réseau de mares et de haies illustre parfaitement cette hypothèse (voir plan des parcelles, figure 3.1, chapitre 3). Cette parcelle est la plus grande des cinq parcelles étudiées mais la maille d'habitats laissés sans perturbation au sein de la parcelle est bien plus dense que pour les autres parcelles qui sont d'un seul tenant. Ceci suggère qu'en plus de la présence d'habitats, leur densité et leur connexion au sein même d'une parcelle pourrait favoriser la régulation. De plus, la stabilité de ces habitats depuis 9 ans a sans doute favorisé l'installation de la biodiversité sur cette parcelle.

De même, l'organisation spatiale d'une parcelle conçue pour faciliter les événements de prédation (*e.g.* patches de sol nu et de couverture herbeuse) pourrait constituer une perspective intéressante. En effet, certaines études suggèrent que la lutte contre les ravageurs peut être influencée à une échelle très locale. Par exemple, l'hétérogénéité de la couverture végétale dans les vignobles peut affecter les interactions proies-prédateurs et le comportement de recherche de nourriture des oiseaux (BARBARO *et al.*, 2016).

De tels effets pourraient également être vérifiés par des expériences de proies sentinelles conduites à une échelle très locale (dizaine de mètres par exemple). Ces expériences pourraient être associées à des marquages d'individus. Il serait alors possible d'avoir une connaissance fine des comportements de prospection et de prédation de certains individus cibles et des conditions les favorisant.

2 Apports de l'analyse d'images en écologie des communautés

2.1 Étude de la biodiversité

2.1.1 Réduction des biais d'échantillonnage

La mesure de la richesse spécifique est un des premiers indicateurs d'intérêt lors de l'étude d'une communauté écologique (MAGURRAN, 1988) et il est important que les mesures effectuées représentent au mieux la réalité. Il existe néanmoins plusieurs biais techniques ou statistiques lors de l'étude d'une communauté (GOTELLI et COLWELL, 2001). L'utilisation d'images comme support d'information est un apport intéressant et complémentaire à d'autres méthodes couramment utilisées.

TABLE 4.1 – Cibles et hypothèses de différentes méthodes d'échantillonnage de la biodiversité mobilisées dans un cadre de contrôle biologique.

Méthode	Organismes cibles	Hypothèse sous-jacente
Image	Varié	Visibilité
Observation (quadrats)	Varié	Visibilité, abondance
Pot Barber	Arthropodes marcheurs	Taille, incapacité à s'échapper
Piège malaise	Insectes volants	Taille, capacité de vol
Piège à colle	Insectes volants	Taille, capacité de vol
Pot jaune	Insectes volants	Taille, capacité de vol, attraction
Analyse de son	Varié	Chant, écholocation

Toute l'information visible concernant une communauté est potentiellement accessible par de l'analyse d'image. Les limites de ce qui peut être visible dépend de l'écosystème étudié et du mode d'acquisition d'images choisi. La visibilité d'un animal sera souvent une condition moins restrictive que les caractéristiques dont dépendent d'autres méthodes (voir tableau 4.1). L'utilisation d'images sera donc potentiellement moins biaisée que d'autres méthodes d'échantillonnage plus spécifiques. Dans le cas des études présentées dans ce manuscrit, l'utilisation d'images permet l'observation de nombreuses espèces qui n'auraient pas été prises en compte avec un échantillonnage par pot Barber, généralement utilisé pour l'étude de communautés entourant *C. sordidus* (*e.g.* COLLARD, 2019 ; MOLLOT, 2014 ; POEYDEBAT, 2016). Ainsi, les vertébrés mais également les invertébrés en capacité de s'échapper de pots Barber (*e.g.* insectes volants, blattes, mollusques et fourmis, voir COLLETT et FISHER, 2017) sont échantillonnés par notre protocole. Néanmoins, la condition de visibilité d'une espèce ou d'un événement peut également s'avérer contraignante (voir section 2.2.3).

Les avantages de l'analyse d'images pour le suivi et l'échantillonnage de la biodiversité ne se limitent néanmoins pas à l'étude de petits organismes. Pour des espèces plus grandes, le relevé de traces ou des fèces peut donner une estimation des populations étudiées mais peut s'avérer limité. Dans ces cas, l'analyse d'images peut se révéler un complément d'information important (voir par exemple figure 4.4).



FIGURE 4.4 – Exemple de l'apport d'image pour l'étude d'espèces de grande taille. Lors du relevé de ce piège photographique, les traces au sol ne permettait pas de discerner le nombre d'ours accompagnant la mère. Cette séquence d'images permet d'identifier quatre ours différents.

La praticité de la prise d'images pour l'échantillonnage dépend néanmoins du cadre étudié. Ainsi, l'étude de biodiversité du sol permet d'avoir un cadre fixe en deux dimensions. Dans le cas d'espèces aériennes ou sous-marines, les déplacements rapides et dans trois dimensions peuvent représenter un obstacle majeur. Bien que des études de suivi de pollinisateurs par images existent par exemple, ces études dépendent de l'existence d'un lieu d'atterrissage privilégié au dessus duquel positionner la caméra (*e.g.* KULYUKIN et MUKHERJEE, 2019 ; RATNAYAKE *et al.*, 2021b). Ceci peut donc représenter un autre biais d'échantillonnage et la zone d'échantillonnage sera potentiellement moins large et la biodiversité observée plus restreinte qu'avec d'autres méthodes de capture d'insectes volants comme un piège malaise, un piège à colle ou un pot jaune.

Dans certains cas de figure également, la seule utilisation d'images ne peut pas permettre la bonne identification d'une espèce, particulièrement si la résolution n'est pas suffisante. Si une identification précise est requise, il pourra être nécessaire d'avoir capturé un spécimen pour pouvoir conduire une identification à l'aide de clefs de détermination. Dans le cas d'insectes, cela demandera la possibilité des observations précises à l'aide de loupe binoculaire avec une résolution qui n'est pas permise par la plupart des protocoles de capture d'images *in situ*. L'utilisation d'images seules pourrait par exemple mener à la confusion d'espèces morphologiquement semblables, telles que des espèces cryptiques (BEHEREGARAY et CACCONE, 2007).

Une des particularité de l'analyse d'images est son caractère non destructif. Ceci peut être un avantage non négligeable, particulièrement lors de l'étude d'espèces rares. Ceci peut néanmoins représenter une contrainte car il est possible qu'un même individu soit enregistré plusieurs fois. Par exemple dans les séquences étudiées au chapitre 3, il n'est pas possible de compter le nombre de d'individus de *S. murinus* différents par parcelle. Peut être un unique individu est-il responsable de toutes les prédateurs sur une parcelle et la différence entre parcelles n'est que l'activité de cet individu. Bien qu'une situation aussi caricaturale soit improbable, il est néanmoins possible que certains individus aient été enregistrés plusieurs fois. Pour certaines espèces, des opérations de marquages peuvent permettre une ré-identification facile. Aussi, la ré-identification d'individus sur des séquences différentes est un domaine de recherche actif (voir section 3.3.1) qui peut permettre de répondre à cette problématique en évitant une étape de capture et de marquage qui peut être fastidieuse.

La biodiversité d'une communauté pourra être sous-estimée ou sur-estimée en fonction du

nombre d'individus échantillonnés et de l'abondance relative des différentes espèces (GOTELLI et COLWELL, 2001). L'utilisation d'images et leur analyse automatique permet de générer un nombre important de données, ce qui représente un avantage certain pour la bonne description d'une communauté. En ce point, l'analyse d'images automatique est avantageuse par rapport à des méthodes d'observations directes (*e.g.* échantillons par quadrats). En comparaison, l'observation directe collectant moins d'information pourrait ignorer des espèces rares et sur-estimer les espèces abondantes.

Il est intéressant de noter que de nombreux parallèles peuvent être établis entre analyse d'images et analyse de paysages sonores en écologie. En effet, de même que pour l'analyse d'images, l'analyse de sons a grandement profité du développement récent des réseaux de neurones. La capture et l'analyse de paysages sonores ouvre de nombreuses perspectives pour le suivi non destructif d'espèces produisant des sons caractéristiques. Ce sont des technologies qui ont par exemple été mobilisées récemment pour le suivi d'oiseaux (TÓTH et CZEBA, 2016), de chauves-souris (MAC AODHA *et al.*, 2018), d'amphibiens (COLONNA *et al.*, 2018) ou de cétacés (ALLEN *et al.*, 2021).

2.1.2 Dynamiques des communautés à court terme

Participant à la réduction de potentiels biais d'échantillonnages, l'accès aux métadonnées permet une meilleure qualité d'information. Associé au caractère non destructeur de cette méthode, cela rend possible des suivis continus dans le temps. Ainsi, des dynamiques et évolutions des communautés sont observables à différents pas de temps. Il est par exemple possible de savoir à quel moment une espèce est observée et de déduire ses périodes d'activité ou son rythme circadien. Par exemple, l'activité nocturne de *S. murinus*, *S. gutturalis*, de myriapodes ou des blattes apparaissent clairement dans notre jeu de données. L'analyse d'images permet également d'avoir une connaissance de l'environnement proche d'un individu observé et de comprendre ses réactions à son milieu. Ainsi, des changements de dynamiques de communautés à très court terme sont observables dans notre jeu de données. Par exemple, à la suite d'une pluie abondante, les gastéropodes sont fréquemment observés. De même, il est possible d'observer les recrutements de fourmis dus à la présence de cadavres de charançons (voir figure 4.5).



FIGURE 4.5 – Recrutement de fourmis (*S. geminata*) suite à la présence d'un cadavre de charançon. L'autre charançon attaché est encore vivant et reste en vie jusqu'à la fin de l'expérience. Les fourmis n'ont réussi qu'à s'attaquer au charançon mort.

Ces observations à court terme et petite échelle ouvrent la perspective d'études de dynamique des communautés à d'autres échelles de temps. Ainsi, la réduction des biais d'échantillonnages

offerte par l'analyse d'images pourrait permettre l'étude de l'évolution d'une communauté à moyen terme (semaine, mois, année). Il serait alors possible d'observer l'évolution de communautés animales suite à un changement de pratique : conversion en agriculture biologique, installation d'habitats pour certaines espèces, pratiques de désherbage. Ceci peut permettre de mieux envisager les leviers disponibles pour favoriser certaines espèces d'intérêt. Parmi les parcelles étudiées ici, il serait par exemple intéressant de voir l'évolution des communautés entre BM et PC qui sont toutes deux de jeunes parcelles mais où la volonté de conservation de la biodiversité est affichée par l'agriculteur dans le cas de la parcelle PC. Il est également possible d'observer la réaction d'une communauté à un changement environnemental brusque, tel que des variations climatiques. Un suivi des parcelles PE et PC dans les mois précédant nos expériences aurait permis de détecter une potentielle diminution de l'activité des amphibiens en relation avec de l'été particulièrement sec pendant lequel se sont déroulées les expériences (voir discussion, section 2 chapitre 3).

Des observations à plus long terme peuvent permettre d'avoir une vision complète de l'évolution d'une communauté et de ses réseaux d'interactions suite à la disparition d'une espèce (DUNNE *et al.*, 2002) ou l'introduction d'une espèce invasive (DAVID *et al.*, 2017). En effet, la prise en compte de l'apparition ou de la disparition d'une espèce est nécessaire à la bonne compréhension de l'évolution d'une communauté écologique (MCKANE et DROSSEL, 2006). L'étude de réseaux d'interactions a jusqu'à présent été principalement constituée d'études ponctuelles et l'utilisation de grandes bases de données (*e.g.* génétique) qu'il est possible d'analyser efficacement peut compenser ce manque de réplication dans les mesures (MA *et al.*, 2018).

2.2 Étude des interactions

2.2.1 Qualification des comportements alimentaires

Si le protocole d'acquisition d'images est adapté à l'observation d'une espèce, il est probable qu'il permette également l'observation de sa prédation. Dans ce cas, les espèces prédatrices et leur comportement pourront être observés sous la seule contrainte de leur visibilité. Ceci représente le principal avantage des images en comparaison à d'autres moyens d'études des réseaux trophiques. En effet, lorsque la prédation est observée, de nombreuses informations concernant l'interaction trophique peuvent être obtenues : prédateurs, proies, ratio proies/prédateurs (*cf.* tableau 2.2, chapitre 2), comportement trophique. De plus l'information ne se limite pas au seul lien trophique mais différentes métadonnées sont également accessibles, tel que l'heure précise de la prédation, les coordonnées géographiques, des variations de l'environnement restreint, l'abondance d'espèces non-impliquée dans la prédation et les relations non-trophiques.

Les blattes prédatrices d'œufs observées dans nos jeux de données sont un exemple intéressant d'étude de comportement alimentaire permis par l'analyse d'images. À plusieurs reprises, il est possible d'observer un unique individu consommer plusieurs des œufs disposés. De même, certaines séquences permettent l'observation de plusieurs espèces de blattes en train de consommer les œufs de manière simultanée. Bien qu'en compétition pour une même ressource, ces espèces ne présentent aucun comportement d'agressivité, menant à un partage des ressources (voir figure 4.6). Des comportements similaires sont observables avec d'autres espèces dans notre jeu de données, tels qu'entre fourmis et limaces, fourmis et dermaptères, dermaptères et limaces.

Un autre exemple de description de comportement de prédation permis par l'utilisation d'images sont les prédatrices infructueuses. Par exemple, des fourmis sont observées s'attaquant à un charançon adulte sans réussir à le capturer (voir figure 4.5). En revanche, plusieurs espèces de fourmis sont observées en train de consommer des restes de charançons déjà morts. De même, dans le cas des fourmis, le nombre d'individus nécessaires pour capturer une proie permet de décrire le comportement de prédation. Ainsi, si une dizaine de *Pheidole radoszowskii* peuvent être nécessaires pour capturer une larve, un unique individu d'*Odontomachus bauri* suffit à la



FIGURE 4.6 – Photographies de blattes consommant des œufs et des restes de charançons simultanément. Les deux individus sont observés côte à côte pendant 6 minutes.

capture. Dans cette situation, de la compétition pour une ressource peut être observée (voir figure 4.7).

De telles séquences d’images peuvent également permettre de mesurer le temps d’interaction entre proie et prédateur. Ainsi, si la capture d’œufs par les fourmis est virtuellement instantanée, la capture de larves vivantes peut prendre plus de 30 minutes, particulièrement dans des contextes de compétition. Par ailleurs, les captures de charançons adultes par *S. murinus* sont particulièrement rapides. L’approche et la capture de deux adultes peut avoir lieu en moins de 30 secondes (voir chapitre 3). Ce temps d’interaction peut traduire une facilité plus ou moins grande à la capture d’une proie et peut être une métrique d’intérêt dans plusieurs modèles d’interaction proie-prédateur (JESCHKE *et al.*, 2002). Cette métrique sera particulièrement difficile à mesurer avec d’autres méthodes d’analyse d’interactions qui ne fournissent pas une description fine de l’événement de prédation.



FIGURE 4.7 – Détails de photographies montrant deux situations de compétition entre *P radoszkowskii* et *O. bauri* pour des larves. Images issues du jeu de données du Costa Rica.

Certaines séquences de notre jeu de données mettent en évidence les biais possibles du metabarcoding de l’ADN comme moyen d’étudier les interactions trophiques. En effet, au cours de cinq sessions, les restes d’un charançon préalablement prédaté ont attiré des fourmis qui s’en sont ensuite nourries sans en être le prédateur primaire. De même, au cours d’une session (voir figure 3.8, chapitre 3 et figure 4.8), une blatte est observée en train de se nourrir de restes de charançon avant d’être la proie d’une musaraigne. Dans ce cas, le metabarcoding de l’ADN aurait identifié la blatte comme un prédateur alors que c’était un comportement charognard et la musaraigne comme un prédateur alors qu’elle agissait en hyper-prédateur. Or, la bonne compréhension de relations trophiques complexes tels que les prédatons intra-guildes,

généralistes ou sur plusieurs niveaux trophiques est nécessaire à la description d'un écosystème (DUFFY *et al.*, 2007; SEIBOLD *et al.*, 2018).



FIGURE 4.8 – Blatte se nourrissant d'une carcasse de charançon.

Le cas de la prédation des œufs par les limaces et les escargots montre un autre comportement alimentaire. En effet, ceux-ci ont une consommation des œufs qui paraît plus opportuniste que d'autres espèces. Il est en effet possible que leur attrait pour les œufs ne soit motivé que par la sève s'écoulant des trous des pseudotroncs. Néanmoins, leur comportement amène à une disparition des œufs qui reste mesurable statistiquement (voir chapitre 3). Cette consommation opportuniste d'œufs par des gastéropodes n'avait encore jamais été mentionnée dans le cas de *C. sordidus*. Une revue rapide des 142 documents retournées par la requête **TITLE-ABS-KEY (gastropod AND egg AND predat*)**¹ sur Scopus retourne 6 documents abordant la prédation d'œufs par des gastéropodes (COX *et al.*, 1999; KARRAKER et DUDGEON, 2014; KUHLMANN, 1994, 1997; LUCIFORA et GARCÍA, 2004; SMITH et REID, 2016). Dans tous les cas, l'étude se déroule en milieu aquatique. Le comportement prédateur de gastéropodes paraît donc considéré comme anecdotique malgré l'importance que nous lui trouvons ici lors de nos expériences. Lors d'incertitude sur l'événement de prédation, comme c'est le cas avec les gastéropodes, des méthodes complémentaires à l'analyse d'images peut permettre d'obtenir une connaissance complète des prédatations observées (analyse de contenus stomacaux, metabarcoding).

2.2.2 Qualification des interactions entre espèces

De même que l'utilisation d'images permet de préciser les comportements alimentaires, elle permet également d'observer diverses interactions entre espèces. Des relations de partage de ressources ou de compétitions sont illustrées figures 4.6 et 4.7 mais toute interaction supposant une proximité physique (apparition dans le même cadre) peut potentiellement être analysée.

En utilisant le recouplement des boîtes englobantes comme mesure de la proximité physique comme au chapitre 2, il est possible d'étudier la coopération entre différents individus d'une même colonie de fourmis. La figure 4.9 décrit le nombre et le type d'interactions relevées entre *Ph. radoszowskii* durant la capture de larves dans une séquence utilisée chapitre 2. Les interactions entre toutes les castes augmentent fortement lors de la capture des larves dans les 30 premières minutes suivant le dépôt des larves. Lors de cette séquence, 6174 minors sont observées et 236 majors (en comptant les redondance des individus détectés plusieurs fois sur des frames successives). Lors du pic d'interaction entre les deux castes, 15 majors sont détectées qui

1. au 13 août 2021

rentrent en interaction 22 fois avec des minors. Les majors sont donc particulièrement sollicités durant cette capture (voir détail figure 4.9).

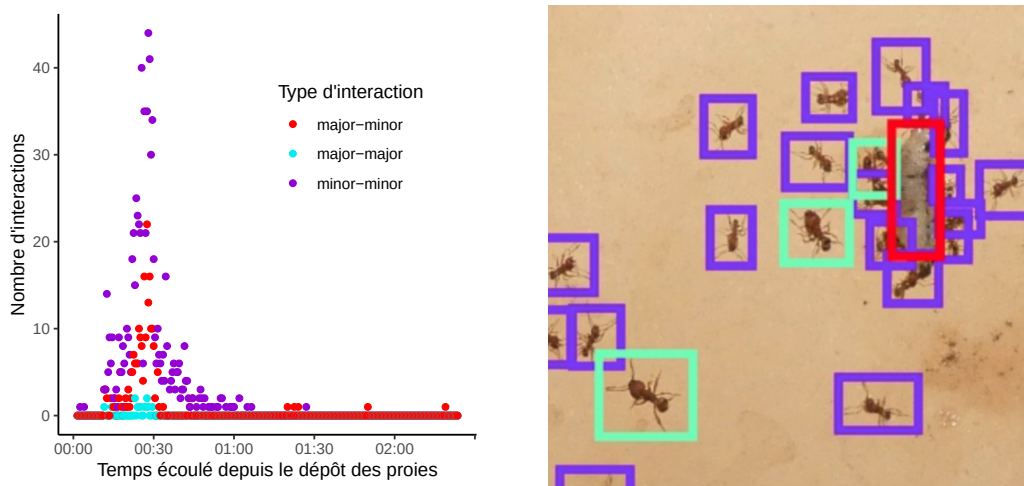


FIGURE 4.9 – Nombre d’interactions entre castes de *P. radoszowskii*.

Les interactions entre plusieurs espèces peuvent être diverses. Bien que les réseaux trophiques soient les réseaux les plus fréquemment utilisés pour décrire un écosystème, les interactions hôte-parasite ou des interactions mutualistes comme plante-pollinisateur peuvent être fondamentaux à la bonne description d’un écosystème (BASCOMPTE, 2010 ; BOHAN *et al.*, 2013 ; INGS *et al.*, 2009). La figure 4.10 résume les interactions trophiques et neutres observées autour du charançon dans les bananeraies réunionnaises.

L’utilisation d’images comme support et l’accès à l’environnement proche d’une interaction permet de décrire précisément les conditions de cette interaction : espèces participantes, nombre d’individus, comportement des participants. Par rapport à d’autres méthodes d’observation, l’analyse d’images permet particulièrement d’étudier des interactions ne laissant pas d’indices matériels. Par exemple, la tolérance d’espèces différentes lors du partage de ressources qui est observé (voir figure 4.6), l’agression ou la fuite (voir figure 4.7) ou encore la coopération entre individus (voir figure 4.9) sont des interactions qui sous-entendent une proximité physique mais qui ne laisseront pas forcément de traces matérielles mesurables. Des méthodes d’observations, telle que celle utilisée ici, permettent de mettre en évidence ces interactions non trophiques.

La description du comportement des espèces observées dans l’interaction et la potentielle reconnaissance d’individus permet la compréhension de ces interactions de manière individu-centrée. Des recherches concernant différents types de réseaux écologiques (trophiques et mutualistes) montrent que le comportement de quelques individus peut façonner la structure d’une communauté (INGS *et al.*, 2009). BECKERMAN *et al.*, 2006, par exemple montrent que les comportements de prospection individuels peuvent expliquer la complexité d’un réseau trophique. Ainsi dans le cas des vertébrés observés lors de nos expériences, il est possible que les musaraignes ou les souris aient pu comprendre un lien entre le dispositif expérimental (flashs, carrelage, trépied) et la présence de nourriture. L’identification précise d’individu pourrait aider à prendre ces possibles biais en compte. Plus largement, il est possible d’imaginer que certaines espèces de vertébrés capables d’apprentissage (rongeurs ou corvidés par exemple) développent des comportements liés à des situations particulières dans des parcelles. De tels comportements appris pourraient alors être fondamentaux à prendre en compte pour l’étude d’un agrosystème.

La plupart des interactions d’intérêt dans l’étude d’un agrosystème nécessitent un contact physique (prédation, parasitisme, pollinisation). En revanche, de nombreuses interactions sont invisibles et ne sont donc pas possible d’étudier par de l’analyse d’images. Dans le cas d’insectes,

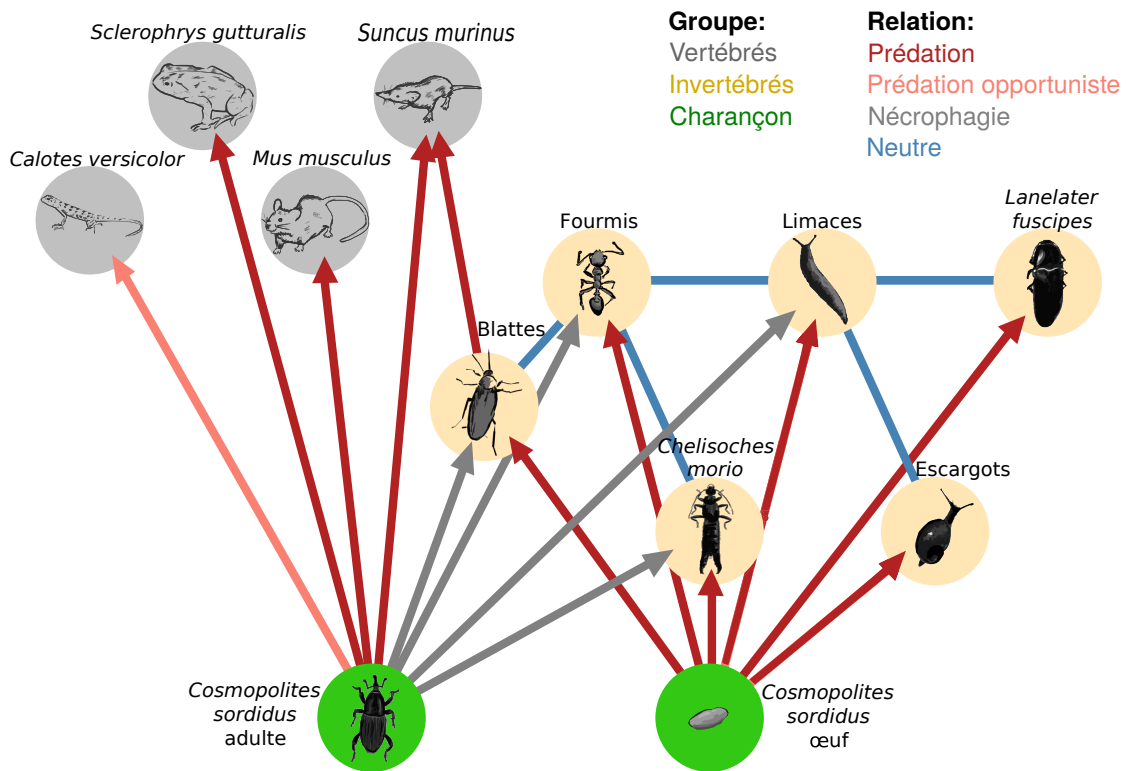


FIGURE 4.10 – Schéma récapitulatif des interactions observées. Seules les interactions d'espèces en lien avec *C. sordidus* sont représentées. Les liens trophiques sont orientés vers le consommateur. Fourmis, blattes, limaces et escargots sont regroupées pour plus de lisibilité mais des interactions au sein de ces groupes (*e.g.* entre espèces de fourmis) sont observées. Le comportement prédateur des limaces est discuté en section 2.2.1. La relation neutre traduit l'absence de confrontation directe mais des espèces partageant une ressource restent en compétition indirecte. Il est à noter que si la quantification n'apparaît pas sur le schéma car les unités sont différentes, les réseaux trophiques et les interactions neutres sont quantifiables (taux de prédateurs et temps de cooccurrence).

les phéromones jouent un rôle prépondérant dans la perception de l'environnement. Dans le cas d'étude de crapauds, de chauve-souris ou d'oiseau, l'analyse de paysage sonore permet d'étudier des interactions sans contact physique direct : attraction de partenaires, compétition sexuelle, fuite lors de l'entente d'un prédateur par exemple.

2.2.3 Quantification des interactions entre espèces

La description d'interactions sur des images permet l'extraction de métriques communes, indépendantes du type d'interaction. Il est par exemple possible de compter le nombre d'interactions physiques comme il a été fait au chapitre 2 ou par exemple de compter les cooccurrences de deux espèces (voir figure 4.11). Le temps passé au même endroit au même moment par deux espèces peut être une mesure de leur tolérance mutuelle ou au contraire d'évitement. Les mesures de cooccurrence généralement relevées lors de l'étude de réseaux trophiques sont des mesures cumulatives qui peuvent surestimer le côtoiement réel de deux espèces (FREILICH *et al.*, 2018). Ainsi par exemple, il est possible que leurs rythmes circadiens soient décalés ou qu'elles aient de faibles chances de rencontre (CANARD *et al.*, 2012). L'analyse d'images permet de mesurer cette cooccurrence de manière fine. Le temps de cooccurrence indiqué sur la figure 4.11 traduit un

temps passé par deux espèces dans la proximité du cadre photographique ($\approx 20 \times 30 \text{ cm}$). Cette mesure de cooccurrence ainsi que l'observation des périodes d'activités (par exemple, figure 3.12 chapitre 3) permettent d'observer une partition de niches temporelles entre différentes espèces vivant au même lieu à des moments différents.

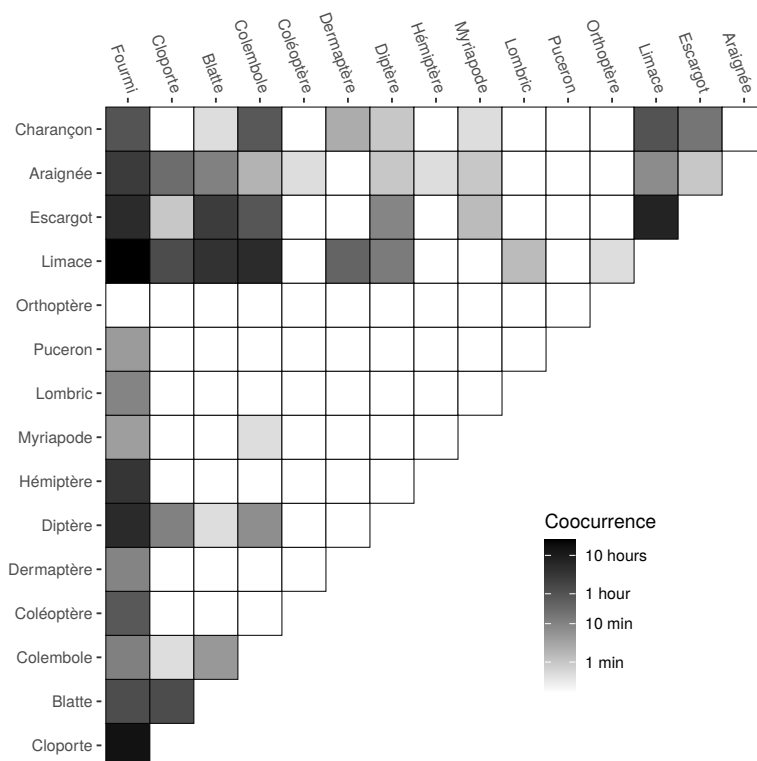


FIGURE 4.11 – Cooccurrences des espèces observées autour des œufs. Les valeurs correspondent à la somme sur l'ensemble des expérimentations

De telles métriques pourraient faciliter l'intégration d'interactions de natures différentes au sein d'un même réseau écologique. La comparaison et l'intégration de plusieurs réseaux écologiques différents restent une tâche complexe mais nécessaire à la bonne compréhension d'un écosystème (FONTAINE *et al.*, 2011 ; THÉBAULT et FONTAINE, 2010).

Une des conséquences de l'utilisation d'images pour la quantification d'interactions est que les deux acteurs de l'interaction seront présents sur l'image. Ainsi, l'observation d'un événement de prédation illustre la proie et le prédateur. En revanche, l'analyse de fèces, de contenus stomacaux ou de boules de déjections donnera uniquement l'information que le prédateur échantillonné a consommé telle proie et l'information obtenue concernera uniquement le comportement alimentaire du prédateur. On sait alors qu'une proie représente telle proportion du régime alimentaire de ce prédateur mais pas de quelle part des prédatations il est responsable. Le réseau trophique reconstruit sera centré sur le prédateur plus que sur la proie.

Un exemple montrant les dilemmes possibles lors de la quantification précise d'interaction est le cas des fourmis. Lors d'études de metabarcoding, de nombreux individus de *S. geminata* montrent de l'ADN de charançon (MOLLOT, 2014). Le partage de repas et la trophallaxie au sein de la colonie pourrait amener à cet omniprésence d'ADN lors de la capture d'une proie pouvant nourrir de nombreux individus. La quantification de cette interaction trophique en se centrant sur le prédateur plutôt que la proie pourrait amener à une sur-estimation du nombre de

charançons consommés. Dans un tel cas de figure, des expériences de proies sentinelles surveillées apportent le complément d'information nécessaire à la bonne quantification de ce lien trophique.

L'utilisation de méthodes complémentaires est importante pour bien quantifier les interactions. En effet, les événements demandant une interaction entre plusieurs espèces ou individus sont plus rares à observer que la simple présence d'une espèce. Ainsi, l'observation de prédation demande soit un contexte favorisant la prédation (ici, des proies sentinelles exposées), soit une quantité importante d'observation, réparties dans l'espace et le temps. En comparaison, des approches comme le metabarcoding ou les isotopes stables fournissent un aperçu plus large du régime d'un individu dans l'espace et le temps. Ceci peut être un facteur d'autant plus important pour des espèces se nourrissant de manière abondante mais peu fréquente tels que les animaux à sang froid.

En plus de la rareté d'événements de prédation, ceux-ci peuvent avoir lieu dans des contextes difficiles d'accès. Ainsi, si toute l'information visible est potentiellement accessible, les événements de prédateurs peuvent avoir lieu dans des endroits inaccessibles à une caméra. Dans le cas du charançon du bananier, la prédation potentielle des larves au sein du pseudotrunc (*e.g.* par des dermaptères ou des fourmis) ne peut pas être observée simplement par caméra. De même, la prédation des adultes ou des œufs dans le sol ne sera pas directement visible. Ceci est une problématique qui peut être généralisée à tous les ravageurs dont le stade générant des dégâts est interne à la plante (insectes foreurs comme les scolytes ou ayant un stade larvaire interne comme les mouches des fruits par exemple). De manière plus large en écologie, il peut être plus facile d'obtenir des fèces ou des pelotes de déjection d'un prédateur que de d'observer l'événement de prédation. L'utilisation d'images pour l'étude des réseaux trophiques pourra faire défaut dans tous les cas où les lieux d'observation d'une espèce et les lieux de prédation diffèrent. Il est par exemple possible que l'observation d'une espèce soit simple dans un contexte particulier mais que les événements de prédation l'entourant soient plus difficiles à observer. Par exemple, le suivi de cétacés par analyse d'images est possible par image satellite mais leur observation à la surface donnera peu d'information sur leur régime alimentaire.

La connaissance du réseau trophique permise par l'analyse d'images ne vient donc pas en remplacement mais en complément d'analyses suivant d'autres protocoles. Dans notre cas, la prédation des charançons adultes et des œufs est observée dans des conditions relativement proche de leur exposition normale aux prédateurs (comme discuté plus en détail en section 1.2.1) mais les prédateurs des larves observées au chapitre 2 sont manifestement opportunistes et ont lieu dans un contexte très différent de la normale (larves exposées plutôt qu'au sein de leur galeries dans un pseudotrunc ou d'un bulbe).

L'importance de l'échantillonnage et de la bonne quantification des interactions pour la description d'un réseau écologique semble d'une importance relative en fonction du réseau étudié. (NIELSEN et BASCOMPTE, 2007) suggèrent que les réseaux écologiques emboîtés (*nested*) sont moins sujets à des biais d'échantillonnages. Ainsi par exemple, à échantillon égal, les réseaux mutualistes de pollinisation seraient décrits de manière plus robuste que des réseaux trophiques. De même, des réseaux centrés autour d'un groupe de généralistes (pollinisateurs ou prédateurs) sera moins sensible à des effets d'échantillonnage.

2.3 Contrôle biologique

2.3.1 Surveillance d'expériences de proies sentinelles

L'identification des prédateurs responsables de la disparition des proies lors d'expériences de proies sentinelles est souvent problématique. En effet, dans 70% des études revues par LÖVEI et FERRANTE, 2017, l'identité des prédateurs ayant consommé les proies reste inconnue. Si les expériences ne sont pas surveillées, l'identification des prédateurs vertébrés peut être déduite par exclusion (*e.g.* DOBBS et POTTER, 2014; LÖVEI et BROWN, 1993; MEEHAN *et al.*, 2012), par

l'étude de modèles de proies (*e.g.* larves en pâte à modeler, GARCÍA *et al.*, 2021 ; GONZALEZ-GOMEZ *et al.*, 2006) ou par corrélation. Dans ces cas, les prédateurs potentiels seront ciblés dans la conception expérimentale en fonction de leurs caractéristiques (taille, capacité de vol, habitats), générant de potentiels biais d'échantillonnage. Ce n'est que récemment que des expériences de proies sentinelles surveillées ont pu confirmer que certains vertébrés étaient des acteurs importants de la régulation des ravageurs. En Suède, par exemple, des expériences de proies sentinelles ont permis de montrer que les souris (*Mus musculus*) et les rats (*Rattus norvegicus*) étaient les prédateurs principaux des ténébrions (*Tenebrio molitor*) (TSCHUMI *et al.*, 2018). Des expériences similaires ont montré que les anoues (*Rana limnocharis*) sont des acteurs majeurs de la régulation de la cicadelle brune (*Nilaparvata lugens*) (HEMERIK *et al.*, 2018 ; ZOU *et al.*, 2017).

2.3.2 Compréhension du rôle des différentes espèces

Les problématiques d'identification des liens trophiques exposées section 2.2 ont de nombreuses conséquences lors d'applications au contrôle biologique et particulièrement pour le contrôle biologique par conservation.

La bonne identification des prédateurs participant potentiellement à la régulation d'une espèce est la première étape pour commencer à réfléchir une stratégie de lutte ciblée contre un ravageur. Des expériences de proies sentinelles non surveillées par exemple pourront donner une idée empirique de la régulation possible dans certains cadres ou systèmes de culture mais sans possibilité de mieux ajuster les systèmes en connaissant les prédateurs impliqués. L'identification de prédateurs et de stades cibles concernés sont facilités par l'analyse d'images. Ainsi, la surveillance d'expériences de proies sentinelles nous a ici permis d'identifier les vertébrés comme prédateurs des charançons adultes et les invertébrés (fourmis, blattes, limaces, dermaptères, coléoptères) comme prédateurs des œufs. Ceci permet de réfléchir des systèmes de cultures et des aménagements en fonction de cette connaissance des acteurs impliqués dans la régulation (voir section 1.3).

Allant avec la bonne identification des stades cibles et des prédateurs impliqués dans la régulation, il est possible de comprendre leur complémentarité et comment en profiter pour favoriser la régulation de manière résiliente. La complémentarité des prédateurs, dans les stades ciblés et dans leurs différentes niches est importante au sein d'un réseau trophique et pour le bon fonctionnement d'un agrosystème (POISOT *et al.*, 2013). Ainsi, si les amphibiens observés pendant les expériences ont eu une activité réduite due à la sécheresse, les mammifères et les insectes ont continué de fournir un service de régulation du charançon. Au delà des habitats et des stades cibles différents, la complémentarité peut également s'opérer au niveau des périodes d'activité des prédateurs. Les rongeurs et amphibiens fournissant un service de régulation en chassant les charançons adultes la nuit alors que lézards et oiseaux le chassent de jour, sans rentrer en compétition directe. Dans les même temps, les fourmis restent omniprésentes au sein de la parcelle, fournissant un service de régulation par la prédation des œufs.

La compréhension des liens trophiques permise par l'analyse d'images peut également mener à l'identification de prédateurs concernant indirectement le ravageur. La prise en compte de prédation intra-gilde est importante pour bien considérer le service de régulation qui pourra être fourni (DAUGHERTY *et al.*, 2007 ; LETOURNEAU *et al.*, 2009). Ainsi, si le prédateur d'un ravageur se nourrit également et préférentiellement d'un autre prédateur, il peut à terme diminuer le service de régulation fourni (DAUGHERTY *et al.*, 2007). L'analyse d'images nous permet ici d'observer un tel cas de figure, avec l'observation d'hyper-prédation de musaraigne sur la blatte (voir figure 3.8 chapitre 3 et figure 4.8). Dans les parcelles suivies, le service de régulation fourni par les musaraignes semble bien plus important que celui fourni par les blattes mais une analyse du régime alimentaire de la musaraigne par metabarcoding pourrait permettre de mieux comprendre ses impacts sur l'agrosystème d'une bananeraie. De manière générale, de par

leur taille et leur consommation de ressources, les vertébrés généralistes sont susceptibles d’être responsables de prédation intra-gilde et leur rôle dans la régulation d’un ravageur est alors à bien nuancer (INGS *et al.*, 2009 ; KARP et DAILY, 2014 ; LOEUILLE et LOREAU, 2005 ; MOONEY *et al.*, 2010).

Regroupant plusieurs ces différentes problématiques de complémentarité et de prédation intra-gilde, le rôle des prédateurs généralistes au sein d’un agrosystème est souvent complexe à estimer correctement. Néanmoins, dans une majorité de cas, l’effet des prédateurs généralistes sur la régulation d’un ravageur semble positif (plus de régulation que de prédation intra-gilde ou de compétition) (SYMONDSON *et al.*, 2002). Dans les parcelles étudiées ici, l’abondance et la diversité de prédateurs généralistes semble favoriser la régulation du charançon. Il est donc probable que les vertébrés observés fournissent un service de régulation plus important que leurs effets non intentionnels.

Il est donc important de bien comprendre les relations entre différentes espèces constituant un agrosystème pour éviter des effets non intentionnels qui mèneraient à une baisse de la régulation en favorisant certaines espèces. Encore une fois, il apparaît que si l’analyse d’images permet d’obtenir des informations étendues sur les communautés peuplant un agrosystème, il est important de compléter ces informations par d’autres méthodes afin de bien replacer les différentes espèces au sein d’un réseau trophique et d’éviter des effets non intentionnels.

2.3.3 Quantification de la régulation

Avec la connaissance des différentes espèces et de leurs interactions au sein d’un agrosystème, Il est plus simple de quantifier le service de régulation fourni et l’apport des pratiques culturales. Ainsi, il est par exemple admis que la préservation des habitats naturels (BIANCHI *et al.*, 2006 ; RUSCH *et al.*, 2016), la diversification des espèces végétales (RATNADASS *et al.*, 2011) et la complexification des paysages agricoles (CHAPLIN-KRAMER *et al.*, 2011 ; RUSCH *et al.*, 2016) sont des leviers pour favoriser le contrôle biologique par conservation. Néanmoins, les liens entre paysages, pratiques culturales, biodiversité, interactions, régulation et dégâts mesurés sont mal connus et fortement contexte-dépendants. Les protocoles proposés ici permettent de clarifier les liens entre la biodiversité observée, les interactions mesurées et la régulation permise par cette biodiversité et ces interactions (voir figure 4.12).



FIGURE 4.12 – Niveaux de connaissance et d’action possible sur un agrosystème. S’il n’est pas possible de jouer directement sur la constitution de la biodiversité, ses interactions et la régulation qui en découle, il est possible d’adapter des pratiques culturales et mettre en place des aménagements du paysage. L’analyse d’images donne une représentation fine de la biodiversité et des interaction qui peut permettre une meilleure compréhension de l’effet des pratiques sur la régulation.

La qualification et la quantification des interactions possibles par analyse d’images permet de mieux comprendre comment favoriser la régulation et de bien la quantifier. Ainsi, au delà de la simple corrélation entre telle pratique culturale, tel aménagement paysager et le service de régulation fourni, cela offre une approche plus mécanistique de la régulation. Une meilleure compréhension des espèces en jeu et du service de régulation qu’elles peuvent a priori fournir rend plus simple le pilotage de systèmes de cultures en espérant un contrôle à long terme.

3 Perspectives pour l'analyse d'images en écologie des communautés

3.1 Contraintes des images en écologie

3.1.1 Volume des jeux de données et accès aux métadonnées

L'étude de sujets biologiques se situe dans plusieurs angles morts de l'analyse automatique. De par la nature du vivant, les données biologiques sont souvent bruitées, qu'il s'agisse d'images naturelles ou de données mesurées. Ceci complexifie l'analyse d'images automatique et explique le besoin de jeux de données importants pour obtenir des résultats robustes.

Cette variabilité est aussi présente dans l'étude des sujets humains par exemple. Néanmoins, dans ce cas, les métadonnées autour d'une image ou d'un enregistrement sont généralement plus faciles à obtenir car les photographies annotées, la localisation et le comportement peuvent être obtenus et analysés relativement facilement². Ceci n'est pas le cas pour des espèces sauvages étudiées *in situ* et les jeux de données pertinents sont donc plus difficiles à réunir. Une labellisation manuelle et des connaissances précises des sujets d'études peuvent être nécessaires pour générer un jeu de données utilisable.

Dans le cas d'analyse sur un sujet précis, il peut être difficile de rassembler un jeu de données assez important pour conduire des analyses robustes.

3.1.2 Variabilité des jeux de données

De plus, les jeux de données biologiques sont souvent déséquilibrés. Lors de l'étude de jeux de données concernant une maladie, il est courant que le nombre d'exemples sains dépasse largement celui des exemples malades (LEEVEY *et al.*, 2018). Lors de l'étude d'animaux ou de végétaux *in situ*, les distributions d'abondances d'espèces sont rarement équilibrées et quelques espèces peuvent dominer un jeu de données en nombre d'individus (voir COLWELL *et al.*, 2012; LONGINO *et al.*, 2002). Cela peut augmenter les possibilités de faux négatifs ou de mauvaises classifications sur des espèces plus rares. Or, le suivi de ces espèces rares peut être crucial pour la compréhension et le suivi d'un écosystème (CARIGNAN et VILLARD, 2002).

Face à ces difficultés inhérentes aux jeux de données biologiques, des méthodes de classification hiérarchique telles que présentées au chapitre 2 apparaissent pertinentes. COLONNA *et al.*, 2018 est un autre exemple d'emploi de classification hiérarchique afin de manipuler des données biologiques avec la classification de chants d'anoues sur des enregistrements sonores. La classification hiérarchique permet particulièrement un gain de robustesse grâce au regroupement de différentes espèces en super-classes possédant des caractéristiques communes. Les super-classes ainsi formées présentent un plus grand nombre et une plus grande diversité d'exemples. Ceci permet a priori une meilleure généralisation du réseau. Le regroupement en super-classe repose, dans notre cas, sur l'hypothèse d'une similarité visuelle entre espèces taxonomiquement proches. En fonction des espèces étudiées, le rang de super-classes pertinent varie. Par exemple il sera sans doute plus pertinent de regrouper fourmis et termites que fourmis et bourdons, bien que ces derniers soient plus proches d'un point de vue taxonomique. On peut émettre l'hypothèse qu'avec un jeu de données grandissant et de plus en plus diversifié, la classification du réseau tendrait vers la classification taxonomique des espèces.

La perfection d'approches hiérarchiques représentent une perspective intéressante pour l'obtention de réseau robuste avec des classes déséquilibrées. Une perspective de recherche est de quantifier l'apport de l'indépendance des différents réseaux. Dans le modèle proposé au chapitre 2, les étapes de détection et de classification sont séparées. Inversement, dans d'autres mo-

2. La facilité d'accès à ces métadonnées explique d'ailleurs le besoin de législation pour le respect de la vie privée des utilisateurs https://www.laquadrature.net/donnees_perso/

dèles de classification hiérarchique, la structure hiérarchique est intégrée dans le modèle même, et l'apprentissage d'une classe participe à l'apprentissage de classes plus larges (*e.g.* REDMON et FARHADI, 2016). Ceci repose néanmoins sur un jeu de donnée important et des classes particulièrement nombreuses (plus de 9000 classes différentes pour REDMON et FARHADI, 2016). Un des avantages de la séparation des différentes étapes est que cela permet de facilement insérer des seuils de confiance dans les prédictions du réseau en fonction des classes. Si lors de la détection de l'espèce, le classifieur retourne une confiance faible, il est possible qu'il y ai eu une erreur plus tôt lors de la détection par exemple.

3.2 Robustesse des prédictions

3.2.1 Compréhension des prédictions

L'interprétation des prédictions de réseaux de neurones est un domaine de recherche très actif. En effet, dans de nombreux domaines, l'utilisation des réseaux est soumise à des impératifs de compréhension des décisions. Or, les activations des couches d'un réseau de neurones sont difficilement interprétables en tant que tel (voir figure 4.13). Pour donner de l'interprétabilité à ces activations, une méthode possible est de remonter les gradients de propagation et déterminer quels pixels d'une image ont le plus été responsable de la décision prise par un réseau (*e.g.* Grad-CAM SELVARAJU *et al.*, 2017). Cette méthode a par exemple été utilisée pour s'assurer de la fiabilité d'un réseau destiné à la reconnaissance de moustiques pour suivi de la malaria (PARK *et al.*, 2020).

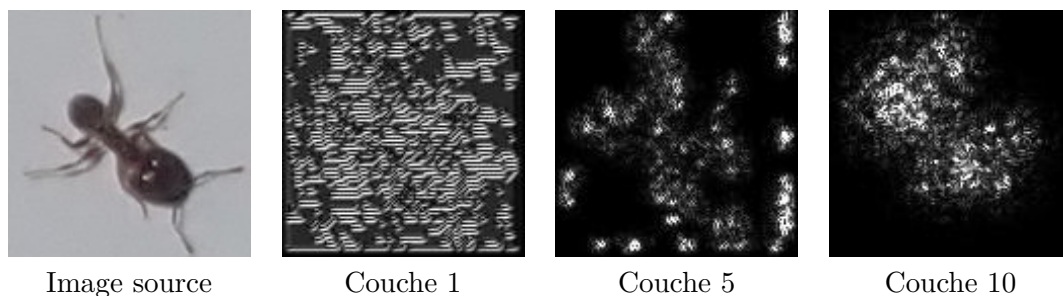


FIGURE 4.13 – Visualisation en nuances de gris des activations des couches convolutives du classifieur de fourmis entraîné chapitre 2. Les visualisations sont normalisées avec une taille de 224×224 px, l'activation maximale d'une couche apparaît en blanc (225) et l'activation minimale en noir (0).

En appliquant la même méthode à des images et à un des classifieurs utilisés pour la classification hiérarchique au chapitre 2, il est possible d'obtenir des cartes d'activation telles que celles présentées figure 4.14. Au vu de ces quelques exemples, la région des mandibules, de la base des antennes et de l'abdomen dans une moindre mesure semblent discriminants dans l'identification des espèces de fourmis par le classifieur. Ces résultats sont intéressants car ils divergent des clefs de détermination et des indices qui auraient été remarqués en premier lieu par un observateur humain comme les longues antennes fines pour *Paratrechina longicornis*, la couleur et forme du thorax pour *Tetramorium bicarinatum* ou la taille de la tête pour *Pheidole megacephala* major.

L'étude de telles cartes d'activation permet de mieux comprendre le comportement du réseau et mieux juger leur robustesse et leur fiabilité. Par exemple, il a été remarqué que les classifieurs sont sensibles aux textures des objets plus qu'à leur forme (GEIRHOS *et al.*, 2018). La compréhension de ce biais permet de le corriger et d'améliorer les performances des réseaux.

Au delà de la correction des prédictions d'un réseau, cela peut aussi amener à des résultats émergents. L'apport d'un point de vue nouveau et non-humain à un problème ouvre de nombreuses perspectives (MAHMUD *et al.*, 2018). Dans l'exemple présenté figure 4.14, la région

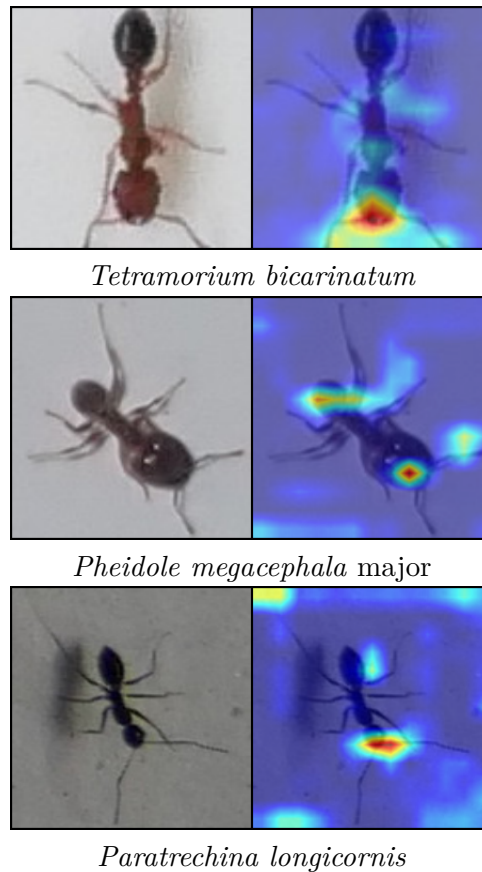


FIGURE 4.14 – Cartes d’activation générées par la méthode Grad-CAM appliquée au classifieur de fourmis entraîné chapitre 2.

des mandibules paraît déterminante dans la classification d’une espèce. La position du clypeus surmontant les mandibules, son insertion au niveau des fosses antennaires et la localisation des fosses antennaires sont effectivement des critères d’identification d’espèces dans les clefs de détermination. Peut être la simple observation de cette région permet de discerner efficacement deux espèces de fourmis ?

3.2.2 Générer un jeu de données

La génération d’un jeu de données peut être facilitée par des méthodes d’apprentissage actif (SETTLES, 2011). Lors d’approches semi-supervisées «*human-in-the-loop*», un réseau est entraîné sur un premier jeu de données puis fait des prédictions sur le reste du jeu de donnée qui sont ensuite vérifiées par un utilisateur. Ce type d’approches peut faciliter la mise en place d’un jeu de données suffisant pour assurer des prédictions assez robustes.

Le facteur limitant pour une utilisation robuste de l’analyse d’images en écologie est principalement la disponibilité des jeux de données. Une approche possible est la science participative (*citizen science*). L’aide de volontaires a par exemple permis la construction de jeux de données de taille importante, comme le jeu de données Snapshot Serengeti (SWANSON *et al.*, 2015) comportant 2,65 millions de séquences d’images issues de pièges photos dans le parc national Serengeti en Tanzanie. Ce jeu de donnée montre plus de 40 espèces différentes dans diverses conditions et a été labellisé grâce à l’aide de milliers de volontaires (SWANSON *et al.*, 2016). À travers l’application associée, Pl@ntet (GOËAU *et al.*, 2013) a pu générer un jeu de données comportant plus de 13 millions d’images et représentant plus de 35 000 espèces de plantes.

L'utilisation des réseaux sociaux pour collecter des photographies est également une méthode permettant de collecter des images afin d'enrichir un jeu de données (MANNOCCI *et al.*, 2021).

Les approches participatives impliquent cependant une confiance dans les compétences en identification des volontaires participants. Des études montrent que l'origine participative d'un jeu de données ne diminue pas forcément sa qualité (KOSMALA *et al.*, 2016) alors que ces approches permettent une quantité et une diversité des données impossibles à obtenir dans le cadre d'une équipe de chercheurs. Néanmoins dans certains cas de figure, des identifications ou des mesures demandent des compétences spécialisées. Ainsi, si l'origine participative ne diminue pas la qualité d'un jeu de données pour l'identification de dizaine d'espèces mammifères dans la savane, dans le cas d'espèces moins connues (insectes, plantes), la science citoyenne peut avoir ses limites. Par exemple, lors d'une expérience comparant les suivis effectués par un groupe «expert» identifiant précisément la flore sauvage observée lors de transects et les suivis par un groupe «volontaire» identifiant la flore par des morphoespèces, ABADIE *et al.*, 2008 montrent une mauvaise répétabilité des observations du groupe de volontaires. Les différences de biodiversité mesurées sont significatives entre les participants et les résultats ont alors une mauvaise reproductibilité. De telles approches «parataxonomiques» peuvent donc avoir des limites quand il s'agit d'espèces complexes à identifier.

De plus des biais sociétaux existent, tendant à favoriser certaines espèces charismatiques (TROUDET *et al.*, 2017). Ainsi, il sera plus facile de mobiliser des volontaires civils pour l'étude de la savane avec le Snapshot Serengeti que d'en trouver pour l'étude d'espèces plus spécifiques et moins populaires telles que le charançon du bananier.

Les approches participatives peuvent également être un moyen de sensibiliser un public. Par exemple, le projet *Oak bodyguard* mené dans des écoles primaires a permis la sensibilisation d'écoliers aux problématiques de lutte biologique en leur faisant confectionner des modèles de proies en pâte à modeler (CASTAGNEYROL *et al.*, 2020). Ce projet a permis la collecte de données dans différents écosystèmes en Europe, montrant l'étendue des jeux de données qu'il est possible d'atteindre grâce à des approches participatives. De même, l'Observatoire Agricole de la Biodiversité (OAB) lancé en 2011 à l'initiative du ministère de l'agriculture a permis le suivi de la biodiversité dans 2 770 parcelles avec la participation des agriculteurs (PORCHER *et al.*, 2019). De tels projets suivis à long terme permettent de générer des jeux de données bien plus conséquents que des suivis et expériences séparés. Ainsi, il devient possible de discerner statistiquement des relations entre pratiques agricoles et biodiversité observée sur les parcelles (BILLAUD *et al.*, 2021).

Le compromis entre qualité et quantité au sein d'un jeu de données se retrouve également dans les moyens de prise de vue. Une prise d'image sur plusieurs spectres (visible, infra-rouges), à différentes échelles ou avec détection de mouvement par exemple peut permettre la collection d'un jeu de donnée de meilleure qualité mais demande des investissements dépassant la caméra numérique pour le grand public. Comme les expériences présentées ici le montrent, il est néanmoins possible d'obtenir un jeu de données intéressant sans matériel spécialisé. De même, des études peuvent être menées avec un apport technique minimal (*e.g.* simple utilisation de smartphone MEISS *et al.*, 2020). De plus, les innovations matérielles pour les études en écologies sont généralement pensées en optimisant l'accessibilité (financière et technique) du matériel (*e.g.* DROISSART *et al.*, 2021).

Au delà de l'augmentation de données réelles, il est également possible de générer artificiellement des données. En effet, l'expérience montre que les algorithmes d'apprentissage profond sont capables d'apprendre des patterns de manière robuste à partir de données majoritairement simulées. Cette propriété a par exemple été utilisée pour la détection de quasars alors que le télescope final n'est pas encore en fonctionnement (PASQUET-ITAM et PASQUET, 2018); pour de l'exploration sous-marine avec des robots, où il est plus facile de générer un environnement sous-marin virtuel pour étudier les réactions du robot en temps réel que de faire de multiples

plongées de test (MANHÃES *et al.*, 2016) ; ou encore pour l'apprentissage de véhicules autonomes à partir de jeux vidéos (RUIZ *et al.*, 2018). De même, les réseaux antagonistes génératifs (*Generative Adversarial Networks*, GAN) ont montré leur capacité à générer des images de grande qualité³ (GOODFELLOW *et al.*, 2014).

De manière plus appliquée au sujet de ce manuscrit, il est par exemple possible de générer des photographies de fourmis dans des conditions contrôlées. Ceci permet d'en connaître le nombre, l'espèce et de s'assurer que les images soient le moins bruitées possibles. Ces fourmis peuvent ensuite être facilement segmentées par seuillage de couleur ou soustraction de fond. Il est alors simple de déduire la position et la classe des différentes fourmis photographiées. Ces fourmis peuvent ensuite être intégrées à un fond bruité pour compléter un jeu de données sans avoir demandé de labellisation à la main (voir figure 4.16). Les jeux de données collectés permettent également de commencer à appliquer des GAN pour la génération d'images de fourmis par exemple (voir figure 4.15).

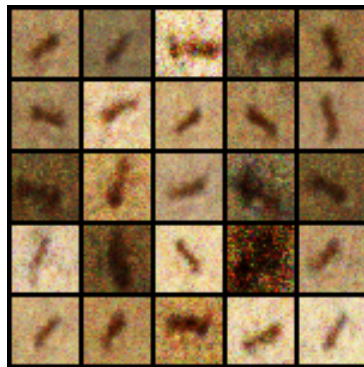


FIGURE 4.15 – Exemples d'images de fourmis générées par GAN avec pour jeu d'entraînement 1500 photographies de fourmis issues du jeu de données du Costa-Rica.

Le surapprentissage est un risque pour tout algorithme d'apprentissage profond, y compris entraîné sur des jeux de données vastes et équilibrés. Aussi, plusieurs méthodes sont couramment utilisées afin de réduire ce risque. Lors de l'utilisation d'apprentissage profond sur un jeu de donnée biologique, potentiellement déséquilibré ou de taille réduite, il est important de considérer ces méthodes, leurs possibilités et leurs limites. Par ailleurs, certaines de ces techniques, comme l'augmentation de données ou le *dropout* (voir figure 4.17, SRIVASTAVA *et al.*, 2014) sont implémentées par défaut dans des environnements de travail en apprentissage profond et les réappliquer manuellement peut s'avérer contre productif.

L'augmentation de données a déjà été décrite au chapitre 1. Il s'agit d'effectuer des transformation légères des images fournies à l'algorithme lors de l'entraînement pour donner le plus de variations possibles pour un même label. Il s'agit généralement de rotations, de symétries, d'ajout de bruit, de changement de teinte ou de saturation. Ces transformations sont généralement sans conséquences sur la bonne correspondance entre le label et le contenu de l'image transformée. On peut néanmoins imaginer des cas de figure en biologie dans lesquels un changement de teinte ou de saturation d'une image peut empêcher la détermination fine du sujet représenté. Deux sous-espèces, des sexes différents ou encore des individus sains ou atteints par une maladie peuvent être discernables par des changements de couleur fins. Dans ces cas, il sera préférable d'éviter l'augmentation de données sur ces aspects-là.

Le *dropout* consiste à l'extinction aléatoire d'une partie des neurones lors de l'apprentissage. Ceci force une certaine redondance des connexions et ainsi une certaine robustesse face au surapprentissage. Cette méthode a été largement adoptée. Néanmoins, le *dropout* peut considérablement augmenter le temps d'apprentissage et les réseaux modernes étant de moins en moins

3. Exemple pour de la génération de visage : <https://thispersondoesnotexist.com/>

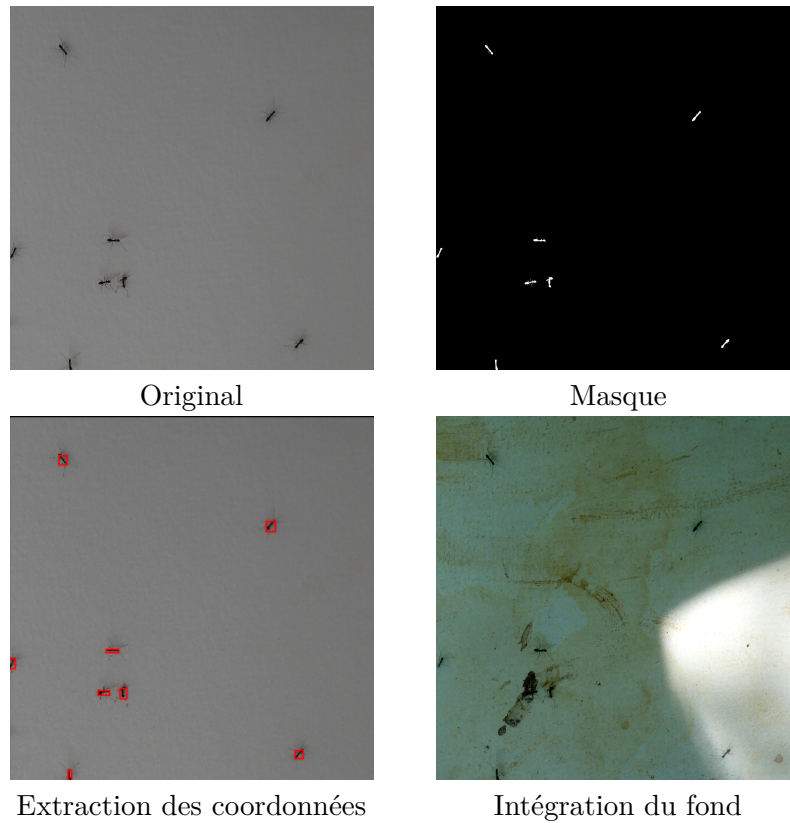


FIGURE 4.16 – Exemple de simulation de données à partir de photographies en conditions contrôlées.

interconnectés, son utilisation n’est pas systématique. Ainsi par exemple, le réseau utilisé principalement dans ce manuscrit, YoloV3 donne de moins bonnes performances avec utilisation de *dropout* (REDMON et FARHADI, 2018). L’utilisation de *batch normalisation* (IOFFE et SZEGEDY, 2015) est également une possibilité pour éviter le surapprentissage. La bonne généralisation d’un apprentissage par les réseaux de neurones profonds est un objectif partagé de nombreuses applications et la recherche dans ce sens est donc très active, proposant de nouvelles méthodes pour améliorer la généralisation des réseaux (*e.g.* FORET *et al.*, 2020).

3.3 Suivi et analyses comportementales

3.3.1 Suivi d’individus

La recherche en écologie adopte peu à peu les technologies développées par ailleurs et de plus en plus de jeux de données sont disponibles. Ainsi, des applications récentes incluent du suivi d’individus (RATNAYAKE *et al.*, 2021b; ROMERO-FERRERO *et al.*, 2019; SRIDHAR *et al.*, 2019; WU *et al.*, 2020a). Cette tâche peut poser des contraintes importantes en fonction des sujets étudiés. Dans le cas du suivi de fourmis par exemple, les différents individus observés sur une séquence sont semblables et connaissent de nombreux croisements et changements de trajectoires rapides (voir figure 4.18). Dans le cas d’espèces aquatiques, les déplacements pourront avoir lieu en trois dimensions avec de nombreux recoupements, ajoutant une contrainte supplémentaire (*e.g.* ENGEL *et al.*, 2021; VILLON, 2019).

Au delà du suivi d’individus au sein d’une même séquence, la reconnaissance d’individus sur des séquences différentes est un domaine de recherche actif. En effet, pour l’étude de sujets humains, la disponibilité des algorithmes de reconnaissance faciale et l’accès à de potentielles

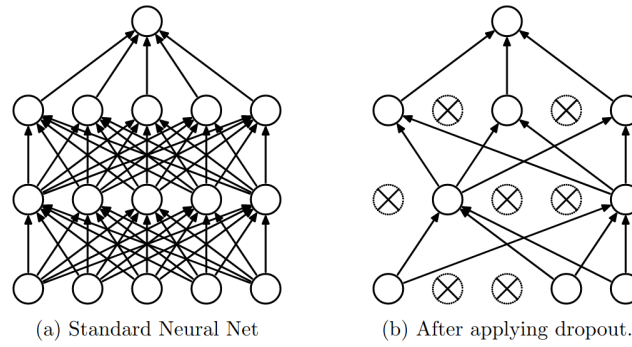


FIGURE 4.17 – Exemple de *dropout*. (a) un réseau entièrement connecté, (b) un réseau après application de *dropout*, les neurones barrés ont été éteints. D’après SRIVASTAVA *et al.*, 2014

métadonnées facilitent la tâche. Le suivi d’animaux non marqués est plus complexe et nécessite des approches différentes. DE BICKI *et al.*, 2021 par exemple, ré-identifient des ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus*) par les motifs de coloration des écailles. VAN ZYL *et al.*, 2020 utilisent des réseaux siamois pour ré-identifier des zèbres par les motifs de leur zébrures. De telles approches présentent un intérêt pour le suivi d’individus dans des contextes où le marquage par GPS des animaux peut s’avérer complexe.

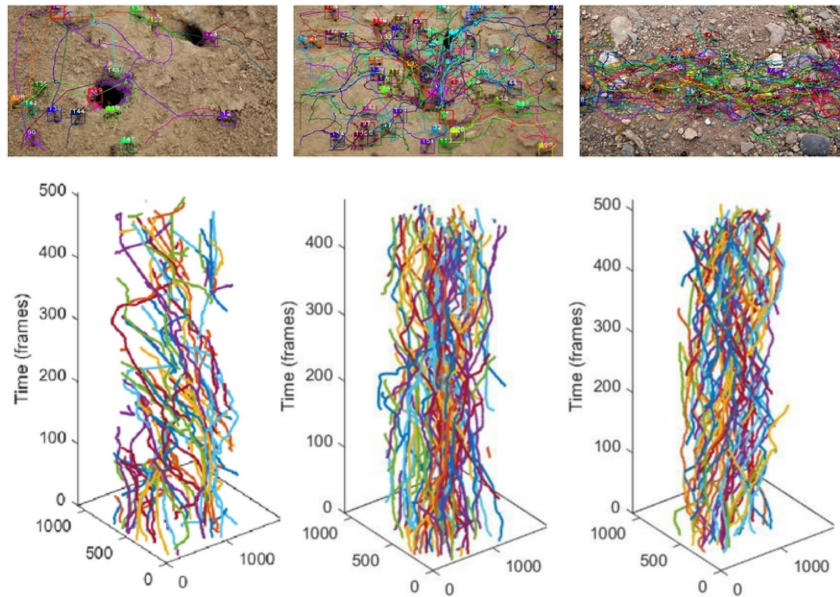


FIGURE 4.18 – Suivi de fourmis dans des scènes extérieures. Extrait de WU *et al.*, 2020a.

3.3.2 Analyses comportementales

De même que pour le suivi d’individus, l’analyse comportementale à partir de séquences d’images est un domaine de recherche où l’écologie peut profiter des méthodes développées par ailleurs. Ainsi, avec de la détection de poses d’animaux, il est possible d’inférer le comportement d’un individu à partir d’une séquence d’images. SWARUP *et al.*, 2021 arrivent ainsi à différencier cinq comportements différents chez le grand panda en captivité (marche, assis, repos, escalade, repas). Avec l’aide de capteurs associés, il est également possible de reconstituer le comportement précis d’individus. En attachant une caméra et des capteurs de mouvements aux membres d’un

chien, EHSANI *et al.*, 2018 ont réussi à entraîner un modèle capable d’inférer les mouvements du chiens en fonction d’une entrée visuelle. Par exemple, une vidéo de quelqu’un lançant une balle sera suivie par un retournement puis une course dans la direction du lancer de la part du modèle. L’établissement de tels modèles comportementaux demande un contrôle fin et est difficilement envisageables sur de la faune sauvage en conditions non contrôlées mais ouvre des perspectives générales pour l’étude des comportements animaux.

Dans le cadre d’insectes sociaux, les comportements collectifs sont plus intéressants à observer que les comportements individuels. Des jeux de données tels que ceux collectés lors des travaux de cette thèse pourraient permettre l’identification de différents comportements de fourmis comme la prospection, l’attaque ou la capture d’une proie (voir figure 4.19). En s’appuyant sur de la détection d’individus, BERNARDES *et al.*, 2021 arrivent par exemple à détecter les événements de trophallaxie chez les abeilles *Melipona quadrifasciata*. L’étude de comportements collectifs d’insectes ouvre de nombreuses perspectives, que ce soit pour la compréhension des écosystèmes mais également le développement d’intelligence artificielle par biomimétisme (BONABEAU *et al.*, 1999).

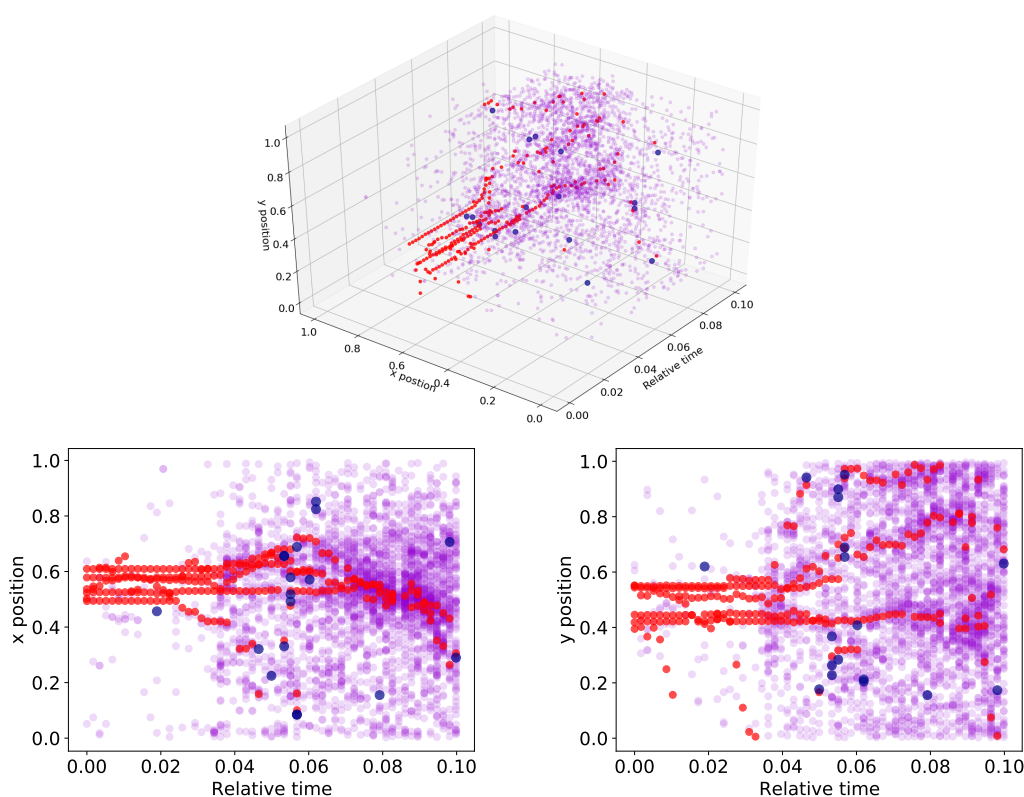


FIGURE 4.19 – Représentation en nuages de points de la position des animaux détectés lors d’une séquence capturée au Costa-Rica (chapitre 2). En dessous sont présentées les projections selon les axes x et y. Les larves sont représentées en rouge, les *Ph. razdokowzkii* en violet et les *O. bauri* en bleu. Les larves sont dans un premier temps statiques au centre de l’image puis emportées par des groupes de fourmis hors du cadre. Des données similaires pourraient amener par exemple à la caractérisation de comportements collectifs de fourmis.

3.4 Accessibilité de l’analyse d’images

Les modes d’acquisition d’images sont variés et les protocoles construit autour de l’analyse d’images peuvent être facilement adaptables. La démocratisation de la photographie numérique

mais également de drones ou de caméras résistantes à des conditions variées offrent des possibilités d'utilisation dans des contextes divers. Des outils d'analyse d'interactions sur des images peuvent par exemple être facilement transférés pour l'étude d'organismes marins avec des caméras submersibles ou l'étude de migrations à grandes échelles sur des images aériennes ou satellite.

En plus de la diversité des espèces qu'il est possible d'étudier, l'étude de tous les aspects visibles de la vie d'une espèce, d'une communauté ou d'un écosystème peuvent profiter de l'analyse d'images. Ainsi, les méthodes développées dans ce manuscrit sont facilement transférables pour l'étude de pollinisation ou de comportement nuptial par l'analyse d'interactions physiques.

L'analyse d'images est champ de recherche touchant à de nombreuses disciplines et la recherche en écologie peut transférer des outils développés à dans des contextes très différents. Par exemple, les travaux présentés dans le chapitre 2 s'inspirent entre autre des travaux de VAN ETEN, 2018a développés pour l'analyse d'images satellite.

3.4.1 Adoption du *deep learning*

Les méthodes d'apprentissage profond sont employées de manière de plus en plus diverses et poussées. Les possibilités offertes par ces technologies évoluent rapidement. Par exemple, l'état de l'art est passé en quelques années de la classification d'images (KRIZHEVSKY *et al.*, 2012), à la détection d'objets (REDMON *et al.*, 2015; REN *et al.*, 2015), à la segmentation d'objets (HE *et al.*, 2017), au suivi d'objets sur des séquences d'images (VALMADRE *et al.*, 2017), à l'analyse d'actions sur des séquences d'images (CARREIRA et ZISSERMAN, 2017; FEICHTENHOFER *et al.*, 2016), à la description sémantique d'images (FANG *et al.*, 2015; GAN *et al.*, 2017).

De manière générale en apprentissage profond, une évolution des outils est sensible dans le sens d'une facilitation de la prise en main. C'est par exemple dans ce but précis qu'a été développé Keras⁴. C'était également une des contraintes de conception de la version 2.0 de Tensorflow⁵. De plus, des outils tels que Docker⁶ rendent plus facile la mise en place d'un environnement de travail adéquat pour transférer des modèles. L'ouverture du code source, des bases de données et des articles à travers des plateformes telles que Github⁷, Gitlab⁸, Kaggle⁹ et ArXiv¹⁰ aident grandement à la transmission des connaissances et à l'adoption des nouvelles méthodes par la communauté. Ainsi, si l'état de l'art évolue très rapidement, c'est également de manière ouverte afin de faciliter les transferts technologiques.

3.4.2 Pertinence des outils

Avec l'essor du *deep learning*, de nombreuses méthodes sont développées autour des réseaux de neurones et de l'apprentissage profond (voir figure 1.17 chapitre 1). La mise en place d'un jeu de données pour de l'analyse automatique d'images avec des réseaux de neurones demande un investissement initial important par la taille du jeu d'entraînement nécessaire. La labellisation peut représenter une charge de travail très importante pour des résultats de qualité variable et cet investissement est donc à bien réfléchir. Au vu des contraintes posées par les jeux de données biologiques et des facteurs influençant la qualité des prédictions d'un réseau de neurones, le tableau 4.2 résume des facteurs justifiant ou objectant l'utilisation d'analyse d'images automatique en biologie.

4. <https://keras.io/>

5. <https://www.tensorflow.org/>

6. <https://www.docker.com/>

7. <https://github.com>

8. <https://about.gitlab.com>

9. <https://www.kaggle.com>

10. <https://arxiv.org>

TABLE 4.2 – Conditions favorisant ou compliquant la mise en place d’analyse d’images automatique en biologie.

Critère	Avantage	Inconvénient
Cadre	Expérience <i>in silico</i>	Expérience <i>in situ</i>
Données récoltées	Nombreuses	Peu nombreuses
Objets à analyser	Nombreux	Peu nombreux
Variabilité des sujets d’étude	Faible	Forte
Risque d’observations imprévues	Faible	Fort
Information voulue	Simple	Abstraite
Répétition de l’expérience	Nombreuses	Ponctuelle

Sans réaliser d’analyse complète (*i.e.* interprétation du contenu d’une image), des algorithmes plus légers ou des traitements statistiques peuvent aider à pré-traiter les données, parfois de manière suffisante pour obtenir l’information voulue. Ainsi, dans le cas de l’analyse de la prédation des adultes présentée chapitre 3, peu d’individus sont observés dans des positions, luminosités et cadrages divers. L’entraînement puis l’utilisation d’un réseau de neurone auraient demandé un lourd travail humain pour des résultats de qualité a priori moindre que ceux présentés dans ce manuscrit. De plus, la connaissance du nombre de charançons restants en fin d’expérience permet de cibler les sessions d’enregistrement d’intérêt. Ainsi, le recours à de la soustraction de fond pour extraire les images d’intérêt suivi d’une analyse manuelle suffisent à obtenir une information de bonne qualité. Une fois l’algorithme de soustraction de fond sélectionné, développé et étalonné empiriquement, les résultats présentés ont été obtenus et vérifiés en une demi-journée de travail.

Dans le cas de la prédation des œufs, les animaux à détecter étaient bien plus nombreux, moins facilement détectables par soustraction de fond et les sessions d’intérêt plus difficiles à cibler. Néanmoins, l’analyse manuelle permet une compréhension détaillée des espèces présentes et des événements observés (prédation des œufs, nécrophagie, comportements collectifs). Le recours à de la soustraction de fond permet dans ce cas également de faciliter l’analyse manuelle. Ainsi, l’analyse manuelle a été possible en dix heures ouvrées pour une personne et fournit une analyse abstraite des événements se déroulant durant les séquences d’images. Étant donné la diversité des espèces observées (62 morphotypes différents), la labellisation nécessaire pour une analyse robuste aurait été bien plus importante. Néanmoins, des informations simples telles que le compte et la position des différents animaux n’est pas relevée précisément. Si ces informations avaient été nécessaires à l’analyse de la prédation, alors le recours à de la détection par réseaux de neurones comme au chapitre 2 aurait été largement profitable.

Dans de tels cas, il peut être difficile de quantifier précisément le seuil à partir duquel l’investissement de temps dans la labellisation devient pertinent en fonction des jeux de données. Cela dépend entre autre des performances qui peuvent être attendues pour une certaine taille de jeu de données. DURDEN *et al.*, 2021 font une étude détaillée des mesures écologiques obtenues lors d’un exercice de classification d’images de faune benthique en fonction de la taille d’un jeu de données d’entraînement voir figure 4.20. Pour différentes tailles de jeu de données d’entraînement sont mesurées des métriques d’analyse d’images mais également des indices de description de la biodiversité en fonction des espèces reportées après classification. Ils utilisent les indices de Hill (richesse morphotypique, $q = 0$; exponentielle de l’indice de Shannon, $q = 1$; inverse de l’indice de Simpson, $q = 2$) comme métriques écologiques. De même que pour les travaux présentés ici, ils voient les espèces rares et le déséquilibre de classes comme les principaux facteurs limitants pour l’obtention de résultats robustes. De telles études peuvent permettre de quantifier les ressources nécessaires afin d’atteindre des résultats comparables à ceux obtenus par un utilisateur humain.

Lorsque les méthodes d’analyse d’images automatiques sont développées pour des utilisations

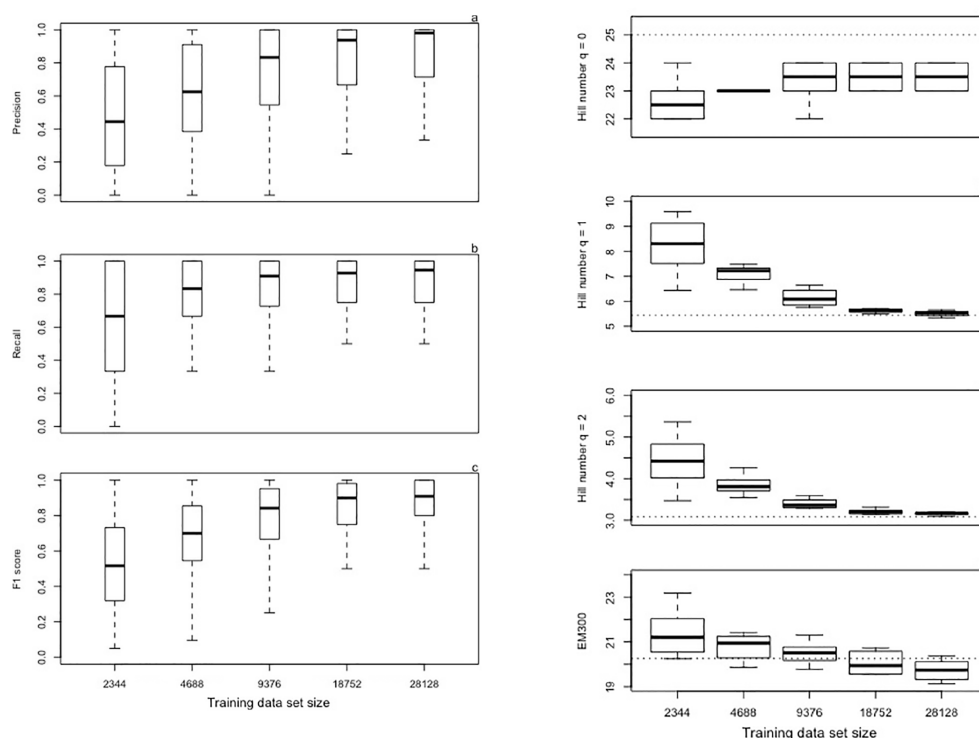


FIGURE 4.20 – Effet de la taille du jeu de données d’entraînement sur différentes métriques d’analyse d’images (*gauche*) et écologiques (*droite*). Les métriques d’analyse d’images sont la précision (a), le rappel (b) et le score F1 (c). Les métriques écologiques sont les indices de Hill (a-c) et la richesse de morphotypes à 300 spécimens EM_{300} (d). Les lignes pointillées marquent les valeurs de ces indices mesurées par un expert humain. Extrait de DURDEN *et al.*, 2021.

répétées lors d’observations *in silico*, cela peut représenter à terme un gain de temps humain considérable. Le pipeline développé au chapitre 2 a été repris pour effectuer de la détection de nématodes sur des plaques microscopiques (voir figure 4.21) et montre des performances intéressantes (96.0% de précision et 95.6% de rappel). Ces résultats sont prometteurs et peuvent à terme représenter une économie de temps humain importante.



FIGURE 4.21 – Utilisation de Corigan pour la détection de nématodes sur plaques microscopiques.

Si le recours à de l’analyse d’images par réseau de neurones peut nécessiter réflexion, la recherche en agronomie et en écologie peut profiter de traitement d’images pour automatiser

ou simplifier des tâches qui sont à l’heure actuelle effectuées manuellement. Ainsi que l’indique le titre du manuel de python pour débutant *Automate the Boring Stuff with Python*¹¹, de nombreuses tâches chronophages ou rébarbatives peuvent être automatisées. Comme il a été montré dans les chapitres précédents, des opérations simples et incluses dans de nombreuses bibliothèques d’analyse d’images documentées telles qu’OpenCV¹² ou PIL¹³ peuvent grandement faciliter de l’analyse d’images. Les protocoles en biologie comprennent souvent une étape de comptage (exemples vécus : estimation du nombre de conidies sur une plaque de microscope, estimation de dégâts sur une échelle semi-quantitative, dénombrement d’insectes dans un piège). Dans de tels cas, une prise d’images adéquate et l’automatisation ou semi-automatisation des analyses avec des opérations simples (seuillage de couleur, soustraction de fond) peut éviter des heures de comptages en quelques lignes de commande. Une adoption plus large de ces méthodes d’analyse d’images dans les protocoles peut permettre un gain de temps non négligeable, rendant la recherche plus efficace.

3.4.3 Portabilité des systèmes

La portabilité et la résistance des moyens de capture d’images est nécessaire à une utilisation *in situ*, où le matériel sera déplacé et exposé aux intempéries. Les progrès technologiques des dernières décennies en matière de miniaturisation rendent désormais la prise d’images possible et abordable dans de nombreuses situations. Ainsi, il est désormais simple d’utiliser une caméra GoPro, un drone voir même un smartphone (*e.g.* MEISS *et al.*, 2020) pour capturer des images de bonne résolution sur le terrain.

Au delà de la capture d’images, le traitement d’images reste encore principalement effectué sur ordinateur après avoir récupéré le matériel. Dans le cas des réseaux de neurones particulièrement, la conception de systèmes embarqués reste complexe. En effet, bien qu’un réseau entraîné soit relativement léger à utiliser par rapport à la tâche demandée, cela reste des algorithmes exigeants d’un point de vue computationnel. Des réseaux classiques tels que VGG16 (SIMONYAN et ZISSERMAN, 2014) peuvent comprendre plusieurs millions de paramètres (≈ 130 millions pour VGG16). Une utilisation efficace nécessite donc généralement une carte graphique, ce qui contraint grandement la conception de systèmes embarqués. Le traitement d’images en direct représente une perspective de développement matériel importante pour des études sur le terrain, particulièrement lorsque les lieux de captures sont difficiles d’accès ou éloignés. L’allègement et la compression des réseaux de neurones est également un domaine de recherche actif pour de telles utilisations (*e.g.* pour utilisation sous-marine PARASCHIV *et al.*, 2020 ; WANG *et al.*, 2020).

Cette problématique ne concerne pas que l’analyse d’images mais peut être étendue à toute mesure devant être traitée sur le terrain. Les nano-ordinateurs de type Raspberry Pi offrent de nombreuses possibilités d’ingénierie pour répondre à ces besoins (JOLLES, 2021). Il est par exemple possible de faire du traitement d’images (*e.g.* DROISSART *et al.*, 2021 ; PROPPE *et al.*, 2020 ; WILKINSON *et al.*, 2021) ou de la collecte de données environnementales (MCBRIDE et COURTER, 2019 ; PROPPE *et al.*, 2020).

4 Synthèse et perspectives

Les apports de cette thèse sont multiples. D’un point de vue méthodologique d’une part, les travaux présentés dans ce manuscrit montrent le potentiel de l’analyse d’images automatique pour une utilisation en écologie. Dans le chapitre 2, il est montré que **l’analyse automatique d’images *in situ* permet une identification et une quantification des interactions**

11. <https://automatetheboringstuff.com/>

12. <https://opencv.org/>

13. <https://pypi.org/project/Pillow/>

écologiques. La détection d'objets peut permettre l'analyse des interactions entre espèces. Cette détection d'objets peut également être effectuée de manière hiérarchique afin d'obtenir plus de robustesse lors de l'analyse de jeux de données comportant des classes déséquilibrées et des exemples peu nombreux. L'analyse d'images par réseaux de neurones peut néanmoins rester contraignante face aux imprévus et à la diversité des animaux à observer *in situ*. Néanmoins, le traitement d'images avec des méthodes telles que la soustraction de fond, permet de grandement faciliter l'analyse manuelle qui succède.

La prise d'images *in situ* dans les bananeraies réunionnaises lors d'expériences de proies sentinelles a ensuite permis **d'identifier les prédateurs généralistes du charançon à la Réunion et quel service de régulation est fourni.** Les vertébrés (musaraignes, souris, crapauds, lézards) semblent être les principaux prédateurs des charançons adultes tandis que les invertébrés sont préférentiellement prédateurs des œufs (fourmis, blattes, limaces, dermaptères et coléoptères). Le service fourni par ces prédateurs généralistes peut être quantifié par les taux de prédateurs mesurés lors des expériences de proies sentinelles et permet la comparaison de la situation de différentes parcelles. L'identification de ces prédateurs et la description précise de leurs interactions permet une meilleure compréhension des réseaux écologiques au sein des bananeraies et des leviers possibles pour favoriser le contrôle biologique par conservation. Ainsi par exemple, l'installation de mares ou de haies au sein des parcelles semble prometteuse pour favoriser la présence de prédateurs et la régulation du charançon. Une meilleure quantification des dégâts et des pertes de rendements engendrés par le charançon est néanmoins encore nécessaire à une quantification totale du service de régulation fourni.

Ces résultats spécifiques au charançon du bananier interrogent sur le rôle des vertébrés dans la régulation d'autres ravageurs dans d'autres écosystèmes. En effet, ces résultats découlant en premier lieu d'une réflexion méthodologique, il est possible que le rôle inattendu des vertébrés observés ici soit le symptôme d'un «biais arthropode» plus général dû aux méthodes employées lors de l'étude des réseaux trophiques autour des ravageurs des cultures. Ceci amène donc à un questionnement plus large : **Quel est le rôle des vertébrés dans le contrôle biologique ?** Au vu de nos résultats ainsi que d'études récentes reposant sur des protocoles similaires, nous faisons l'hypothèse que le rôle des vertébrés dans le contrôle biologique est sous-estimé.

Les travaux de cette thèse confirment le potentiel de l'analyse d'images et de l'utilisation de réseaux de neurones en écologie. L'utilisation d'images comme support d'information est de plus en plus facile et fournit une information riche. Les applications possibles des technologies développées sont nombreuses et présentent un grand potentiel pour amener à une meilleure compréhension du vivant.

Bibliographie

- ABADIE, J.-C., C. ANDRADE, N. MACHON et E. PORCHER (2008). « On the use of parataxonomy in biodiversity monitoring : A case study on wild flora ». In : *Biodiversity and Conservation* 17.14, p. 3485-3500. DOI : 10.1007/s10531-008-9354-z.
- ABERA-KALIBATA, Agnes M, Clifford S GOLD et Roy VAN DRIESCHE (2008). « Experimental evaluation of the impacts of two ant species on banana weevil in Uganda ». In : *Biological Control* 46.2, p. 147-157.
- ABERA-KALIBATA, Agnes M, Clifford S GOLD, Roy G VAN DRIESCHE et Philip E RAGAMA (2007). « Composition, distribution, and relative abundance of ants in banana farming systems in Uganda ». In : *Biological Control* 40.2, p. 168-178.
- ABERA-KALIBATA, Agnes M., Ahsol HASYIM, Clifford S. GOLD et Roy Van DRIESCHE (2006). « Field surveys in Indonesia for natural enemies of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) ». In : *Biological Control* 37.1, p. 16-24. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2005.11.009.
- AGRESTE (2019). *Mémento 2019 Agricole et rural - La Réunion*. Rapp. tech. Ministère de l'agriculture et de l'alimentation.
- AKÇAY, Hüseyin Gökhan *et al.* (2020). « Automated bird counting with deep learning for regional bird distribution mapping ». In : *Animals* 10.7, p. 1207.
- AKELLO, Juliet *et al.* (2007). « *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin as an endophyte in tissue culture banana (*Musa* spp.) » In : *Journal of Invertebrate Pathology* 96.1, p. 34-42. ISSN : 0022-2011. DOI : 10.1016/j.jip.2007.02.004.
- ALLEN, A.N. *et al.* (2021). « A Convolutional Neural Network for Automated Detection of Humpback Whale Song in a Diverse, Long-Term Passive Acoustic Dataset ». In : *Frontiers in Marine Science* 8. DOI : 10.3389/fmars.2021.607321.
- ALTIERI, Miguel A (1999). « The ecological role of biodiversity in agroecosystems ». In : *Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes*. Elsevier, p. 19-31.
- AMMANNA, VHF, SK SAIDAPUR et BA SHANBHAG (2014). « Prey detection in juveniles of an agamid lizard, *Calotes versicolor* (Daudin, 1802)(Reptilia : Squamata) ». In : *Italian Journal of Zoology* 81.1, p. 155-159.
- ARMENDARIZ, Ignacio, Pablo LANDÁZURI et Santiago ULLOA (2014). *Buenas Prácticas para el Control del Picudo del Plátano, *Cosmopolites sordidus*, en Ecuador*. Rapp. tech. Universidad de las Fuerzas Armadas, ESPE. IASA 1 y 2, p. 31.
- BARBARO, Luc *et al.* (2016). « Avian pest control in vineyards is driven by interactions between bird functional diversity and landscape heterogeneity ». In : *Journal of Applied Ecology* 54.2. Sous la dir. de Cristina BANKS-LEITE, p. 500-508. DOI : 10.1111/1365-2664.12740.
- BASCOMPTE, Jordi (2010). « Structure and Dynamics of Ecological Networks ». In : *Science* 329.5993, p. 765-766. ISSN : 0036-8075. DOI : 10.1126/science.1194255.
- BASS, Chris, Ian DENHOLM, Martin S WILLIAMSON et Ralf NAUEN (2015). « The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides ». In : *Pesticide Biochemistry and Physiology* 121, p. 78-87.
- BATES, Douglas *et al.* (2012). « Package 'lme4' ». In : *CRAN. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.

- BEAUHAIRE, Josiane *et al.* (1995). « Identification and synthesis of sordidin, a male pheromone emitted by *Cosmopolites sordidus* ». In : *Tetrahedron Letters* 36.7, p. 1043-1046. ISSN : 0040-4039. DOI : 10.1016/0040-4039(94)02437-G.
- BECKERMAN, A.P., O.L. PETCHEY et P.H. WARREN (2006). « Foraging biology predicts food web complexity ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103.37, p. 13745-13749. DOI : 10.1073/pnas.0603039103.
- BEHEREGARAY, Luciano B et Adalgisa CACCONE (2007). « Cryptic biodiversity in a changing world ». In : *Journal of Biology* 6.4, p. 1-5.
- BÉNARD, Stéphane, Stéphanie DALLEAU-COUDERT, Maëla WINCKLER et Roland BÉNARD (2016). *La Réunion Faune et Flore - Le Guide Naturaliste*. 3^e éd. Austral Éditions. ISBN : 979-10-91894-16-6.
- BENDICHO, A *et al.* (1987). *Poder de percepción de la hormiga Tetramorium guineense para el control biológico del picudo negro del plátano*. Rapp. tech. Instituto de Investigaciones de Sanidad Vegetal.
- BERNARDES, Rodrigo Cupertino *et al.* (2021). « Ethoflow : computer vision and artificial intelligence-based software for automatic behavior analysis ». In : *Sensors* 21.9, p. 3237.
- BIANCHI, Felix JJA, CJH BOOIJ et Teja TSCHARNTKE (2006). « Sustainable pest regulation in agricultural landscapes : a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control ». In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 273.1595, p. 1715-1727.
- BILLAUD, O., R.-L. VERMEERSCH et E. PORCHER (2021). « Citizen science involving farmers as a means to document temporal trends in farmland biodiversity and relate them to agricultural practices ». In : *Journal of Applied Ecology* 58.2, p. 261-273. DOI : 10.1111/1365-2664.13746.
- BLAAUW, B.R. et R. ISAACS (2015). « Wildflower plantings enhance the abundance of natural enemies and their services in adjacent blueberry fields ». In : *Biological Control* 91, p. 94-103. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2015.08.003.
- BOCHKOVSKIY, Alexey, Chien-Yao WANG et Hong-Yuan Mark LIAO (2020). *YOLOv4 : Optimal Speed and Accuracy of Object Detection*.
- BOHAN, D.A. *et al.* (2011). « Automated discovery of food webs from ecological data using logic-based machine learning ». In : *PLoS ONE* 6.12. DOI : 10.1371/journal.pone.0029028.
- BOHAN, David A. *et al.* (2013). « Chapter One - Networking Agroecology : Integrating the Diversity of Agroecosystem Interactions ». In : *Ecological Networks in an Agricultural World*. Sous la dir. de Guy WOODWARD et David A. BOHAN. T. 49. Advances in Ecological Research. Academic Press, p. 1-67. DOI : <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420002-9.00001-9>.
- BONABEAU, Eric, Guy THERAULAZ et Marco DORIGO (1999). *Swarm intelligence*. Springer.
- BOTTOU, Léon (2010). *Large-scale machine learning with stochastic gradient descent*.
- BRODEUR, Jacques et Guy BOIVIN (2006). *Trophic and guild interactions in biological control*. Springer.
- CALDWELL, Douglas E, Darren R KORBER et John R LAWRENCE (1992). « Confocal laser microscopy and digital image analysis in microbial ecology ». In : *Advances in Microbial Ecology*, p. 1-67.
- CANARD, E. *et al.* (2012). « Emergence of structural patterns in neutral trophic networks ». In : *PLoS ONE* 7.8. DOI : 10.1371/journal.pone.0038295.
- CARDINALE, B.J., C.T. HARVEY, K. GROSS et A.R. IVES (2003). « Biodiversity and biocontrol : Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem ». In : *Ecology Letters* 6.9, p. 857-865. DOI : 10.1046/j.1461-0248.2003.00508.x.
- CARIGNAN, V. et M.-A. VILLARD (2002). « Selecting indicator species to monitor ecological integrity : A review ». In : *Environmental Monitoring and Assessment* 78.1, p. 45-61. DOI : 10.1023/A:1016136723584.

- CARREIRA, Joao et Andrew ZISSERMAN (2017). « Quo vadis, action recognition ? a new model and the kinetics dataset ». In : *proceedings of the IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition*, p. 6299-6308.
- CARSON, Rachel (1962). *Silent spring*. Houghton Mifflin Harcourt.
- CARVAL, D. *et al.* (2015a). « Spatiotemporal population dynamics of the banana rind thrips, *Elixothrips brevisetis* (Bagnall) (Thysanoptera : Thripidae) ». In : *Journal of Applied Entomology* 139.7, p. 510-518. DOI : 10.1111/jen.12190.
- CARVAL, Dominique, Benjamin PERRIN, Pierre-François DUYCK et Philippe TIXIER (2015b). « Local and neighboring patch conditions alter sex-specific movement in banana weevils ». In : *Ecology and Evolution* 5.23, p. 5735-5743. DOI : 10.1002/ece3.1818.
- CARVAL, Dominique, Rémi RESMOND, Raphaël ACHARD et Philippe TIXIER (2016a). « Cover cropping reduces the abundance of the banana weevil *Cosmopolites sordidus* but does not reduce its damage to the banana plants ». In : *Biological Control* 99, p. 14-18. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2016.04.004.
- CARVAL, Dominique *et al.* (2016b). « Dominance in a ground-dwelling ant community of banana agroecosystem ». In : *Ecology and Evolution* 6.23, p. 8617-8631.
- CASTAGNEYROL, Bastien *et al.* (2020). « Can school children support ecological research ? Lessons from the Oak Bodyguard Citizen Science Project ». In : *Citizen Science : Theory and Practice* 5.1), p. 1-11.
- CASTIÑEIRAS, A, E PONCE *et al.* (1991). *Efectividad de la utilización de Pheidole megacephala (Hymenoptera : Formicidae) en la lucha biológica contra Cosmopolites sordidus (Coleoptera : Curculionidae)*. Rapp. tech. Instituto de Investigaciones de Sanidad Vegetal.
- CHAPLIN-KRAMER, Rebecca, Megan E O'ROURKE, Eleanor J BLITZER et Claire KREMEN (2011). « A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity ». In : *Ecology Letters* 14.9, p. 922-932.
- CHARBONNIER, Yohan *et al.* (2021). « Pest control services provided by bats in vineyard landscapes ». In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 306, p. 107207. DOI : 10.1016/j.agee.2020.107207.
- CHEN, Hao, Yali WANG, Guoyou WANG et Yu QIAO (2018). « Lstd : A low-shot transfer detector for object detection ». In : *Proceedings of the AAAI Conference on Artificial Intelligence*. T. 32. 1.
- CHING, Travers *et al.* (2018). « Opportunities and obstacles for deep learning in biology and medicine ». English. In : *Journal of the Royal Society Interface* 15.141. ISSN : 1742-5689. DOI : {10.1098/rsif.2017.0387}.
- CHRISTIN, Sylvain, Éric HERVET et Nicolas LECOMTE (2019). « Applications for deep learning in ecology ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.10. Sous la dir. d'Hao YE, p. 1632-1644. DOI : 10.1111/2041-210x.13256.
- COHEN, J.E., S.L. PIMM, P. YODZIS et J. SALDANA (1993). « Body sizes of animal predators and animal prey in food webs ». In : *Journal of Animal Ecology* 62.1, p. 67-78. DOI : 10.2307/5483.
- COLLARD, B. *et al.* (2018). « Spatial organisation of habitats in agricultural plots affects per-capita predator effect on conservation biological control : An individual based modelling study ». In : *Ecological Modelling* 388, p. 124-135. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2018.09.026.
- COLLARD, Blanche (2019). « Effet de l'organisation spatiale intra-parcellaire des habitats sur le contrôle biologique par conservation : étude et modélisation des déplacements de dermaptères dans les bananeraies ». Thèse de doct. Université d'Avignon.
- COLLETT, Rachael A. et Diana O. FISHER (2017). « Time-lapse camera trapping as an alternative to pitfall trapping for estimating activity of leaf litter arthropods ». In : *Ecology and Evolution* 7.18, p. 7527-7533. DOI : 10.1002/ece3.3275.

- COLONNA, Juan G., João GAMA et Eduardo F. NAKAMURA (2018). « A comparison of hierarchical multi-output recognition approaches for anuran classification ». In : *Machine Learning* 107.11, p. 1651-1671. DOI : 10.1007/s10994-018-5739-8.
- COLWELL, R.K. *et al.* (2012). « Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages ». In : *Journal of Plant Ecology* 5.1, p. 3-21. DOI : 10.1093/jpe/rtr044.
- COX, D.L., P. WALKER et T.J. KOOB (1999). « Predation on eggs of the thorny skate ». In : *Transactions of the American Fisheries Society* 128.2, p. 380-384. DOI : 10.1577/1548-8659(1999)128<0380:POEOTT>2.0.CO;2.
- CRUZ, Carlos et Alejandro SEGARRA (1992). « Potential for biological control of crop pests in the Caribbean ». In : *Florida Entomologist*, p. 400-408.
- CUILLÉ, Jean (1950). *Recherches sur le charançon du bananier, "Cosmopolites sordidus" (Germ.) : monographie de l'insecte et recherches de ses chimiotropismes*. Société d'éditions techniques coloniales.
- (1951). « Récentes améliorations des procédés de lutte utilisables contre le Charançon du bananier ». In : *Fruits* 6.7, p. 280-284.
- DASSOU, Anicet Gbèblonoudo, Philippe TIXIER, Sylvain DÉPIGNY et Dominique CARVAL (2017). « Vegetation structure of plantain-based agrosystems determines numerical dominance in community of ground-dwelling ants ». In : *Peerj* 5, e3917.
- DASSOU, Anicet Gbèblonoudo *et al.* (2015). « Ant abundance and *Cosmopolites sordidus* damage in plantain fields as affected by intercropping ». In : *Biological Control* 81, p. 51-57. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2014.11.008.
- DASSOU, Anicet Gbèblonoudo *et al.* (2016). « Contrasting effects of plant diversity across arthropod trophic groups in plantain-based agroecosystems ». In : *Basic and Applied Ecology* 17.1, p. 11-20.
- DAUGHERTY, Matthew P., Jason P. HARMON et Cheryl J. BRIGGS (2007). « Trophic supplements to intraguild predation ». In : *Oikos* 116.4, p. 662-677.
- DAVID, P. *et al.* (2017). « Chapter One - Impacts of Invasive Species on Food Webs : A Review of Empirical Data ». In : *Networks of Invasion : A Synthesis of Concepts*. Sous la dir. de David A. BOHAN, Alex J. DUMBRELL et François MASSOL. T. 56. Advances in Ecological Research. Academic Press, p. 1-60. DOI : <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.001>.
- DAWL, N.M. (1985). « Insect pest management in banana. » In : *Proc. Inter. Seminar-workshop Banana Plantain Res. Dev.*, p. 100-5.
- DE BICKI, Ignacy T *et al.* (2021). « Re-identification of individuals from images using spot constellations : a case study in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) ». In : *Royal Society Open Science* 8.7, p. 201768.
- DEBACH, Paul et David ROSEN (1991). *Biological control by natural enemies*. CUP Archive.
- DENG, Jia *et al.* (2009). « Imagenet : A large-scale hierarchical image database ». In : *2009 IEEE conference on computer vision and pattern recognition*. Ieee, p. 248-255.
- DENMEAD, Lisa H *et al.* (2017). « The role of ants, birds and bats for ecosystem functions and yield in oil palm plantations ». In : *Ecology* 98.7, p. 1945-1956.
- DÉPIGNY, Sylvain *et al.* (2019). « Plantain productivity : Insights from Cameroonian cropping systems ». In : *Agricultural Systems* 168, p. 1-10.
- DEVAULT, Damien A. *et al.* (2018). « Exposure of an urban population to pesticides assessed by wastewater-based epidemiology in a Caribbean island ». English. In : *Science of the Total Environment* 644, p. 129-136. ISSN : 0048-9697. DOI : {10.1016/j.scitotenv.2018.06.250}.
- DEVI, K. Uma *et al.* (2008). « A study of host specificity in the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Hypocreales, Clavicipitaceae) ». In : *Biocontrol Science and Technology* 18.10, p. 975-989. DOI : 10.1080/09583150802450451.

- DIETRICH, Anna L, Christer NILSSON et Roland JANSSON (2013). « Phytometers are underutilised for evaluating ecological restoration ». In : *Basic and Applied Ecology* 14.5, p. 369-377.
- DIRZO, Rodolfo *et al.* (2014). « Defaunation in the Anthropocene ». In : *Science* 345.6195, p. 401-406. ISSN : 0036-8075. DOI : 10.1126/science.1251817.
- DOBBS, Emily K et Daniel A POTTER (2014). « Conservation biological control and pest performance in lawn turf : does mowing height matter ? » In : *Environmental management* 53.3, p. 648-659.
- DONG, Xuanyi *et al.* (2019). « Few-Example Object Detection with Model Communication ». In : *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 41.7, p. 1641-1654. DOI : 10.1109/tpami.2018.2844853.
- DOR, Ariane, Javier VALLE-MORA, Susana Eva RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ et Pablo LIEDO (2014). « Predation of *Anastrepha ludens* (Diptera : Tephritidae) by *Norops serranoi* (Reptilia : Polychrotidae) : Functional Response and Evasion Ability ». In : *Environmental Entomology* 43.3, p. 706-715. DOI : 10.1603/en13281.
- DOUCET, M.M.A de, M.A BERTOLOTTI, A.L GIAYETTO et M.B MIRANDA (1999). « Host Range, Specificity, and Virulence of *Steinernema feltiae*, *Steinernema rarum*, and *Heterorhabditis bacteriophora* (Steinernematidae and Heterorhabditidae) from Argentina ». In : *Journal of Invertebrate Pathology* 73.3, p. 237-242. ISSN : 0022-2011. DOI : 10.1006/jipa.1998.4831.
- DROISSART, Vincent *et al.* (2021). « PICT : A low-cost, modular, open-source camera trap system to study plant–insect interactions ». In : *Methods in Ecology and Evolution*.
- DUCHI, John, Elad HAZAN et Yoram SINGER (2011). « Adaptive subgradient methods for online learning and stochastic optimization. » In : *Journal of machine learning research* 12.7.
- DUFFY, J. Emmett *et al.* (2007). « The functional role of biodiversity in ecosystems : incorporating trophic complexity ». In : *Ecology Letters* 10.6, p. 522-538. DOI : <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01037.x>.
- DUNNE, J.A. *et al.* (2008). « Compilation and network analyses of Cambrian food webs ». In : *PLoS Biology* 6.4, p. 693-708. DOI : 10.1371/journal.pbio.0060102.
- DUNNE, Jennifer A., Richard J.WILLIAMS et Neo D. MARTINEZ (2002). « Network structure and biodiversity loss in food webs : robustness increases with connectance ». In : *Ecology Letters*.
- DURDEN, Jennifer M *et al.* (2021). « Automated classification of fauna in seabed photographs : The impact of training and validation dataset size, with considerations for the class imbalance ». In : *Progress in Oceanography* 196, p. 102612.
- DUYCK, P. -F. *et al.* (2012). « Effect of environment and fallow period on *Cosmopolites sordidus* population dynamics at the landscape scale ». English. In : *Bulletin of Entomological Research* 102.5, p. 583-588. ISSN : 0007-4853. DOI : {10.1017/S0007485312000089}.
- DUYCK, Pierre-François, Patrice DAVID et Serge QUILICI (2007). « Can more K-selected species be better invaders ? A case study of fruit flies in La Réunion ». In : *Diversity and Distributions* 13.5, p. 535-543.
- DUYCK, Pierre-François *et al.* (2011). « Addition of a new resource in agroecosystems : Do cover crops alter the trophic positions of generalist predators ? » In : *Basic and Applied Ecology* 12.1, p. 47-55. DOI : 10.1016/j.baae.2010.11.009.
- EHLER, Les (1998). « Chapter 1 - Conservation biological control : Past, present, and future ». In : *Conservation Biological Control*. Sous la dir. de Pedro BARBOSA. San Diego : Academic Press, p. 1-8. ISBN : 978-0-12-078147-8. DOI : 10.1016/B978-012078147-8/50047-5.
- EHSANI, Kiana *et al.* (2018). « Who let the dogs out ? modeling dog behavior from visual data ». In : *Proceedings of the IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition*, p. 4051-4060.
- EILENBERG, J, A HAJEK et C LOMER (2001). « Suggestions for unifying the terminology in biological control ». In : *Biocontrol* 46.4, p. 387-400.

- ELJAOUHARI, Meryem (2019). « La lutte biologique par conservation du charançon noir (*Cosmopolites sordidus*) par les prédateurs du sol en fonction des pratiques agricoles des bananeraies de la Martinique ». Mém. de mast. Montpellier, France : Montpellier SupAgro.
- ELTON, Charles Sutherland (1958). *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen.
- ENGEL, Anael *et al.* (2021). « In situ three-dimensional video tracking of tagged individuals within site-attached social groups of coral-reef fish ». In : *Limnology and Oceanography : Methods*.
- EUBANKS, MD (2001). « Estimates of the direct and indirect effects of red imported fire ants on biological control in field crops ». In : *Biological Control* 21.1, p. 35-43. ISSN : 1049-9644. DOI : {10.1006/bcon.2001.0923}.
- EVERINGHAM, M. *et al.* (2010). « The Pascal Visual Object Classes (VOC) Challenge ». In : *International Journal of Computer Vision* 88.2, p. 303-338.
- FABRE, Jean-Henri (1879). *Souvenirs Entomologiques*. T. 1. Paris.
- FANG, Hao *et al.* (2015). « From captions to visual concepts and back ». In : *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*, p. 1473-1482.
- FANSI, Gabriel et Justin N OKOLLE (2008). *Dix années de travaux sur le charançon noir du bananier – Expérience d’un technicien*. Rapp. tech. Laboratoire de nematologie/entomologie, CARBAP, p. 5.
- FAO (2019). *FAOSTAT*. <http://www.fao.org/faostat/en/data/QC>.
- FEICHTENHOFER, Christoph, Axel PINZ et Andrew ZISSERMAN (2016). « Convolutional two-stream network fusion for video action recognition ». In : *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*, p. 1933-1941.
- FINKE, Deborah L. et William E. SNYDER (2010). « Conserving the benefits of predator biodiversity ». In : *Biological Conservation* 143.10, p. 2260-2269. DOI : 10.1016/j.biocon.2010.03.022.
- FONTAINE, Colin *et al.* (2011). « The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks ». In : *Ecology Letters* 14.11, p. 1170-1181. DOI : <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x>.
- FORET, Pierre, Ariel KLEINER, Hossein MOBAHI et Behnam NEYSHABUR (2020). « Sharpness-aware minimization for efficiently improving generalization ». In : *arXiv preprint ArXiv : 2010.01412*.
- FREILICH, M.A. *et al.* (2018). « Species co-occurrence networks : Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities ? » In : *Ecology* 99.3, p. 690-699. DOI : 10.1002/ecy.2142.
- FROGGATT, J.L. (1924). « Banana weevil borer (*Cosmopolites sordidus*) ». In : *Queensland Agricultural Journal* 21, p. 369-78.
- (1928). « Banana weevil borer in Java with notes on other crop pests. » In : *Queensland Agricultural Journal* 6, p. 530-41.
- GAN, Zhe *et al.* (2017). « Semantic compositional networks for visual captioning ». In : *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*, p. 5630-5639.
- GARCÍA, Daniel, Marcos MIÑARRO et Rodrigo MARTÍNEZ-SASTRE (2021). « Enhancing ecosystem services in apple orchards : Nest boxes increase pest control by insectivorous birds ». In : *Journal of Applied Ecology* 58.3, p. 465-475. DOI : <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13823>.
- GEIRHOS, Robert *et al.* (2018). « ImageNet-trained CNNs are biased towards texture ; increasing shape bias improves accuracy and robustness ». In : *arXiv preprint arXiv :1811.12231*.
- GIBB, Rory, Ella BROWNING, Paul GLOVER-KAPFER et Kate E JONES (2019). « Emerging opportunities and challenges for passive acoustics in ecological assessment and monitoring ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.2, p. 169-185.
- GIRSHICK, Ross (2015). « Fast r-cnn ». In : *Proceedings of the IEEE international conference on computer vision*, p. 1440-1448.

- GIRSHICK, Ross, Jeff DONAHUE, Trevor DARRELL et Jitendra MALIK (2014). « Rich feature hierarchies for accurate object detection and semantic segmentation ». In : *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*, p. 580-587.
- GODONOU, I. *et al.* (2000). « Field Evaluation of Selected Formulations of *Beauveria bassiana* for the Management of the Banana Weevil (*Cosmopolites sordidus*) on Plantain (*Musa* spp., AAB Group) ». In : *Biocontrol Science and Technology* 10.6, p. 779-788. DOI : 10.1080/09583150020011726.
- GOËAU, Hervé *et al.* (2013). « Pl@ ntnet mobile app ». In : *Proceedings of the 21st ACM international conference on Multimedia*, p. 423-424.
- GOITIA, W et H CERDA (1998). « Hormigas y otros insectos asociados a musáceas y su relación con *Cosmopolites sordidus* Germar (Coleoptera : Curculinoide);[Ants and other insects associated to bananas and their relationship with *Cosmopolites sordidus* Germar (Coleoptera : Curculinoide)] ». In : *Agronomía Tropical (venezuela)*.(48.2, p. 209-224.
- GOLD, Clifford S, Jorge E. PENA et Eldad B. KARAMURA (2001). « Biology and integrated pest management for the banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Coleoptera : Curculionidae) ». In : *Integrated Pest Management Reviews* 6.2, p. 79-155. ISSN : 1572-9745. DOI : 10.1023/A:1023330900707.
- GONZÁLEZ, Damián Negrete *et al.* (2018). « Suitability of *Cordyceps bassiana* and *Metarhizium anisopliae* for biological control of *Cosmopolites sordidus* (Germar)(Coleoptera : Curculionidae) in an organic Mexican banana plantation : laboratory and field trials ». In : *Journal of Plant Diseases and Protection* 125.1, p. 73-81.
- GONZALEZ-GOMEZ, Paulina L, Cristián F ESTADES et Javier A SIMONETTI (2006). « Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest ». In : *Oecologia* 148.1, p. 137-143.
- GOODFELLOW, Ian, Yoshua BENGIO et Aaron COURVILLE (2016). *Deep Learning*. MIT Press.
- GOODFELLOW, Ian *et al.* (2014). « Generative adversarial networks ». In : *Arxiv Preprint Arxiv : 1406.2661*.
- GOTELLI, Nicholas J et Robert K COLWELL (2001). « Quantifying biodiversity : procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness ». In : *Ecology letters* 4.4, p. 379-391.
- GRIESHOP, Matthew J. *et al.* (2012). « Big Brother is Watching : Studying Insect Predation in the Age of Digital Surveillance ». In : *American Entomologist* 58.3, p. 11. DOI : 10.1093/ae/58.3.172.
- GUILLOU, Marion et Gérard MATHERON (2014). *The World's challenge : feeding 9 Billion people*. Springer.
- GUIRADO, Emilio *et al.* (2018). « Automatic whale counting in satellite images with deep learning ». In : *Biorxiv*, p. 443671.
- HAGLER, J.R., M.T. CASEY, A.M. HULL et S.A. MACHTLEY (2021). « A Molecular Approach for Detecting Stage-Specific Predation on *Lygus hesperus* (Hemiptera : Miridae) ». In : *Journal of Insect Science* 20.6. DOI : 10.1093/jisesa/ieaa136.
- HAGLER, James R, Miles T CASEY et Scott A MACHTLEY (2020). « A procedure for pinpointing cannibalism, intraguild predation, and life stage-specific feeding events ». In : *Biocontrol* 65.3, p. 297-304.
- HAGLER, James R. (2016). « A false-positive food chain error associated with a generic predator gut content ELISA ». In : *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 161.3, p. 187-192. DOI : 10.1111/eea.12508.
- (2019). « It's Gut Check Time! A Universal Food Immunomarking Technique for Studying Arthropod Feeding Activities ». In : *Annals of the Entomological Society of America* 112.3, p. 211-219. ISSN : 0013-8746. DOI : 10.1093/aesa/say040.
- HALL, Forrest G *et al.* (1991). « Large-scale patterns of forest succession as determined by remote sensing ». In : *Ecology* 72.2, p. 628-640.

- HALLMANN, Caspar A *et al.* (2017). « More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas ». In : *Plos One* 12.10, e0185809.
- HARGREAVES, H (1940). « Insect pests of bananas ». In : *Agriculture in Uganda*, p. 121.
- HE, Kaiming, Georgia GKIOXARI, Piotr DOLLÁR et Ross GIRSHICK (2017). « Mask r-cnn ». In : *Proceedings of the IEEE international conference on computer vision*, p. 2961-2969.
- HELY, P Carl, Gordon PASFIELD, John G GELLATLEY *et al.* (1982). *Insect pests of fruit and vegetables in NSW*. Department of Agriculture, New South Wales.
- HEMERIK, Lia *et al.* (2018). « Survival analysis of brown plant hoppers (*Nilaparvata lugens*) in rice using video recordings of predation events ». In : *Biological Control* 127, p. 155-161. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2018.08.023.
- HERY, Marcus *et al.* (2019). *Manuel du planteur*. Rapp. tech. Institut Technique Tropical.
- HOBBS, Michael T et Cheryl S BREHME (2017). « An improved camera trap for amphibians, reptiles, small mammals, and large invertebrates ». In : *PloS one* 12.10, e0185026.
- HODSON, A., Joel SIEGEL et Edwin LEWIS (2012). « Ecological influence of the entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae*, on pistachio orchard soil arthropods ». In : *Pedobiologia* 55. DOI : 10.1016/j.pedobi.2011.10.005.
- HØYE, Toke T *et al.* (2021). « Deep learning and computer vision will transform entomology ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118.2.
- IANDOLA, Forrest N *et al.* (2016). « SqueezeNet : AlexNet-level accuracy with 50x fewer parameters and < 0.5 MB model size ». In : *Arxiv Preprint Arxiv :1602.07360*.
- IENCO, Dino, Raffaele GAETANO, Claire DUPAQUIER et Pierre MAUREL (2017). « Land cover classification via multitemporal spatial data by deep recurrent neural networks ». In : *IEEE Geoscience and Remote Sensing Letters* 14.10, p. 1685-1689.
- INGS, T.C. *et al.* (2009). « Ecological networks - Beyond food webs ». In : *Journal of Animal Ecology* 78.1, p. 253-269. DOI : 10.1111/j.1365-2656.2008.01460.x.
- IOFFE, Sergey et Christian SZEGEDY (2015). « Batch normalization : Accelerating deep network training by reducing internal covariate shift ». In : *International conference on machine learning*. PMLR, p. 448-456.
- IPPC (2018). *Invasive ants as a biosecurity threat*. International Plant Protection Convention.
- ISSG (2021). *Global Invasive Species Database*.
- JEPSON, F.P. (1914). *A Mission to Java in Quest of Natural Enemies for a Coleopterous Pest of Bananas (Cosmopolites sordidus, Chev.)*.
- JESCHKE, J.M., M. KOPP et R. TOLLRIAN (2002). « Predator functional responses : Discriminating between handling and digesting prey ». In : *Ecological Monographs* 72.1, p. 95-112. DOI : 10.1890/0012-9615(2002)072[0095:PFRDBH]2.0.CO;2.
- JOACHIM, Clarisse *et al.* (2019). « Cancer burden in the Caribbean : an overview of the Martinique Cancer Registry profile ». In : *Bmc Cancer* 19.1, p. 239. ISSN : 1471-2407. DOI : 10.1186/s12885-019-5434-6.
- JOLLES, Jolle W. (2021). « Broad-scale applications of the Raspberry Pi : A review and guide for biologists ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 12.9, p. 1562-1579. DOI : <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13652>.
- JONES, David R (2018). *Handbook of diseases of banana, abaca and enset*. CABI.
- JOSEPH, Maxwell B. (2020). « Neural hierarchical models of ecological populations ». In : *Ecology Letters* 23.4. Sous la dir. de Carl BOETTIGER, p. 734-747. DOI : 10.1111/ele.13462.
- KAAYA, G. P., K. V. SESHU-REDDY, E. D. KOKWARO et D. M. MUNYINYI (1993). « Pathogenicity of *Beauveria bassiana*, *Metarhizium anisopliae* and *Serratia marcescens* to the banana weevil *Cosmopolites sordidus* ». In : *Biocontrol Science and Technology* 3.2, p. 177-187. DOI : 10.1080/09583159309355274.

- KAMILARIS, Andreas et Francesc X. PRENAFETA-BOLDÚ (2018). « Deep learning in agriculture : A survey ». In : *Computers and Electronics in Agriculture* 147, p. 70-90. DOI : 10.1016/j.compag.2018.02.016.
- KARP, Daniel S et Gretchen C DAILY (2014). « Cascading effects of insectivorous birds and bats in tropical coffee plantations ». In : *Ecology* 95.4, p. 1065-1074.
- KARP, Daniel S. *et al.* (2018). « Crop pests and predators exhibit inconsistent responses to surrounding landscape composition ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115.33, E7863-E7870. ISSN : 0027-8424. DOI : 10.1073/pnas.1800042115.
- KARRAKER, N.E. et D. DUDGEON (2014). « Invasive apple snails (*Pomacea canaliculata*) are predators of amphibians in South China ». In : *Biological Invasions* 16.9, p. 1785-1789. DOI : 10.1007/s10530-014-0640-2.
- KATOLE, Atul Laxman *et al.* (2014). « Hierarchical Deep Learning Architecture for 10K Objects Classification ». In : *Arxiv Preprint Arxiv :1509.01951*.
- KING, R.A., D.S. READ, M. TRAUGOTT et W.O.C. SYMONDSON (2008). « Molecular analysis of predation : A review of best practice for DNA-based approaches ». In : *Molecular Ecology* 17.4, p. 947-963. DOI : 10.1111/j.1365-294X.2007.03613.x.
- KINGMA, Diederik P et Jimmy BA (2014). « Adam : A method for stochastic optimization ». In : *arXiv preprint arXiv :1412.6980*.
- KLEIN, Alexandra-Maria *et al.* (2007). « Importance of pollinators in changing landscapes for world crops ». In : *Proceedings of the Royal Society B-biological Sciences* 274.1608, p. 303-313. ISSN : 0962-8452. DOI : {10.1098/rspb.2006.3721}.
- KOPPENHÖFER, AM (1993). « Egg predators of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar)(Col., Curculionidae) in Western Kenya ». In : *Journal of Applied Entomology* 116.1-5, p. 352-357.
- KOPPENHÖFER, AM, KV Seshu REDDY, G MADEL et MC LUBEGA (1992). « Predators of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar)(Col., Curculionidae) in western Kenya ». In : *Journal of Applied Entomology* 114.1-5, p. 530-533.
- KOPPENHÖFER, AM, KV Seshu REDDY et RA SIKORA (1994). « Reduction of banana weevil populations with pseudostem traps ». In : *International Journal of Pest Management* 40.4, p. 300-304.
- KOSMALA, Margaret, Andrea WIGGINS, Alexandra SWANSON et Brooke SIMMONS (2016). « Assessing data quality in citizen science ». In : *Frontiers in Ecology and the Environment* 14.10, p. 551-560.
- KRIZHEVSKY, Alex, Ilya SUTSKEVER et Geoffrey E HINTON (2012). « Imagenet classification with deep convolutional neural networks ». In : *Advances in Neural Information Processing Systems* 25, p. 1097-1105.
- KUHLMANN, M.L. (1994). « Indirect effects of a predatory gastropod in a seagrass community ». In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 183.2, p. 163-178. DOI : 10.1016/0022-0981(94)90085-X.
- (1997). « Regulation of fish reproduction by a predatory gastropod : An experimental investigation of indirect effects in a seagrass community ». In : *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 218.2, p. 199-214. DOI : 10.1016/S0022-0981(97)00074-9.
- KULYUKIN, Vladimir et Sarbajit MUKHERJEE (2019). « On video analysis of omnidirectional bee traffic : Counting bee motions with motion detection and image classification ». In : *Applied Sciences* 9.18, p. 3743.
- LANG, A. (2000). « The pitfalls of pitfalls : A comparison of pitfall trap catches and absolute density estimates of epigeal invertebrate predators in arable land ». In : *Anzeiger Fur Schadlingskunde* 73.4, p. 99-106. DOI : 10.1007/BF02956438.
- LAUSSODIÈRE, André (2007). *Le bananier et sa culture*. Editions Quae.
- LAURENT, Philippe *et al.* (2016). *Protection agroécologique des cultures*. Quae.

- LECUN, Y., Y. BENGIO et G. HINTON (2015). « Deep learning ». In : *Nature* 521.7553, p. 436-44. ISSN : 1476-4687 (Electronic) 0028-0836 (Linking). DOI : 10.1038/nature14539.
- LEDIG, Christian *et al.* (2017). « Photo-realistic single image super-resolution using a generative adversarial network ». In : *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*, p. 4681-4690.
- LEEVY, Joffrey L, Taghi M KHOSHGOFTAAR, Richard A BAUDER et Naeem SELIYA (2018). « A survey on addressing high-class imbalance in big data ». In : *Journal of Big Data* 5.1, p. 42.
- LESUEUR, Thomas *et al.* (2020). *Rapport de première phase de l'évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques*. Rapp. tech. Efese.
- LETOURNEAU, Deborah K, Julie A JEDLIKA, Sara G BOTHWELL et Carlo R MORENO (2009). « Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems ». In : *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, p. 573-592.
- LETOURNEAU, Deborah K. (1987). « The enemies hypothesis : tritrophic interactions and vegetational diversity in tropical agroecosystems ». In : *Ecology* 68.6, p. 1616-1622.
- LETOURNEAU, Deborah K. *et al.* (2011). « Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review ». In : *Ecological Applications* 21.1, p. 9-21. DOI : 10.1890/09-2026.1.
- LI, Q., F.K.K. WONG et T. FUNG (2021). « Mapping multi-layered mangroves from multispectral, hyperspectral, and LiDAR data ». In : *Remote Sensing of Environment* 258. DOI : 10.1016/j.rse.2021.112403.
- LIN, Tsung-Yi *et al.* (2014). « Microsoft coco : Common objects in context ». In : *European conference on computer vision*. Springer, p. 740-755.
- LIN, Tsung-Yi *et al.* (2017). « Focal Loss for Dense Object Detection ». In : *Proceedings of the IEEE International Conference on Computer Vision (ICCV)*.
- LINDEN, Valerie M. G. *et al.* (2019). « Ecosystem services and disservices by birds, bats and monkeys change with macadamia landscape heterogeneity ». In : *Journal of Applied Ecology*. Sous la dir. de Matthew STRUEBIG. DOI : 10.1111/1365-2664.13424.
- LIU, Wei *et al.* (2016). « Ssd : Single shot multibox detector ». In : *European conference on computer vision*. Springer, p. 21-37.
- LOEUILLE, Nicolas et Michel LOREAU (2005). « Evolutionary emergence of size-structured food webs ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102.16, p. 5761-5766. ISSN : 0027-8424. DOI : 10.1073/pnas.0408424102.
- LONGINO, J.T., J. CODDINGTON et R.K. COLWELL (2002). « The ant fauna of a tropical rain forest : Estimating species richness three different ways ». In : *Ecology* 83.3, p. 689-702. DOI : 10.1890/0012-9658(2002)083[0689:TAFOAT]2.0.CO;2.
- LOPES, Rogério B. *et al.* (2014). « Combination of the fungus *Beauveria bassiana* and pheromone in an attract-and-kill strategy against the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* ». In : *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 151.1, p. 75-85. DOI : 10.1111/eea.12171.
- LOPES, Rogério Biaggioni *et al.* (2011). « Virulence and horizontal transmission of selected Brazilian strains of *Beauveria bassiana* against *Cosmopolites sordidus* under laboratory conditions ». In : *Bulletin of Insectology* 64.2, p. 201-8.
- LÖVEI, Gábor L. et Marco FERRANTE (2017). « A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions ». In : *Insect Science* 24.4, p. 528-542. DOI : 10.1111/1744-7917.12405.
- LÖVEI, GL et V BROWN (1993). « Early season predation pressure in grasslands, of different age ». In : *Proceedings of the 6th Australasian Conference on Grassland Invertebrate Ecology*, p. 46-51.
- LUCAS, John A, Nichola J HAWKINS et Bart A FRAAIJE (2015). « The evolution of fungicide resistance ». In : *Advances in Applied Microbiology* 90, p. 29-92.

- LUCIFORA, L.O. et V.B. GARCÍA (2004). « Gastropod predation on egg cases of skates (Chondrichthyes, Rajidae) in the southwestern Atlantic : Quantification and life history implications ». In : *Marine Biology* 145.5, p. 917-922. DOI : 10.1007/s00227-004-1377-8.
- LUFF, M.L. (1975). « Some features influencing the efficiency of pitfall traps ». In : *Oecologia* 19.4, p. 345-357. DOI : 10.1007/BF00348110.
- MA, Athen *et al.* (2018). « A replicated network approach to ‘big data’ in ecology ». In : *Advances in Ecological Research* 59, p. 225-264.
- MAC AODHA, O. *et al.* (2018). « Bat detective—Deep learning tools for bat acoustic signal detection ». In : *PLoS Computational Biology* 14.3. DOI : 10.1371/journal.pcbi.1005995.
- MACARTHUR, R et O. E. WILSON (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Sous la dir. de Princeton University PRESS. ISBN : 0-691-08836-5.
- MACFADYEN, Sarina, Andrew P DAVIES et Myron P ZALUCKI (2015). « Assessing the impact of arthropod natural enemies on crop pests at the field scale ». In : *Insect science* 22.1, p. 20-34.
- MAGURRAN, Anne E (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Princeton university press.
- MAHMUD, Mufti, Mohammed Shamim KAISER, Amir HUSSAIN et Stefano VASSANELLI (2018). « Applications of Deep Learning and Reinforcement Learning to Biological Data ». In : *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems* 29.6, p. 2063-2079. DOI : 10.1109/TNNLS.2018.2790388.
- MANHÃES, Musa Morena Marcusso *et al.* (2016). « UUV Simulator : A Gazebo-based package for underwater intervention and multi-robot simulation ». In : *OCEANS 2016 MTS/IEEE Monterey*, p. 1-8. DOI : 10.1109/OCEANS.2016.7761080.
- MANNOCCI, Laura *et al.* (2021). « Leveraging social media and deep learning to detect rare megafauna in video surveys ». In : *Conservation Biology* n/a.n/a. DOI : <https://doi.org/10.1111/cobi.13798>.
- MARBURG, Aaron et Katie BIGHAM (2016). « Deep learning for benthic fauna identification ». In : *OCEANS 2016 MTS/IEEE Monterey*. IEEE, p. 1-5.
- MARTINEZ-SALINAS, Alejandra *et al.* (2016). « Bird functional diversity supports pest control services in a Costa Rican coffee farm ». In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 235, p. 277-288. DOI : 10.1016/j.agee.2016.10.029.
- MCBRIDE, W.J. et J.R. COURTER (2019). « Using Raspberry Pi microcomputers to remotely monitor birds and collect environmental data ». In : *Ecological Informatics* 54. DOI : 10.1016/j.ecoinf.2019.101016.
- MCKANE, Alan J et Barbara DROSSEL (2006). « Models of food web evolution ». In : *Ecological networks : linking structure to dynamics in food webs*, p. 223-243.
- MCKINNON, Aimee C. *et al.* (2016). « Beauveria bassiana as an endophyte : a critical review on associated methodology and biocontrol potential ». In : *Biocontrol* 62.1, p. 1-17. DOI : 10.1007/s10526-016-9769-5.
- MEEHAN, Timothy D, Ben P WERLING, Douglas A LANDIS et Claudio GRATTON (2012). « Pest-suppression potential of midwestern landscapes under contrasting bioenergy scenarios ». In : *PLoS One* 7.7, e41728.
- MEERBURG, B.G., G.R. SINGLETON et A. KIJLSTRA (2009). « Rodent-borne diseases and their risks for public health Rodent-borne diseases and their risks for public health ». In : *Critical Reviews in Microbiology* 35.3, p. 221-270. DOI : 10.1080/10408410902989837.
- MEISS, Helmut *et al.* (2020). *Comment mesurer les régulations naturelles in situ ?* <https://arena-auximore.fr/colloque-2020-compte-rendu/>.
- MÉTÉO-FRANCE (2020). *Bulletin Climatologique Mensuel - Novembre 2020 - 974 La Réunion*. Rapp. tech. Direction Inter Régionale Océan Indien.
- MIAO, Zhongqi *et al.* (2019). « Insights and approaches using deep learning to classify wildlife ». English. In : *Scientific Reports* 9. ISSN : 2045-2322. DOI : {10.1038/s41598-019-44565-w}.

- MIKOLOV, Tomáš *et al.* (2010). « Recurrent neural network based language model ». In : *Eleventh annual conference of the international speech communication association*.
- MOLLOT, Grégory (2014). « Biological regulations of *Cosmopolites sordidus* in the food web of banana agroecosystems ». Theses. Université d'Avignon.
- MOLLOT, Gregory *et al.* (2012). « New primary resource increases predation on a pest in a banana agroecosystem ». In : *Agricultural and Forest Entomology* 14.3, p. 317-323. DOI : 10.1111/j.1461-9563.2012.00571.x.
- MOLLOT, Gregory *et al.* (2014). « Cover Cropping Alters the Diet of Arthropods in a Banana Plantation : A Metabarcoding Approach ». In : *PLoS ONE* 9.4. Sous la dir. de Dawn Sywassink LUTHE, e93740. DOI : 10.1371/journal.pone.0093740.
- MOONEY, Kailen A *et al.* (2010). « Interactions among predators and the cascading effects of vertebrate insectivores on arthropod communities and plants ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107.16, p. 7335-7340.
- MÜLLER, C.B. et J. BRODEUR (2002). « Intraguild predation in biological control and conservation biology ». In : *Biological Control* 25.3, p. 216-223. DOI : 10.1016/S1049-9644(02)00102-0.
- MULLINS, DE et DG COCHRAN (1987). « Nutritional ecology of cockroaches ». In : *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*, J. Wiley & Sons, New York, p. 885-902.
- NAKAGAWA, Shinichi et Holger SCHIELZETH (2013). « A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 4.2, p. 133-142. DOI : <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>.
- NAKAMOTO, Atsushi et Nozomi NAKANISHI (2013). « Home Range, Habitat Selection, and Activity of Male Asian House Shrews, *Suncus murinus*, on Okinawa-Jima Island ». In : *Mammal Study* 38.3, p. 147-153. DOI : 10.3106/041.038.0303.
- NAYLOR, John C et Adrian FM SMITH (1982). « Applications of a method for the efficient computation of posterior distributions ». In : *Journal of the Royal Statistical Society : Series C (Applied Statistics)* 31.3, p. 214-225.
- NEUENSCHWANDER, P *et al.* (1988). « Prospects and proposals for biological control of *Cosmopolites sordidus* (Germar)(Coleoptera Curculionidae) in Africa. » In : *Nematodes and the Borer Weevil in Bananas. Present Status of Research and Outlook.*, p. 54-57.
- NIELSEN, Anders et Jordi BASCOMPTE (2007). « Ecological networks, nestedness and sampling effort ». In : *Journal of Ecology* 95.5, p. 1134-1141. DOI : <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01271.x>.
- NOROUZZADEH, M. S. *et al.* (2018). « Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning ». In : *Proc Natl Acad Sci U S A* 115.25, E5716-E5725. ISSN : 1091-6490 (Electronic) 0027-8424 (Linking). DOI : 10.1073/pnas.1719367115.
- OERKE, E-C (2006). « Crop losses to pests ». In : *The Journal of Agricultural Science* 144.1, p. 31-43.
- OFFENBERG, Joachim (2015). « REVIEW : Ants as tools in sustainable agriculture ». In : *Journal of Applied Ecology* 52.5. Sous la dir. de Jennifer FIRN, p. 1197-1205. DOI : 10.1111/1365-2664.12496.
- OGENGA-LATIGO, MW et R BAKYALIRE (1993). « Use of pseudostem traps and coefficient of infestation (PCI) for assessing banana infestation and damage by *Cosmopolites sordidus* Germar ». In : *African Crop Science Journal* 1.1.
- OGIER DU TERRAIL, Jean et Frédéric JURIE (2017). « On the use of Deep Neural Networks for the detection of small vehicles in ortho-images ». In : *IEEE International Conference on Image Processing*. Beijing, China.
- OKOLLE, Justin N *et al.* (2009). « Banana entomological research in Cameroon : how far and what next ». In : *The African Journal of Plant Science and Biotechnology* 3.1, p. 1-19.

- OKOLLE, N.J. (2020). « Alternatives to synthetic pesticides for the management of the banana borer weevil (*Cosmopolites sordidus*) (Coleoptera : Curculionidae). » In : *CAB Reviews : Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 15.026. DOI : 10.1079/pavsnr202015026.
- OLDEN, Julian D., Joshua J. LAWLER et N. LeRoy POFF (2008). « Machine Learning Methods Without Tears : A Primer for Ecologists ». In : *The Quarterly Review of Biology* 83.2, p. 171-193. DOI : 10.1086/587826.
- PANTOJA, Alberto, Rosa A. FRANQUI et Amparo SALAZAR (2007). « Recovery of *plaesius javanus erichson* from plantains in Puerto Rico ». English. In : *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 91.3-4, p. 215-217. ISSN : 0041-994X.
- PARASCHIV, Marius, Ricardo PADRINO, Paolo CASARI et Antonio Fernández ANTA (2020). « Very Small Neural Networks for Optical Classification of Fish Images and Videos ». In : *Global Oceans 2020 : Singapore-US Gulf Coast*. IEEE, p. 1-7.
- PARK, Junyoung *et al.* (2020). « Classification and morphological analysis of vector mosquitoes using deep convolutional neural networks ». In : *Scientific reports* 10.1, p. 1-12.
- PASQUET-ITAM, Johanna et Jérôme PASQUET (2018). « Deep learning approach for classifying, detecting and predicting photometric redshifts of quasars in the Sloan Digital Sky Survey stripe 82 ». In : *Astronomy & Astrophysics* 611, A97.
- PEREIRA, Talmo D *et al.* (2019). « Fast animal pose estimation using deep neural networks ». In : *Nature Methods* 16.1, p. 117-125.
- PERFECTO, Ivette (1994). « The transformation of Cuban agriculture after the cold war ». In : *American Journal of Alternative Agriculture* 9.3, p. 98-108. DOI : 10.1017/s0889189300005762.
- PERFECTO, Ivette et Antonio CASTIÑEIRAS (1998). « Deployment of the predaceous ants and their conservation in agroecosystems ». In : *Conservation biological control*. Elsevier, p. 269-289.
- PHILPOTT, Stacy M. et Inge ARMBRECHT (2006). « Biodiversity in tropical agroforests and the ecological role of ants and ant diversity in predatory function ». In : *Ecological Entomology* 31.4, p. 369-377. ISSN : 0307-6946. DOI : {10.1111/j.1365-2311.2006.00793.x}.
- PIANKA, Eric R. (1970). « On r- and K-Selection ». In : *The American Naturalist* 104.940, p. 592-597. DOI : 10.1086/282697.
- PICAULT, S, T CORBIÈRE *et al.* (2015). « The beecam and the agathe software : innovative tools to measure the activity of insect populations. » In : *Infos-Ctifl* 316, p. 39-45.
- PICCIN, Luca, Claire CERDAN, Claire DELFOSSE et Jean Paul DANFLOUS (2019). « Un acteur incontournable de l'approvisionnement en fruits et légumes à La Réunion : les bazardeurs de 1848 à aujourd'hui ». In : *Géocarrefour* 93.93/2.
- PIERCE, Becky M, Vernon C BLEICH, Cheryl-Lesley B CHETKIEWICZ et John D WEHAUSEN (1998). « Timing of feeding bouts of mountain lions ». In : *Journal of Mammalogy* 79.1, p. 222-226.
- PIMM, Stuart L. *et al.* (2015). « Emerging Technologies to Conserve Biodiversity ». In : *Trends in Ecology & Evolution* 30.11, p. 685-696. DOI : 10.1016/j.tree.2015.08.008.
- POEYDEBAT, Charlotte (2016). « Régulations écologiques d'un complexe de bioagresseurs du bananier dans un gradient de complexité végétale des agroécosystèmes ». Thèse de doct. Université de Montpellier.
- POEYDEBAT, Charlotte, Philippe TIXIER, Luc De Lapeyre De BELLAIRE et Dominique CARVAL (2017). « Plant richness enhances banana weevil regulation in a tropical agroecosystem by affecting a multitrophic food web ». In : *Biological Control* 114, p. 125-132. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2017.08.009.

- POISOT, T., N. MOUQUET et D. GRAVEL (2013). « Trophic complementarity drives the biodiversity-ecosystem functioning relationship in food webs ». In : *Ecology Letters* 16.7, p. 853-861. DOI : 10.1111/ele.12118.
- PONSARD, Sergine et Roger ARDITI (2000). « What can stable isotopes (^{15}N AND ^{13}C) tell about the food web of soil macro-invertebrates? ». In : *Ecology* 81.3, p. 852-864. DOI : 10.1890/0012-9658(2000)081[0852:WCSINA]2.0.CO;2.
- PORCHER, Emmanuelle, RL VERMEERSCH, Olivier BILLAUD et C PINARD (2019). « Observer pour comprendre les interactions de la biodiversité avec les pratiques agricoles : premiers résultats de l'Observatoire Agricole de la Biodiversité ». In : *Innovations Agronomiques* 75, p. 125-136.
- PORTER, John R. *et al.* (2014). « Food Security and Food Production Systems ». In : *Climate Change 2014 : Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Sous la dir. de FIELD, CB AND BARROS, VR AND DOKKEN, DJ AND MACH, KJ AND MASTRANDREA, MD AND BILIR, TB AND CHATTERJEE, M AND EBI, KL AND ESTRADA, YO AND GENOVA, RC AND GIRMA, B AND KISSEL, ES AND LEVY, AN AND MACCRACKEN, S AND MASTRANDREA, PR AND WHITE, LL. Intergovernmental Panel on Climate Change, p. 485-533. ISBN : 978-1-107-64165-5.
- POTE, J.M. et A.L. NIELSEN (2017). « Life stage specific predation of Halyomorpha halys (Stål) by generalist predators ». In : *Biological Control* 114, p. 1-7. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2017.07.007.
- POTTS, Simon G *et al.* (2016). « The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production ». In .
- POWLES, Stephen B et Qin YU (2010). « Evolution in action : plants resistant to herbicides ». In : *Annual Review of Plant Biology* 61, p. 317-347.
- PRETI, Michele, François VERHEGGEN et Sergio ANGELI (2021). « Insect pest monitoring with camera-equipped traps : strengths and limitations ». In : *Journal of Pest Science* 94.2, p. 203-217.
- PROPPE, D.S. *et al.* (2020). « Semi-portable solar power to facilitate continuous operation of technology in the field ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 11.11, p. 1388-1394. DOI : 10.1111/2041-210X.13456.
- QIU, Junfei *et al.* (2016). « A survey of machine learning for big data processing ». In : *EURASIP Journal on Advances in Signal Processing* 2016.1. DOI : 10.1186/s13634-016-0355-x.
- R CORE TEAM (2018). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- RATNADASS, Alain, Paula FERNANDES, Jacques AVELINO et Robert HABIB (2011). « Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems : a review ». In : *Agronomy for Sustainable Development* 32.1, p. 273-303. DOI : 10.1007/s13593-011-0022-4.
- RATNAYAKE, Malika Nisal, Adrian G DYER et Alan DORIN (2021a). « Towards Computer Vision and Deep Learning Facilitated Pollination Monitoring for Agriculture ». In : *Proceedings of the IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition*, p. 2921-2930.
- (2021b). « Tracking individual honeybees among wildflower clusters with computer vision-facilitated pollinator monitoring ». In : *Plos One* 16.2, e0239504.
- REDMON, Joseph, Santosh Kumar DIVVALA, Ross B. GIRSHICK et Ali FARHADI (2015). « You Only Look Once : Unified, Real-Time Object Detection ». In : *Corr abs/1506.02640*.
- REDMON, Joseph et Ali FARHADI (2016). « YOLO9000 : Better, Faster, Stronger ». In : *Corr abs/1612.08242*.
- (2018). « YOLOv3 : An Incremental Improvement ». In : *Corr abs/ 1804.02767*.

- REID, Walter V *et al.* (2005). *Ecosystems and human well-being-Synthesis : A report of the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press.
- REN, Shaoqing, Kaiming HE, Ross GIRSHICK et Jian SUN (2015). « Faster r-cnn : Towards real-time object detection with region proposal networks ». In : *Advances in neural information processing systems*, p. 91-99.
- ROCHE, R *et al.* (1975). « Comunicación preliminar sobre la hormiga *Tetramorium guineense*, control biológico del picudo negro del plátano ». In : *Revista De Agricultura*.
- ROCHE, Raul, Sergio ABREU *et al.* (1983). *Control del picudo negro del plátano (Cosmopolites sordidus) por la hormiga Tetramorium guineense*. Rapp. tech. Instituto de Investigaciones de Sanidad Vegetal.
- ROMERO-FERRERO, Francisco *et al.* (2019). « idtracker.ai : tracking all individuals in small or large collectives of unmarked animals ». In : *Nature Methods* 16.2, p. 179-182. DOI : 10.1038/s41592-018-0295-5.
- ROMEY-DALMAU, C., X. ESPADALER et J. PIÑOL (2012). « Abundance, interannual variation and potential pest predator role of two co-occurring earwig species in citrus canopies ». In : *Journal of Applied Entomology* 136.7, p. 501-509. DOI : 10.1111/j.1439-0418.2011.01671.x.
- ROOT, Richard B (1973). « Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassica oleracea*) ». In : *Ecological Monographs* 43.1, p. 95-124.
- ROSENBLATT, Frank F. (1958). « The perceptron : a probabilistic model for information storage and organization in the brain. » In : *Psychological Review* 65 6, p. 386-408.
- ROSENHEIM, Jay A *et al.* (1995). « Intraguild predation among biological-control agents : theory and evidence ». In : *Biological Control* 5.3, p. 303-335.
- ROVERO, Francesco, Fridolin ZIMMERMANN, Duccio BERZI et Paul MEEK (2013). « "Which camera trap type and how many do I need ?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. » In : *Hystrix* 24.2.
- RUIZ, Nataniel, Samuel SCHULTER et Manmohan CHANDRAKER (2018). « Learning To Simulate ». In : *CoRR* abs/1810.02513.
- RUMELHART, David E, Geoffrey E HINTON et Ronald J WILLIAMS (1986). « Learning representations by back-propagating errors ». In : *Nature* 323.6088, p. 533-536.
- RUSCH, A., R. BOMMARCO et B. EKBOM (2017). « Conservation Biological Control in Agricultural Landscapes ». In : *Advances in Botanical Research*. Elsevier, p. 333-360. DOI : 10.1016/bs.abr.2016.11.001.
- RUSCH, Adrien *et al.* (2016). « Agricultural landscape simplification reduces natural pest control : A quantitative synthesis ». In : *Agriculture, Ecosystems & Environment* 221, p. 198-204. DOI : 10.1016/j.agee.2016.01.039.
- RUSSAKOVSKY, Olga *et al.* (2015). « ImageNet Large Scale Visual Recognition Challenge ». In : *International Journal of Computer Vision (ijcv)* 115.3, p. 211-252. DOI : 10.1007/s11263-015-0816-y.
- SÁNCHEZ-BAYO, Francisco et Kris A.G. WYCKHUYS (2019). « Worldwide decline of the entomofauna : A review of its drivers ». In : *Biological Conservation* 232, p. 8-27. DOI : 10.1016/j.biocon.2019.01.020.
- SANTSCHI, F. (1923). *Revue des fourmis du genre Brachymyrmex*. Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires.
- SAVARY, Serge *et al.* (2019). « The global burden of pathogens and pests on major food crops ». In : *Nature Ecology & Evolution* 3.3, p. 430-439. DOI : 10.1038/s41559-018-0793-y.
- SCHAUSBERGER, P. et A. WALZER (2001). « Combined versus single species release of predaceous mites : Predator-predator interactions and pest suppression ». In : *Biological Control* 20.3, p. 269-278. DOI : 10.1006/bcon.2000.0908.

- SCHMITZ, Oswald J (2007). « Predator diversity and trophic interactions ». In : *Ecology* 88.10, p. 2415-2426.
- SCHWARTZ, Eli *et al.* (2018). « RepMet : Representative-based metric learning for classification and one-shot object detection ». In : *Arxiv Preprint Arxiv :1806.04728* 4323.
- SEIBOLD, Sebastian *et al.* (2018). « The Necessity of Multitrophic Approaches in Community Ecology ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 33.10, p. 754-764. ISSN : 0169-5347. DOI : <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.07.001>.
- SELVARAJU, Ramprasaath R *et al.* (2017). « Grad-cam : Visual explanations from deep networks via gradient-based localization ». In : *Proceedings of the IEEE international conference on computer vision*, p. 618-626.
- SEPÚLVEDA-CANO, Paula A, Juan C LÓPEZ-NÚÑEZ et Alberto SOTO-GIRALDO (2008). « Effect of two enthomopathogenic nematodes on *Cosmopolites sordidus* (Coleoptera : Dryophthoridae) ». In : *Revista Colombiana De Entomología* 34.1, p. 62-67.
- SETTLES, Burr (2011). « From theories to queries : Active learning in practice ». In : *Active Learning and Experimental Design workshop In conjunction with AISTATS 2010*. JMLR Workshop et Conference Proceedings, p. 1-18.
- SHIELDS, Morgan W. *et al.* (2019). « History, current situation and challenges for conservation biological control ». In : *Biological Control* 131, p. 25-35. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2018.12.010.
- SHINDE, Dr, Pankaj WADASKAR et Mahesh BHOYAR (2015). « Banana Weevil and Its Management ». In : *Indian Farmer* 2, p. 182-184.
- SILVER, David *et al.* (2018). « A general reinforcement learning algorithm that masters chess, shogi, and Go through self-play ». In : *Science* 362.6419, p. 1140-1144. ISSN : 0036-8075. DOI : 10.1126/science.aar6404.
- SIMONYAN, Karen et Andrew ZISSERMAN (2014). « Very deep convolutional networks for large-scale image recognition ». In : *Arxiv Preprint Arxiv :1409.1556*.
- SMITH, B.J. et D.J. REID (2016). « Silent assassins : predation of native New Zealand trichopteran eggs by non-native freshwater gastropods ». In : *Aquatic Insects* 37.4, p. 293-302. DOI : 10.1080/01650424.2016.1274767.
- SNYDER, W.E. et D.H. WISE (1999). « Predator interference and the establishment of generalist predator populations for biocontrol ». In : *Biological Control* 15.3, p. 283-292. DOI : 10.1006/bcon.1999.0723.
- SOW, Ahmadou *et al.* (2020). « DNA Metabarcoding as a Tool for Disentangling Food Webs in Agroecosystems ». In : *Insects* 11.5, p. 294.
- SRIDHAR, Vivek Hari, Dominique G. ROCHE et Simon GINGINS (2019). « Tracktor : Image-based automated tracking of animal movement and behaviour ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.6. Sous la dir. de Luca BÖRGER, p. 815-820. DOI : 10.1111/2041-210X.13166.
- SRIVASTAVA, Nitish *et al.* (2014). « Dropout : a simple way to prevent neural networks from overfitting ». In : *The journal of machine learning research* 15.1, p. 1929-1958.
- STEEN, Ronny (2017). « Diel activity, frequency and visit duration of pollinators in focal plants : in situ automatic camera monitoring and data processing ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 8.2, p. 203-213. DOI : <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12654>.
- STILING, Peter et Tatiana CORNELISSEN (2005). « What makes a successful biocontrol agent ? A meta-analysis of biological control agent performance ». In : *Biological Control* 34.3, p. 236-246. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2005.02.017.
- STUART, Simon N. *et al.* (2004). « Status and Trends of Amphibian Declines and Extinctions Worldwide ». In : *Science* 306.5702, p. 1783-1786. ISSN : 0036-8075. DOI : 10.1126/science.1103538.

- SUN, Xudong, Pengcheng WU et Steven C. H. HOI (2018). « Face detection using deep learning : An improved faster RCNN approach ». In : *Neurocomputing* 299, p. 42-50. ISSN : 0925-2312. DOI : 10.1016/j.neucom.2018.03.030.
- SUNDERMEYER, Martin, Ralf SCHLÜTER et Hermann NEY (2012). « LSTM neural networks for language modeling ». In : *Thirteenth annual conference of the international speech communication association*.
- SWANSON, A., M. KOSMALA, C. LINTOTT et C. PACKER (2016). « A generalized approach for producing, quantifying, and validating citizen science data from wildlife images ». In : *Conservation Biology* 30.3, p. 520-31. ISSN : 1523-1739 (Electronic) 0888-8892 (Linking). DOI : 10.1111/cobi.12695.
- SWANSON, AB *et al.* (2015). *Data from : Snapshot Serengeti, high-frequency annotated camera trap images of 40 mammalian species in an African savanna*. DOI : doi:10.5061/dryad.5pt92.
- SWARUP, Pranjal *et al.* (2021). « Giant panda behaviour recognition using images ». In : *Global Ecology and Conservation* 26, e01510.
- SYMONDSON, WOC, KD SUNDERLAND et MH GREENSTONE (2002). « Can generalist predators be effective biocontrol agents? » In : *Annual Review of Entomology* 47.1, p. 561-594.
- TELLIER, Chloé (2020). « Rapport de stage - Chargée de développement d'un modèle multi-agents des agrosystèmes ». Mém. de mast. AgroCampus Ouest.
- THÉBAULT, Elisa et Colin FONTAINE (2010). « Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks ». In : *Science* 329.5993, p. 853-856. ISSN : 0036-8075. DOI : 10.1126/science.1188321.
- THEROND, Olivier *et al.* (2017). *Volet "écosystèmes agricoles" de l'Evaluation Française des Ecosystèmes et des Services Ecosystémiques*. Rapp. tech. INRA.
- THOMAS, Chris D., T. Hefin JONES et Sue E. HARTLEY (2019). « "Insectageddon" : A call for more robust data and rigorous analyses ». In : *Global Change Biology* 25.6, p. 1891-1892. DOI : 10.1111/gcb.14608.
- THOMPSON, R.M. *et al.* (2012). « Food webs : Reconciling the structure and function of biodiversity ». In : *Trends in Ecology and Evolution* 27.12, p. 689-697. DOI : 10.1016/j.tree.2012.08.005.
- TILMAN, David *et al.* (2001). « Forecasting agriculturally driven global environmental change ». In : *Science* 292.5515, p. 281-284.
- TINZAARA, William *et al.* (2007). « The use of aggregation pheromone to enhance dissemination of *Beauveria bassiana* for the control of the banana weevil in Uganda ». In : *Biocontrol Science and Technology* 17.2, p. 111-124. DOI : 10.1080/09583150600937089.
- TIXIER, Philippe *et al.* (2013). « Weeds mediate the level of intraguild predation in arthropod food webs ». English. In : *Journal of Applied Entomology* 137.9, p. 702-710. ISSN : 0931-2048. DOI : {10.1111/jen.12060}.
- TONG, Kang, Yiquan WU et Fei ZHOU (2020). « Recent advances in small object detection based on deep learning : A review ». In : *Image and Vision Computing* 97, p. 103910. DOI : 10.1016/j.imavis.2020.103910.
- TOPPING, C.J. et K.D. SUNDERLAND (1992). « Limitations to the use of pitfall traps in ecological studies exemplified by a study of spiders in a field of winter wheat ». In : *Journal of Applied Ecology* 29.2, p. 485-491. DOI : 10.2307/2404516.
- TÓTH, B.P. et B. CZEBA (2016). « Convolutional neural networks for large-scale bird song classification in noisy environment ». In : t. 1609, p. 560-568.
- TRAORÉ, Lanciné (1996). *Facteurs biologiques de mortalité de Curculionidae en milieux tempérés et tropical*.
- TRESSON, Paul (2019). « Analyse du réseau d'interactions autour du charançon du bananier grâce à des réseaux de neurones ». In : *Printemps de Baillarguet*.

- TRESSON, Paul, Dominique CARVAL, Philippe TIXIER et William PUECH (2021a). « Hierarchical classification of very small objects : application to the detection of arthropod species ». In : *IEEE Access*, p. 1-1. DOI : 10.1109/ACCESS.2021.3075293.
- TRESSON, Paul, Philippe TIXIER, William PUECH et Dominique CARVAL (2019a). « Insect interaction analysis based on object detection and CNN ». In : *IEEE MMSP 2019*. Kuala Lumpur, Malaysia.
- (2021b). « Caractérisation des interactions écologiques autour du charançon du bananier ». In : *42emes journées des Entomophagistes*.
- (2021c). « The challenge of biological control of *Cosmopolites sordidus* Germar (Col. Curculionidae) : A review ». In : *Journal of Applied Entomology* 145.3, p. 171-181. DOI : 10.1111/jen.12868.
- TRESSON, Paul *et al.* (2019b). « CORIGAN : Assessing multiple species and interactions within images ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.11, p. 1888-1893. DOI : 10.1111/2041-210X.13281.
- TREVERROW, N., R. A. BEDDING, E. B. DETTMANN et C. MADDOX (1991). « Evaluation of entomopathogenic nematodes for control of *Cosmopolites sordidus* Germar (Coleoptera : Curculionidae), a pest of bananas in Australia ». In : *Annals of Applied Biology* 119.1, p. 139-145. DOI : 10.1111/j.1744-7348.1991.tb04852.x.
- TROUDET, Julien *et al.* (2017). « Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences ». In : *Scientific reports* 7.1, p. 1-14.
- TSCHARNTKE, T. *et al.* (2007). « Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale ». In : *Biological Control* 43.3, p. 294-309. DOI : 10.1016/j.biocontrol.2007.08.006.
- TSCHARNTKE, Teja *et al.* (2016). « When natural habitat fails to enhance biological pest control – Five hypotheses ». In : *Biological Conservation* 204, p. 449-458. DOI : 10.1016/j.biocon.2016.10.001.
- TSCHUMI, Matthias *et al.* (2018). « Rodents, not birds, dominate predation-related ecosystem services and disservices in vertebrate communities of agricultural landscapes ». In : *Oecologia* 188.3, p. 863-873. DOI : 10.1007/s00442-018-4242-z.
- TYLIANAKIS, J.M., R.K. DIDHAM, J. BASCOMPTE et D.A. WARDLE (2008). « Global change and species interactions in terrestrial ecosystems ». In : *Ecology Letters* 11.12, p. 1351-1363. DOI : 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x.
- URONU, BEMA (1992). « The Effect of Plant Resistance and Cultural Practices on the Population Densities of Banana Weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar) and on Banana Yield, 216 pp ». Thèse de doct. Ph. D. thesis, Kenyatta University, Nairobi, Kenya.
- VALMADRE, Jack *et al.* (2017). « End-to-end representation learning for correlation filter based tracking ». In : *Proceedings of the IEEE conference on computer vision and pattern recognition*, p. 2805-2813.
- VAN ETTEN, Adam (2018a). « Satellite Imagery Multiscale Rapid Detection with Windowed Networks ». In : *Corr abs/1809.09978*.
- (2018b). « You Only Look Twice : Rapid Multi-Scale Object Detection In Satellite Imagery ». In : *Corr abs/1805.09512*.
- VAN ZYL, Terence L, Matthew WOOLWAY et B ENGELBRECHT (2020). « Unique Animal Identification using Deep Transfer Learning For Data Fusion in Siamese Networks ». In : *2020 IEEE 23rd International Conference on Information Fusion (FUSION)*. IEEE, p. 1-6.
- VERHULST, Pierre Rançois (1838). « Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement ». In : *Corresp. Math. Phys.* 10, p. 113-121.
- VILARDEBO, A (1973). *The coefficient of infestation, criterion of evaluation of the degree of attack of banana plants by Cosmopolites sordidus Germ., the black banana weevil.*

- VILLON, Sebastien (2019). « Estimation automatisée sur vidéos de la biodiversité et de l'abondance des poissons coralliens ». Thèse de doct. Université de Montpellier.
- VILLON, Sébastien *et al.* (2020). « A new method to control error rates in automated species identification with deep learning algorithms ». In : *Scientific Reports* 10.1. DOI : 10.1038/s41598-020-67573-7.
- VINATIER, Fabrice (2010). « Dynamique spatiale du charançon du bananier en interaction avec le système de culture et l'organisation paysagère ». Thèse de doct. AgroParisTech.
- VINATIER, Fabrice et Claude VINATIER (2013). « Acoustic recording as a non-invasive method to detect larval infestation of *C. osmopolites sordidus* ». In : *Entomologia Experimentalis et Applicata* 149.1, p. 22-26.
- VINATIER, Fabrice *et al.* (2009). « COSMOS, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of *Cosmopolites sordidus* in banana fields ». In : *Ecological Modelling* 220.18, p. 2244-2254. ISSN : 0304-3800. DOI : 10.1016/j.ecolmodel.2009.06.023.
- VINATIER, Fabrice *et al.* (2010). « Radiotelemetry unravels movements of a walking insect species in heterogeneous environments ». In : *Animal Behaviour* 80.2, p. 221-229. DOI : 10.1016/j.anbehav.2010.04.022.
- VINSON, S Bradleigh (1976). « Host selection by insect parasitoids ». In : *Annual Review of Entomology* 21.1, p. 109-133.
- VINYALS, Oriol *et al.* (2019). *AlphaStar : Mastering the Real-Time Strategy Game StarCraft II*. <https://deepmind.com/blog/alphastar-mastering-real-time-strategy-game-starcraft-ii/>.
- WÄLDCHEN, Jana et Patrick MÄDER (2018). « Machine learning for image based species identification ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 9.11. Sous la dir. de Natalie COOPER, p. 2216-2225. DOI : 10.1111/2041-210X.13075.
- WANG, Lin *et al.* (2020). « YOLO Nano Underwater : A Fast and Compact Object Detector for Embedded Device ». In : *Global Oceans 2020 : Singapore-US Gulf Coast*. IEEE, p. 1-4.
- WANGER, Thomas C *et al.* (2011). « Endemic predators, invasive prey and native diversity ». In : *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences* 278.1706, p. 690-694.
- WAY, M J et K C KHOO (1992). « Role of Ants in Pest Management ». In : *Annual Review of Entomology* 37.1, p. 479-503. DOI : 10.1146/annurev.en.37.010192.002403.
- WAY, M.J., M.E. CAMMELL et M.R. PAIVA (1992). « Studies on egg predation by ants (Hymenoptera : Formicidae) especially on the eucalyptus borer *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera : Cerambycidae) in Portugal ». In : *Bulletin of Entomological Research* 82.3, p. 425-432. DOI : 10.1017/S0007485300041225.
- WEINSTEIN, Ben G. (2017). « A computer vision for animal ecology ». In : *Journal of Animal Ecology* 87.3. Sous la dir. de Laura PRUGH, p. 533-545. DOI : 10.1111/1365-2656.12780.
- WEINSTEIN, Ben G. *et al.* (2019). « Individual tree-crown detection in RGB imagery using semi-supervised deep learning neural networks ». In : *Remote Sensing* 11.11, p. 1309.
- WERE, Evans *et al.* (2015). « The banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar), is a potential vector of *Xanthomonas campestris* pv. *musacearum* in bananas ». In : *Canadian Journal of Plant Pathology* 37.4, p. 427-434.
- WETTERER, James K (2011). « Worldwide spread of the tropical fire ant, *Solenopsis geminata* (Hymenoptera : Formicidae) ». In : *Myrmecological news* 14.1, p. 21-35.
- WILBY, Andrew et Matthew B. THOMAS (2002). « Natural enemy diversity and pest control : patterns of pest emergence with agricultural intensification ». In : *Ecology Letters* 5.3, p. 353-360. DOI : 10.1046/j.1461-0248.2002.00331.x.
- WILBY, Andrew *et al.* (2005). « Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity ». In : *Ecological Entomology* 30.5, p. 497-501.
- WILKINSON, M., M.C. BELL et J.I.L. MORISON (2021). « A Raspberry Pi-based camera system and image processing procedure for low cost and long-term monitoring of forest canopy dynamics ». In : *Methods in Ecology and Evolution*. DOI : 10.1111/2041-210X.13610.

- WILLI, Marco *et al.* (2018). « Identifying animal species in camera trap images using deep learning and citizen science ». In : *Methods in Ecology and Evolution* 10.1, p. 80-91. ISSN : 2041-210X 2041-210X. DOI : 10.1111/2041-210x.13099.
- WILLIAMSON, M. (1996). *Biological Invasions*. T. 1. Springer.
- WILSON, Edward O. (2003). *Pheidole in the New World. A Dominant, Hyperdiverse Ant Genus*. ISBN : 0674002938.
- WOLCOTT, George N (1923). « The food of Porto Rican lizards ». In : *J Dept Agric Porto Rico* 7, p. 5-43.
- WU, Danzi *et al.* (2019). « Deep Learning with Taxonomic Loss for Plant Identification ». English. In : *Computational Intelligence and Neuroscience* 2019. ISSN : 1687-5265. DOI : {10.1155/2019/2015017}.
- WU, Meihong, Xiaoyan CAO et Shihui GUO (2020a). « Accurate detection and tracking of ants in indoor and outdoor environments ». In : *bioRxiv*.
- WU, Xiongwei, Doyen SAHOO et Steven C.H. HOI (2020b). « Recent advances in deep learning for object detection ». In : *Neurocomputing* 396, p. 39-64. DOI : 10.1016/j.neucom.2020.01.085.
- XUAN, Wei et Guangqiang YOU (2020). « Detection and diagnosis of pancreatic tumor using deep learning-based hierarchical convolutional neural network on the internet of medical things platform ». English. In : *Future Generation Computer Systems-The International Journal of Escience* 111, p. 132-142. ISSN : 0167-739X. DOI : {10.1016/j.future.2020.04.037}.
- YACHI, Shigeo et Michel LOREAU (1999). « Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment : the insurance hypothesis ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96.4, p. 1463-1468.
- ZEILER, Matthew D (2012). « Adadelta : an adaptive learning rate method ». In : *arXiv preprint arXiv :1212.5701*.
- ZHANG, Guoli, Ming WANG et Kai LIU (2019). « Forest fire susceptibility modeling using a convolutional neural network for Yunnan province of China ». In : *International Journal of Disaster Risk Science* 10.3, p. 386-403.
- ZOU, Yi *et al.* (2017). « Video monitoring of brown planthopper predation in rice shows flaws of sentinel methods ». In : *Scientific Reports* 7.1. DOI : 10.1038/srep42210.
- ZUUR, Alain F *et al.* (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. T. 574. Springer.

Glossaire et abréviations

Apprentissage automatique

Utilisation d’approches mathématiques et statistiques pour donner à un ordinateur la capacité d’apprendre à partir de données. 6, 11, 13

Auxiliaire

Un auxiliaire de culture est un organisme favorisant la culture, en participant à la régulation des bioagresseurs ou à la pollinisation par exemple. 3

Batch (*deep learning*)

Traitement par lot de plusieurs images. Lors de l’apprentissage d’un modèle en *deep learning*, l’apprentissage par batch permet d’améliorer la robustesse car plusieurs modifications de poids sont effectuées simultanément. Ainsi, les modifications communes à plusieurs exemples prendront plus d’importance. Ceci permet également d’alléger le transfert des images sur la mémoire de la carte graphique. 15

Batch normalisation (*deep learning*)

Recentrage et ré-étalonnage des entrées d’une couche de réseau de neurones autour d’une moyenne et d’une variance définies. Cette étape permet d’éviter des étalements de distribution des entrées d’une couche (*Internal Covariance Shift*) qui compliquent l’apprentissage. Voir IOFFE et SZEGEDY, 2015. 127

Bioagresseur

Organisme nuisible à une culture. Les bioagresseurs peuvent être des insectes ravageurs, des nématodes, des micro-organismes causant des maladies (bactéries, champignons, virus) ou des adventices rentrant en compétition avec la culture. 2

CBC

Contrôle Biologique par Conservation 2

Chrominance

Partie du signal d’une image correspondant à l’information de couleur. 9

Classifieur (*deep learning*)

Un classifieur est un modèle faisant correspondre une image à la classe lui correspondant. Lors de l’utilisation d’un classifieur, les informations de position, de recouvrement ou d’interactions entre différents objets représentés ne sont pas prises en compte. 15

CNN

Convolutional Neural Network 16

Contrôle biologique

"Utilisation d’organismes vivants pour supprimer un ravageur, réduire son abondance ou les dégâts qu’il génère" (EILENBERG *et al.*, 2001). Ce contrôle peut se faire par l’introduction d’organismes connus pour être des auxiliaires ou en favorisant les auxiliaires déjà présents dans l’agrosystème. 2

Entropie (analyse d'images)

Mesure statistique de l'aspect aléatoire d'une image I . Dans l'exemple présenté en introduction, l'entropie est calculée de manière locale,

$$H(I) = - \sum_{i=0}^{n-1} P(x_i) \log_2(P(x_i))$$

avec n la taille de l'alphabet (niveaux de gris) de la région concernée et x_i les valeurs des pixels. 9

Generative Adversarial Networks (*deep learning*)

Les réseaux antagonistes génératifs, couramment appelés GAN, sont une architecture de réseaux de neurones pour de la génération d'images réalistes. Deux réseaux sont placés en compétition : un générateur qui génère une image à partir d'un jeu de données d'entraînement et un discriminateur entraîné à déterminer si les images qui lui sont proposées sont réelles ou simulées. Au fur et à mesure de l'entraînement, le réseau générateur fournit des images de plus en plus proches des images réelles et le réseau discriminateur devient meilleur à distinguer la provenance des images. Le réseau générateur ainsi entraîné peut alors atteindre un grand degré de réalisme, moyennant un jeu de données suffisamment important. 126

Holométabole

Le développement des insectes holométaboles inclut des métamorphoses complètes. L'œuf puis la larve, la nymphe et enfin l'imago (adulte) diffèrent radicalement les uns des autres. 24

Imago

Désigne le stade final du développement d'un animal dont le développement se déroule en plusieurs phases. Généralement, chez les insectes holométaboles, on observe les stades œuf, larve et imago (adulte). 103

Indice de Shannon (écologie)

L'indice de Shannon est une mesure d'entropie pouvant être utilisée pour décrire la diversité spécifique d'un milieu.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

avec i une espèce du milieu, S la richesse spécifique d'un milieu et p_i la probabilité d'occurrence d'une espèce i par rapport au nombre total d'espèces S dans le milieu d'étude. L'indice de Shannon augmente avec la diversité spécifique. 131

Indice de Simpson (écologie)

L'indice de Simpson est une mesure statistique pouvant être utilisée pour décrire la diversité spécifique d'un milieu.

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

avec i une espèce du milieu, S la richesse spécifique d'un milieu et p_i la proportion d'une espèce i par rapport au nombre total d'espèces S dans le milieu d'étude. L'indice de Simpson traduit la probabilité de deux individus sélectionnés au hasard dans une population d'appartenir à la même espèce (il vaut 1 pour une population constituée d'une unique espèce et tend vers 0 pour un nombre infini d'espèces). 131

Inertie (*deep learning*)

L'ajout d'inertie dans le calcul de la descente de gradient permet de donner un poids plus important aux pas qui représentent une descente importante. Exemple issu de RUMELHART *et al.*, 1986 avec Q_i le facteur à minimiser lors de l'itération i et Δw le changement de poids effectué lors de l'apprentissage :

$$\begin{aligned}\Delta w &= \alpha \Delta w - \eta \nabla Q_i(w) \\ w &= w + \Delta w\end{aligned}$$

La valeur que prendra finalement w sera donc influencée (selon α et η) par l'importance du changement. Ceci permet par exemple d'éviter de dépasser un minimum local lors de l'apprentissage. 15

K- et r-sélection (écologie)

Proposé par MACARTHUR et WILSON, 1967 d'après les modèles de VERHULST, 1838 et développé par PIANKA, 1970, le modèle évolutif r/K décrivant des stratégies de reproduction des espèces en fonction des fluctuations de l'environnement. Selon ce modèle, l'évolution d'une population est régie par l'écart entre son niveau actuel et la population maximale permise par l'environnement. Ceci se traduit par l'équation suivante :

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

avec N la population étudiée, r son taux de reproduction et K la capacité porteuse de l'environnement. En suivant ce modèle, il est possible de décrire deux stratégies pour tendre vers un N maximal :

- La stratégie K avec une reproduction lente mais une faible mortalité afin d'avoir peu d'adultes qui exploitent les ressources de l'environnement. Ceci se traduit généralement par une reproduction lente, une grande durée de vie des individus, une protection des jeunes et une grande taille. Ce sera par exemple le cas de grands animaux comme des baleines ou des éléphants.
- la stratégie r avec une reproduction rapide, de nombreux individus pour exploiter les ressources de l'environnement mais également une forte mortalité. Ceci se traduit généralement par une reproduction rapide, une faible durée de vie des individus, une forte mortalité des jeunes et une petite taille. Ce sera par exemple le cas d'insectes ou de rongeurs.

Les espèces décrites selon les stratégies r ou K le sont sur un spectre continu. Par rapport à des mammifères, le charançon correspond plus à une stratégie r mais en comparaison à d'autres insectes et particulièrement aux espèces ravageuses des cultures, il peut être décrit comme une espèce K-sélectionnée. 24

Luminance

Partie du signal d'une image correspondant à l'information de luminosité. 10

Métabarcoding

Catalogage génétique de plusieurs espèces dans un même échantillon. 5

Ravageur

Espèce d'insecte considérée comme nuisible dans une culture. 2

Saturation (analyse d'images)

Évaluation de l'intensité d'une couleur. 10

Service écosytémique

Les services écosytémiques étant à l'interface entre le fonctionnement des écosystèmes et le bien être humain, les définitions sont plus ou moins étendues en fonction de la prise en compte de la valeur monétaire ou des dyservices par exemple. Récemment, LESUEUR *et al.*, 2020 propose la définition suivante: "l'utilisation par l'Homme des écosystèmes à son avantage. Un service peut être décrit à travers, les dimensions des écosystèmes considérées comme directement utiles, appelées fonctions des écosystèmes, (dimension biophysique), les avantages dérivés des fonctions d'un écosystème (dimension socio-économique) ou les usages associés. Les services écosytémiques, qui découlent de valeurs utilitaires, se distinguent des dimensions patrimoniales, complémentaires et qui découlent de valeurs non-utilitaires". Différentes définitions s'appliquant particulièrement au contexte agricole sont rappelées dans le rapport pour l'EFESE édité par l'INRA (THEROND *et al.*, 2017) 2

Tenseur

Un tenseur est un objet mathématique qui décrit une relation linéaire dans un espace vectoriel. On peut comprendre un tenseur comme une généralisation du concept de matrice dans un espace à N dimensions. 8

Texture (analyse d'images)

La texture est définie par l'arrangement spatial des couleurs ou des intensités dans tout ou partie de cette image. 9

Annexe A

Architectures des réseaux de neurones utilisés

Principe de fonctionnement de YOLO

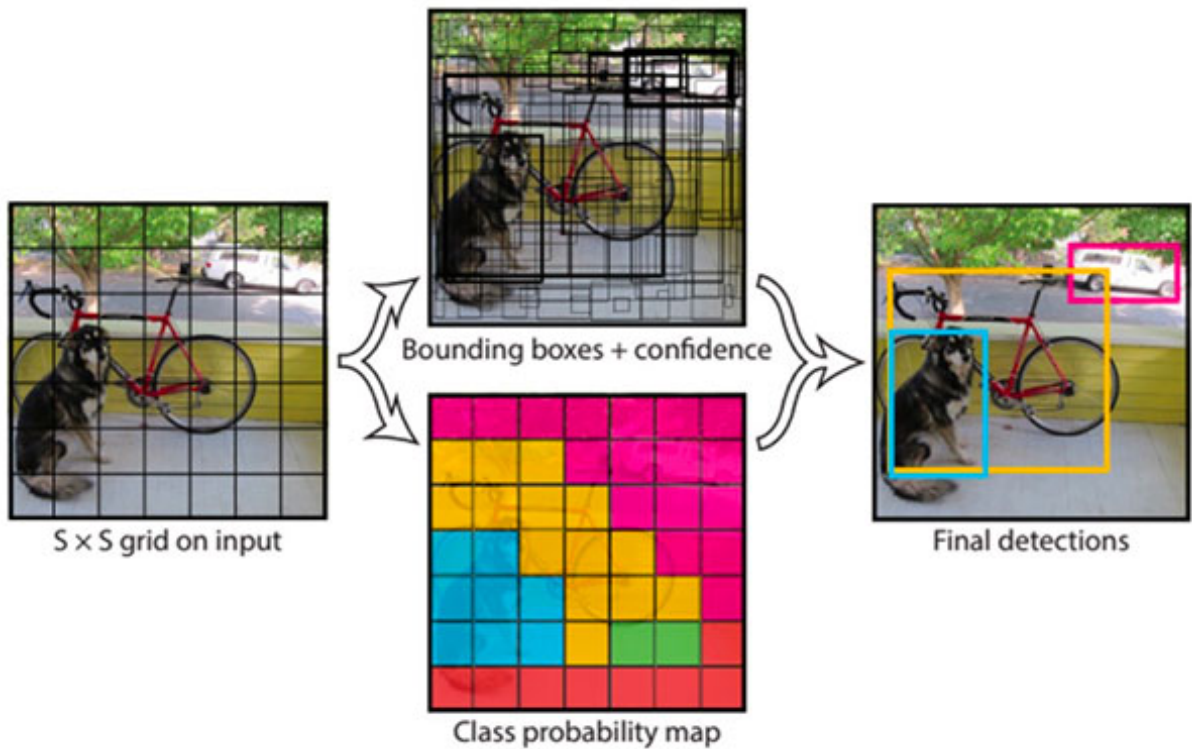


FIGURE A.1 – Figure extraite de REDMON *et al.*, 2015. Avec YOLO (*You Only Look Once*), la détection et la classification d'objet se fait au sein du même réseau. L'image originale est divisée en grille. À chaque subdivision est associée la probabilité d'appartenance à une classe et de contenir le centre d'une des boîtes englobantes. Ce réseau faisant partie de l'état de l'art depuis 6 ans, de nombreuses ressources existent pour en comprendre le fonctionnement et les performances, adaptés à différents niveaux de compréhension des réseaux de neurones et des principes de l'apprentissage profond, y compris une conférence TED de l'auteur :https://www.ted.com/talks/joseph_redmon_how_computers_learn_to_recognize_objects_instantly.

YOLOv3

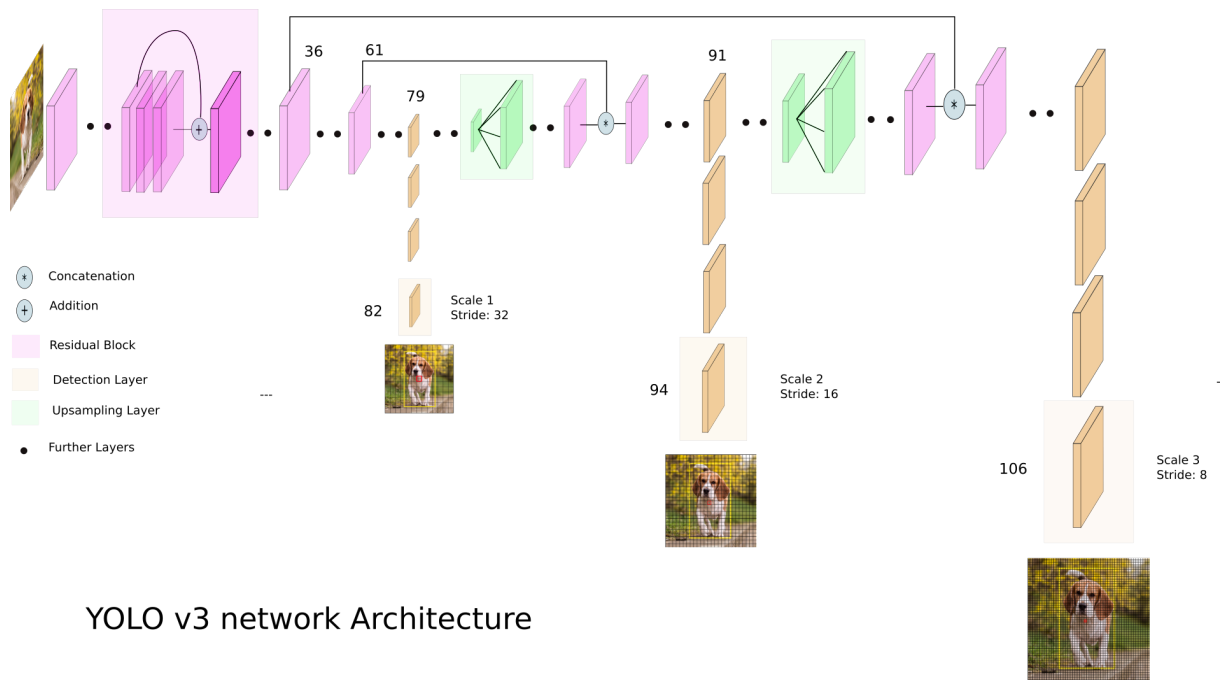


FIGURE A.2 – Figure extraite de <https://towardsdatascience.com/yolo-v3-object-detection-53fb7d3bfe6b>. YOLOv3 est issu d'améliorations incrémentielles sur YOLO sans grand changement dans le principe de fonctionnement. Les principales améliorations par rapport à la première version de YOLO sont l'utilisation de Darknet-53 comme blocs convolutionnels, la détection à plusieurs échelles de taille d'objets, un changement de la fonction de coût et la possibilité de classification multilabel (REDMON et FARHADI, 2018).

Squeezenet

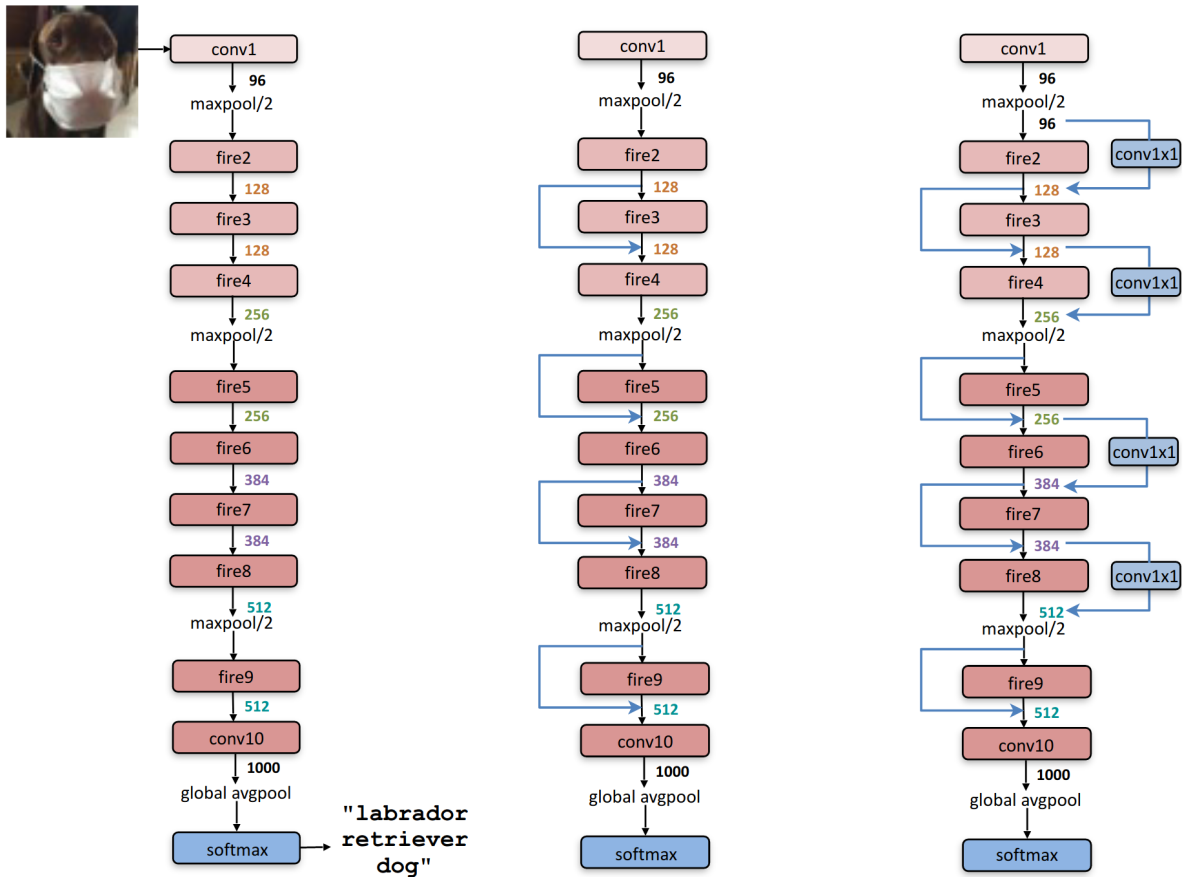


FIGURE A.3 – Figure extraite de IANDOLA *et al.*, 2016. Dans les travaux présentés ici, c'est la version de gauche (sans connections résiduelles) qui est utilisée. Ce réseau a la particularité d'obtenir de bons résultats pour une architecture très légère en comparaison d'autres réseaux utilisés en classification d'image.

Annexe B

Jeux de données et codes

Codes et jeux de données relatifs au chapitre 2

Code source de Corigan : <https://gitlab.com/ptresson/corigan>

Le jeux de donné Costa-Rica est disponible à : <https://datadryad.org/stash/dataset/doi:10.5061/dryad.t03b7b8>

Le code source pour la classification hiérarchique est disponible à <https://gitlab.com/ptresson/hierarchical-classification>

Le jeux de donné pour la classification hiérarchique est disponible à <https://www.lirmm.fr/~wpuech/dataset/HierarchicalClassification/>

Codes et jeux de données relatifs au chapitre 3

Soustraction de fond : https://gitlab.com/ptresson/rolling_average_background_detection

Le jeux de données images pour la prédation des adultes (après réduction de taille des images) sera prochainement disponible en dépôt Dataverse CIRAD.

Analyse statistique de la prédation des œufs : https://gitlab.com/ptresson/egg_predation_statistical_analysis

Le jeux de données images pour la prédation des œufs (après découpe des images) sera prochainement disponible en dépôt Dataverse CIRAD.

Analyse de dégâts sur section de bulbe de bananier : https://gitlab.com/ptresson/weevil_damage_analysis

Codes et jeux de données généraux

Sous réserve d'acceptation, le code source en L^AT_EX de ce manuscrit sera disponible à <https://gitlab.com/ptresson/manuscrit>

Annexe C

Spécifications techniques du matériel

Caméras

Panasonic Lumix DMC-FZ 3000

Intervallomètre réglé sur 30s pour 9999 images.

Mode iA (focus, aperture, ISO, flash auto)

Flash ouvert

Cartes SD 64 Go et 128 Go

Alimentation

Batteries externes Lithium-polymère DLH 24 000 mAh (modèle DY-BE2063) et 16 000 mAh (modèle DY-BE2016). Sortie USB 5V - 2,1A

DC coupler for DMW-DCC

adaptateur USB DC

Trépieds

Manfrotto MKBFRTA4

Boite de carri en plastique découpée pour protection contre la pluie.

Plaque de carrelage en pierre grise de 30 x 30 cm.

Hardware

Alienware 15 R4 (Intel i9 processor, 32 Go RAM 2666 MHz)

Nvidia ® GTX 1080 GPU (8 GB memory)

Utilisé avec Ubuntu 18.04 avec CUDA 9 et CUDNN 7

Annexe D

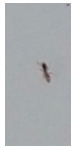
Liste des espèces mentionnées

Uniquement les animaux décrits à l'espèce sont mentionnés ici. Les individus identifiés de manière parataxonomique ne sont pas listés.

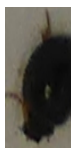
Invertébrés

Hyménoptères

<i>Brachymyrmex aphidicola</i>			
Embranchement	Arthropoda		
Classe	Insecta		
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	La Réunion	
<i>Camponotus atriceps</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Suspecté	
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	Costa-Rica	
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>			
Embranchement	Arthropoda		
Classe	Insecta		
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	La Réunion	
<i>Odontomachus bauri</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Larves	
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	Costa-Rica	
<i>Paratrechina longicornis</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Œufs observé	
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	La Réunion	
<i>Pheidole megacephala</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Bibliographie, œufs observé	
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	La Réunion	
<i>Pheidole radoszkowskii</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Larves, œufs observé	
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	Costa-Rica	
<i>Solenopsis geminata</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Bibliographie, larves, œufs observé	
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	Costa-Rica, La Réunion	

<i>Tapinoma melanocephalum</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Hymenoptera		
Famille	Formicidae		
<i>Technomyrmex albipes</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Hymenoptera		
Famille	Formicidae		
<i>Tetramorium bicarinatum</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Ceufs fortement suspecté	
Ordre	Hymenoptera	Lieu d'observation	
Famille	Formicidae	La Réunion	

Coléoptères

<i>Cheilomenes sulphurea</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Coleoptera		
Famille	Coccinellidae		
<i>Exochomus laevisculus</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Coleoptera		
Famille	Coccinellidae		
<i>Lanelater fuscipes</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Œufs fortement suspecté	
Ordre	Coleoptera	Lieu d'observation	
Famille	Elateridae	La Réunion	
<i>Psyllobora variegata</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Coleoptera		
Famille	Coccinellidae		

Hémiptères

<i>Ceroplastes sinensis</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Hemiptera		
Famille	Coccoidea		

<i>Dismococcus brevipes</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Hemiptera		
Famille	Coccoidea		
<i>Icerya seychellarum</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Insecta		
Ordre	Hemiptera		
Famille	Coccoidea		

Arachnides

<i>Isometrus maculatus</i>			
Embranchement	Arthropoda	Lieu d'observation La Réunion	
Classe	Arachnida		
Ordre	Scorpiones		
Famille	Buthidae		

Dermaptères

<i>Chelisoches morio</i>			
Embranchement	Arthropoda	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Insecta	Œufs fortement suspecté	
Ordre	Dermaptera	Lieu d'observation	
Famille	Chelisochidae	La Réunion	

Vertébrés

<i>Calotes versicolor</i>			
Embranchement	Chordata	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Reptilia	Adulte observé	
Ordre	Squamata	Lieu d'observation	
Famille	Agamidae	La Réunion	
<i>Mus musculus</i>			
Embranchement	Chordata	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Mammalia	Adulte observé	
Ordre	Rodentia	Lieu d'observation	
Famille	Muridae	La Réunion	
<i>Sclerophrys gutturalis</i>			
Embranchement	Chordata	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Amphibia	Adulte observé	
Ordre	Anura	Lieu d'observation	
Famille	Bufonidae	La Réunion	
<i>Suncus murinus</i>			
Embranchement	Chordata	Prédateur de <i>C. sordidus</i>	
Classe	Mammalia	Adulte observé	
Ordre	Soricomorpha	Lieu d'observation	

Annexe E

Supplementary materials Tresson *et al.* 2019

Supplementary Material 1 on CNN training, image processing and chosen parameters.

Paul Tresson^{1,2,3}, Philippe Tixier^{1,2}, William Puech³, Leïla Bagny Beilhe^{4,5}, Sacha Roudine^{4,5}, Christine Pagès^{4,5}, Dominique Carval^{1,2}

1 - CIRAD, UR GECO, Montpellier, France

2 - GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

3 - LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France

4 - CIRAD, UR Bioagresseurs, Montpellier, France

5 - Bioagresseurs, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Hardware and software specifications

We performed all neural network-related computations on an Alienware 15 R4 laptop (Intel i9 processor, 32 Go RAM 2666 MHz) with a Nvidia[®] GTX 1080 graphical processing unit with 8 GB of memory. We used Ubuntu 18.04 OS with CUDA 9 and CUDNN 7 to run the graphical processing unit. The pipeline was coded in Python 3.6. Object detection was performed within the Darknet framework using OpenCV 3.2.

CNN training and testing

The YOLOv3 model was then trained within the Darknet framework. Training was conducted with the following parameters: batch size = 64, momentum = 0.9, decay = 0.0005, and learning rate = 0.001. The model was trained over 49 500 iterations (meaning 160 epochs), starting from pre-trained layers (<https://pjreddie.com/media/files/darknet53.conv.74>).

Given our hardware, training on 95 images (corresponding to 10260 slices) required about 24 h. Testing on 93 original images (meaning 10 044 slices) required < 5 min. The performance of the model for different training dataset sizes is shown in Figure 2. In the following sections, we only present the results from the trained model obtained with a 95-image dataset. The presented state of the network shows maximal test performance and a test loss to training loss ratio of 1.01.

Detailed image processing

Slicing

Original images are sliced into $n_{slice} \times n_{slice}$ pixel slices. Slices are cropped with an overlap to reduce the risk of an object being cut off on the edge of a slice. Before model training, original labels are recomputed within the referential of the slice. An object is considered within a slice and its label recomputed if one of the following conditions are met:

- 1) Its centroid (x and y coordinates) are within the slice.
- 2) A minimal proportion P_{object} of the object appears on the image.
- 3) A minimal proportion P_{slice} of the slice is covered by the object.

Condition (1) ensures that the object appears in the sliced dataset. Condition (2) helps with small elements (e.g., antennas) that should not be learned by the model as a complete object. On the contrary, condition (3) helps with objects larger than a slice, so that the object would not only appear on the centroid slice. For model testing and use, images are sliced into slices of the same size as used in training.

Refining

Object detection is performed separately on each slice. Afterwards, detections are merged back together within the referential of the original image. Due to the overlap, some objects may be detected several times. To suppress potential duplicates, a refining step is added. Within an image, all detections of the same class are compared pairwise. If two bounding boxes A , of area $area_A$, and B , of area $area_B$ intersect, with $area_{int}$ the area of overlap, $area_{int}/area_A$ and $area_{int}/area_B$ ratios are computed. If one of these ratios exceeds a given OT (overlap threshold), only the largest box is retained. This decision rule allows the identification and suppression of duplicates that are mostly contained within another larger box. Detections are later filtered above a given minimal CT (confidence threshold). Then, refining can only raise precision by suppressing False Positives. On the other hand, it can only decrease recall by generating False Negatives (FN). To optimize refining, it is therefore needed to minimize the recall decrease and maximize the precision increase.

Parameter choice

We choose $n_{slice} = 416$ pixels and an overlap of 0.2. Each original image then generates 108 slices. Labels are kept for $P_{object} = 0.4$ and $P_{image} = 0.5$. We choose to maximize F1-score, we then selected an OT of 0.4 (see Fig. 1). Following this reasoning, we selected a CT of 0.2.

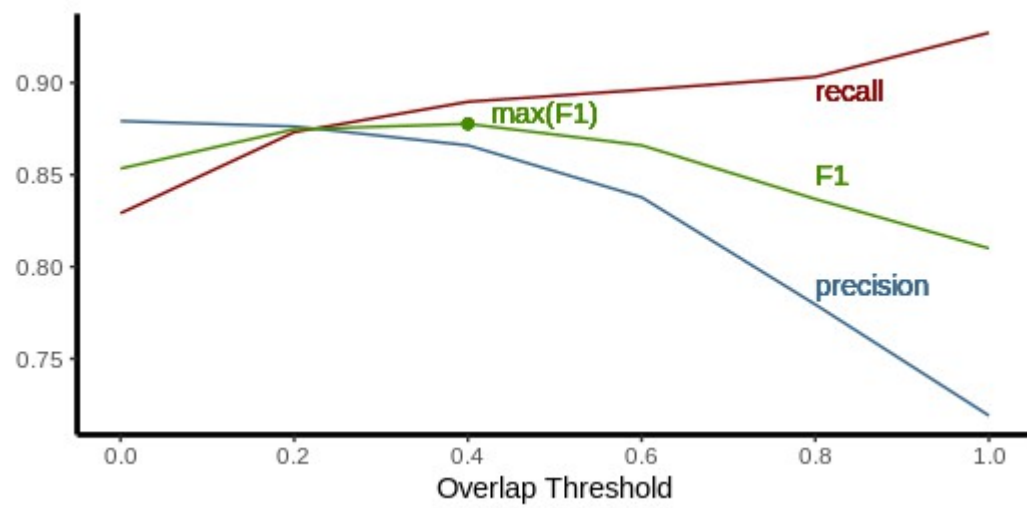


Figure 1. Precision, recall and F1-score as a function of the overlap threshold.

Supplementary Material 2 on sentinel prey experiment protocol.

Paul Tresson^{1,2,3}, Philippe Tixier^{1,2}, William Puech³, Leïla Bagny Beilhe^{4,5}, Sacha Roudine^{4,5}, Christine Pagès^{4,5}, Dominique Carval^{1,2}

1 - CIRAD, UR GECCO, Montpellier, France

2 - GECCO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

3 - LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France

4 - CIRAD, UR Bioagresseurs, Montpellier, France

5 - Bioagresseurs, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Protocol

We collected images in an agroforestry system in Turrialba (Costa Rica, 9°55'20.0"N 83°38'12.3"W) at 550 m above sea level. Banana and coffee trees were the main crops of the farming system.

We positioned a camera (Lumix FZ300) on a tripod (Manfrotto Befree Advanced) so that its lens was facing the ground at a distance of 160 mm. We fixed a light-brown sheet of A4 paper on a thin sheet of plywood, which we placed below the camera. Litter was placed onto the sheet borders to smooth the transition between the ground and paper. We estimated that the sheet represented a minor bias and greatly facilitated network learning. The camera photographed an area of 192 cm² (16 cm x 12 cm).

We protected the camera with a translucent hand-made shelter. We used a manual mode with an exposure time of 1/50 s, an opening of 4, an ISO of 400, a flash power of 1/40, and a resolution of 12 MP (3000 x 4000 pixels, i.e., 635 dpi). We took images during three nights at different locations (one location per night) in the field; we programmed the camera to take one picture every 30 s between 20:00 and 01:00 in two of the locations and between 18:00 and 23:00 in one of the locations, which is used to extent the number of classes in the train and test datasets. Before images were collected, we placed sentinel prey (living larvae and eggs of *Metamasius* sp. and dead or alive *Cosmopolites sordidus* adults) on the paper sheet to ensure that individuals of different species of invertebrates would be present in the field view and that interactions would occur.

We then labelled the images constituting the training and test set using the labelling image tool Labellmg (Tzutalin Git code 2015, <https://github.com/tzutalin/labellmg>). Several trainings were conducted on datasets of various sizes (5, 10, 20, 40, and 95 images). We selected images displaying as many classes and different situations as possible (e.g., crowded scenes, images from different sessions). The models for different training datasets were all evaluated on the same final test dataset of 93 images. In these images, we observed 4087 arthropods belonging to 24 classes: these included 21 species and morphospecies; three ant species were further labelled to caste (minor or major worker, i.e., small and large worker). The ecological applications were computed based on the detections of the network obtained with the first two full nights of recording (1191 images).

The classes correspond to taxonomic identification at the most precise taxonomic level that we were able to define. We identified the ants at the species and caste level (ex: *Solenopsis geminata* minor) based on observation of images and previous field and laboratory observations (Bolton 1990; Wilson 2003; Pacheco & Mackay 2013). We identified the other invertebrates at higher

taxonomic levels such as family or infra-order, and we identified several invertebrates as morphospecies (e.g., Aranae msp1).

References

- Bolton, B. (1990) The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, **15**, 267-282.
- Pacheco, J.A. & Mackay, W.P. (2013) *The systematics and biology of the New World ants of the Genus Solenopsis (Hymenoptera: Formicidae)*. The Edwin Mellen Press, Ltd.
- Wilson, E.O. (2003) *Pheidole in the New World*. – A Dominant. Hyperdiverse Ant Genus,

Supplementary Material 3: detection metrics on all classes

Paul Tresson^{1,2,3}, Philippe Tixier^{1,2}, William Puech³, Leïla Bagny Beilhe^{4,5}, Sacha Roudine^{4,5}, Christine Pagès^{4,5}, Dominique Carval^{1,2}

1 - CIRAD, UR GECO, Montpellier, France

2 - GECO, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

3 - LIRMM, Univ Montpellier, CNRS, Montpellier, France

4 - CIRAD, UR Bioagresseurs, Montpellier, France

5 - Bioagresseurs, Univ Montpellier, CIRAD, Montpellier, France

Table 1. AP per super-class and metrics on all classes (Precision, Recall, F1-Score, AP). Opiliones has been included in the spider super-class because of scarcity of observed specimens and shared morphological features with other arachnids.

Super-classes	Mean AP of super-classes (+ SD)	Classes	Precision	Recall	F1	AP	Train examples	Test examples	TP	FP	FN
Spider	0.64 ± 0.50	Araneae msp1	0.0	0.0	0.0	0.0	1	2	0	0	2
		Araneae msp2	1.0	1.0	1.0	1.0	11	8	8	0	0
		Araneae msp5	1.0	1.0	1.0	1.0	1	1	1	0	0
		Araneae msp6	0.0	0.0	0.0	0.0	1	1	0	1	1
		Araneae msp7	0.0	0.0	0.0	0.0	1	1	0	0	1
		Opiliones msp1	0.25	1.0	0.4	0.5	1	1	1	1	0
Cockroach	0.18 ± 0.15	Blattidae msp1	0.196	0.5	0.282	0.173	20	18	9	18	9
		Blattidae msp2	0.543	0.363	0.435	0.290	12	11	4	1	7
		Blattidae msp3	0.0	0.0	0.0	0.0	3	2	0	0	2
Ant	0.84 ± 0.29	<i>Camponotus atriceps</i> major	0.712	0.478	0.572	0.372	25	23	11	7	13
		<i>Camponotus atriceps</i> minor	0.513	0.724	0.600	0.415	60	58	42	36	16
		<i>Ectatomma ruidum</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0	2	0	0	2
		<i>Nylanderia</i> msp1	0.647	0.7	0.672	0.604	19	20	14	3	6
		<i>Odontomachus bauri</i>	0.366	0.5	0.423	0.287	12	8	4	14	4
		<i>Odontomachus erythrocephalus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0	1	0	0	1
		<i>Pheidole radoszkowskii</i> major	0.857	0.617	0.718	0.551	78	89	55	8	34
		<i>Pheidole radoszkowskii</i> minor	0.880	0.944	0.911	0.853	1128	1109	1048	115	62
		<i>Solenopsis geminata</i> minor	0.631	0.762	0.690	0.562	139	80	61	24	19
		<i>Wasmannia auropunctata</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	4	5	0	0	5
Larva	0.94 ± 0.00	<i>Metamasius</i> larva	0.961	0.952	0.956	0.928	296	294	280	12	14
Weevil	0.90 ± 0.00	<i>Cosmopolites sordidus</i>	0.929	0.952	0.940	0.900	173	167	159	16	10
Egg	0.85 ± 0.00	<i>Cosmopolites sordidus</i> egg	0.888	0.917	0.902	0.851	89	85	78	7	7
Slug	0.63 ± 0.55	Stylommatophora msp1	0.736	1.0	0.848	0.866	5	5	5	3	0
		Stylommatophora msp2	0.162	0.333	0.218	0.088	11	9	3	10	6

Annexe F

**Article présenté à la conférence
IEEE MMSP 2019**

Insect interaction analysis based on object detection and CNN

Paul TRESSON^{*†‡}, Philippe TIXIER^{*†}, William PUECH[‡], Dominique CARVAL^{*†}

^{*}CIRAD, UR GECO

[†]GECO, Univ Montpellier

[‡]LIRMM, Univ Montpellier, CNRS

Montpellier, France

Email: {paul.tresson,william.puech}@lirmm.fr

Abstract—Direct observation to study biodiversity can be time consuming, however, other methods often provide indirect measurements and are possibly biased. To solve these problems, images can be a useful tool and ecologists have started to rely more and more on images as a source of data and on automated image analysis. However, the existing methods mostly perform image classification. In this paper we present an efficient method based on object detection to access deeper information the content of an image. Using high resolution images, we built a pipeline to slice the original images, perform detections and later refine these observations. We illustrate the interest of this pipeline by using it on-field images taken in agroforestry banana-coffee systems to study invertebrate communities around the banana pests *Cosmopolites sordidus* and *Metamasius sp.* and the interactions between the different animals within this community. Experimental results show that our pipeline reaches 87.8% F1-score and allows us to successfully detect and identify 23 species and ant castes. These 23 species are divided into 7 super-classes, but the ant super-class, that shows more individuals and interactions is described more precisely. We are then able to study the interaction network between different species of this community and identify major predators of banana pests within this ecosystem.

Index Terms—Image processing, Animal detection, Interaction study, Convolutional Neural Network, Trophic networks, Sentinel prey experiment, On-field image.

I. INTRODUCTION

Understanding and quantifying interactions between species is a challenging task for ecologists. As images provide a rich source of data, they are used more and more by ecologists to access information about biodiversity, its behaviour and the interactions within a community. As a consequence, ecologists rely increasingly on image analysis and computer vision processes [1].

To date, one of the most developed applications of computer vision in ecology is the identification of species [2]. These kinds of applications are used in citizen-science initiatives [3] and rely mostly on classification [4] [5]. However, researchers tend to use object detection to analyze images [6] [7]. Studies that have used object detection in ecology so far perform on datasets featuring large objects on relatively low resolution

images and therefore encounter difficulties with images that contained numerous, small, or grouped objects.

For our purposes, we then sought inspiration in methods used in satellite image analysis, that also feature small objects and take large images as input [8].

This paper aims to propose a pipeline, based on computer vision, to reconstruct the interaction network and predation relationships among a community of small invertebrates. Images are taken during a sentinel-prey experiment to study predators of weevils *Cosmopolites sordidus* and *Metamasius sp.* as eggs, larvae or adults. These images are high resolution and display numerous small objects. To perform object detection, we rely on the use of deep learning and more precisely Convolutional Neural Networks (CNN). Here, we use the YOLOv3 model [9], which is now a state of the art network for object detection. However, to be able to work with high resolution images, we slice the original images into smaller slices that can be easily processed by the network. After detection is performed on each slice separately, detections are merged back together and refined. As we study invertebrates moving on a 2D surface, we can detect physical interactions between them as the intersection of associated bounding boxes.

We first present the proposed method in Section II, by developing the process of the pipeline with slicing and refining as well as the metrics used to assess its performances. Afterwards, we present experimental results in Section III. In particular, we present our dataset, the general performances of the pipeline, a detailed example and a focus on ants, which are a particularly important class of insect in the studied community. Finally, we analyze the invertebrate interaction network, as enabled by the pipeline. We conclude and give some perspectives in Section IV.

II. PROPOSED METHOD

A. Overview

To be able to use an object detection CNN with high resolution images featuring numerous small objects, we slice an original image into smaller slices. This allows us to perform detection without information loss due to resizing. For model training, slicing is performed and an object detection CNN is trained on the sliced dataset. For model testing and use, images

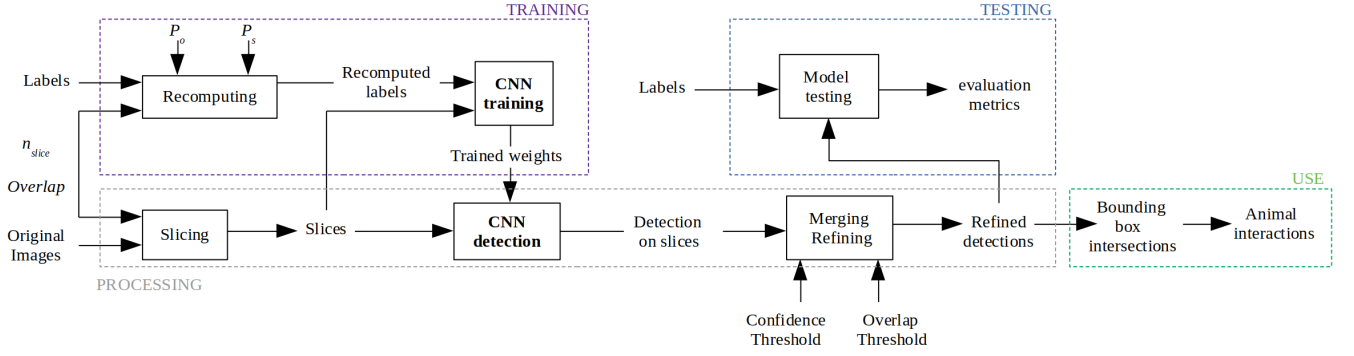


Fig. 1. Overview of the proposed method.

are sliced, detection is performed, detections are then merged back together and refined to suppress potential duplicates. The proposed method is summarized in Fig. 1.

B. Slicing

Original images are sliced into $n_{slice} \times n_{slice}$ pixel slices. Slices are cropped with an overlap to reduce the risk of an object being cut off on the edge of a slice. Before model training, original labels are recomputed within the referential of the slice. An object is considered within a slice and its label recomputed if one of the following conditions are met:

- 1) Its centroid (x and y coordinates) are within the slice.
- 2) A minimal proportion P_{object} of the object appears on the image.
- 3) A minimal proportion P_{slice} of the slice is covered by the object.

Condition (1) ensures that the object appears in the sliced dataset. Condition (2) helps with small elements (e.g., antennas) that should not be learned by the model as a complete object. On the contrary, condition (3) helps with objects larger than a slice, so that the object would not only appear on the centroid slice. For model testing and use, images are sliced into slices of the same size as used in training.

C. Refining

Object detection is performed separately on each slice. Afterwards, detections are merged back together within the referential of the original image. Due to the overlap, some objects may be detected several times. To suppress potential duplicates, a refining step is added. Within an image, all detections of the same class are compared pairwise. If two bounding boxes A , of area $area_A$, and B , of area $area_B$ intersect, with $area_{int}$ the area of overlap, $\frac{area_{int}}{area_A}$ and $\frac{area_{int}}{area_B}$ ratios are computed. If one of these ratios exceeds a given OT (overlap threshold), only the largest box is retained. This decision rule allows the identification and suppression of duplicates that are mostly contained within another larger box. Detections are later filtered above a given minimal CT (confidence threshold). Then, refining can only raise precision (see section II-D), by suppressing False Positives (FP). On

the other hand it can only decrease recall by generating False Negatives (FN). To optimize refining, it is therefore needed to minimize the recall decrease and maximize the precision increase.

D. Evaluation metrics

To assess model performances, refined detections are compared with ground truth labels. The *IoU* (Intersection over Union) is used to compare bounding boxes. Detections are accepted as True Positive (TP) if $IoU > 0.5$ and if the detected class is correct. Otherwise, the detection is counted as FP. As well, duplicates are counted as FP. If a ground truth object is missed, it is counted as FN. Performances are assessed with precision, recall, F1-score:

$$precision = \frac{TP}{TP + FP}, \quad (1)$$

$$recall = \frac{TP}{TP + FN}, \quad (2)$$

$$F1 = 2 \times \frac{precision \times recall}{precision + recall}. \quad (3)$$

For each class, the Average Precision (AP) is computed as the area under the precision-recall curve. AP is used to compare performances between classes. We rely on F1-score to assess the overall performances of the model.

E. CNN training

We use YOLOv3 [9] as CNN object detection model at the core of our pipeline. Training is conducted within the associated Darknet framework [10].

During training, data augmentation is performed on every batch with new random changes. Changes are applied to hue (up to 10% change), saturation (up to 50% change) and exposure (up to 50% change).

As we are working with a relatively small dataset, overfitting is a phenomenon to monitor. Test performances are monitored during training to prevent overfitting. Training is stopped when the pipeline shows maximal test performances. Also, the $\frac{test\ loss}{train\ loss}$ ratio is computed to assess possible overfitting

[11]. A ratio close to one ensures that the model does not reach overfitting.

F. Interactions

We observed animals walking on a 2D surface, we can thus use the intersection of bounding boxes to detect physical interactions between two individuals. After refining, every intersection between two bounding boxes is then counted as an interaction. As we work with bounding boxes and not masks, there may be intersections of bounding boxes without real physical contact. However, the intersection of bounding boxes ensures that animals are within very close range to each other. We chose to consider this as a physical interaction, as this means that at least one of the participants of the interaction is willing to engage physical contact with the other.

To provide further nuances, interactions are characterized depending on the known or observed behaviour of a species towards another. Interactions between predators and prey are labelled as *predation* if the prey is alive and *scavenging* if the prey is already dead at the beginning of the experiment. Interactions between two predators of different species are labelled as *competition*, whereas interactions between two predators of the same social species are labelled as *cooperation*. Finally, animals whose behaviour towards others were not clearly identified are labelled as *undefined*.

III. EXPERIMENTAL RESULTS

A. Dataset

We used a camera (Lumix FZ300) on a tripod (Manfrotto Befree Advanced) with the lens facing the ground (distance of 160 mm) with the following manual settings: exposure time of 1/50 s, opening of 4, ISO of 400, flash power of 1/40, resolution of 12MP (3,000 × 4,000 pixels). Prey-sentinels (dead and living adult weevils, weevil eggs and larvae) were deposited on a light-brown sheet of A4 paper, which was attached to a sheet of plywood. We programmed the camera to take one picture every 30 s during 5 hours and we replicated the experiments 3 times leading to a set of 1,800 images.

We used 95 images as a training dataset and 93 different images as a test dataset. We selected images displaying as many classes and as many different situations as possible (e.g., crowded scenes, images from different sessions). These images feature 4087 animals belonging to 23 classes with a mean of 21.8 objects per image. The average width of the object featured is 98.7 ± 64.5 pixels (2.4% of image width) and the average height of the objects featured is 98.1 ± 63.9 pixels (3.2% of image height). Our images then display numerous and small objects. In comparison, the Pascal VOC 2007 dataset [12] features a mean 3.12 objects per image with mean width and height of 30.1% and 38.8% respectively. After slicing, the slices containing objects feature a mean 1.73 objects of mean width and height of 21.8% and 21.9% respectively. This proves slicing eases the task of object detection CNN.

Animals were identified as the most precise class we were able to determine (down to ant caste). As presented in Table I, results are as well presented with these classes summarized

TABLE I
CLASSES AND CORRESPONDING SUPER-CLASSES.

Super-classes	Classes
Ant	<i>Camponotus atriceps</i> major
	<i>Camponotus atriceps</i> minor
	<i>Ectatoma ruidum</i>
	<i>Nylanderia</i> msp1
	<i>Odontomachus bauri</i>
	<i>Pheidole radoskowskii</i> major
	<i>Pheidole radoskowskii</i> minor
	<i>Solenopsis geminata</i> minor
Spider	<i>Wasmannia auropunctata</i>
	Araneae msp1
	Araneae msp2
	Araneae msp5
	Araneae msp6
	Araneae msp7
Cockroach	Opilones msp1
	Blattidae msp1
	Blattidae msp2
Slug	Blattidae msp3
	Stylommatophora msp1
Larva	Stylommatophora msp2
	<i>Metamasius</i> larva
Egg	<i>Cosmopolites sordidus</i> egg
Weevil	<i>Cosmopolites sordidus</i>

into 7 super-classes (ant, cockroach, weevil, spider, larva, egg, slug). For the interaction study, images from two full nights of recording are used, meaning a total of 1,191 images (some images providing no biological relevant information were removed).

B. slicing and refining parameters, CNN training

We choose $n_{slice} = 416$ pixels and an overlap of 0.2 (meaning 83 pixels). Each original image then generates 108 slices. Labels are kept for $P_{object} = 0.4$ and $P_{image} = 0.5$. We chose these parameters empirically according to the size of the objects featured in our dataset. We choose to maximize F1-score, we then selected an overlap threshold of 0.4 (see Fig. 2). Following this reasoning, we selected a confidence threshold of 0.2.

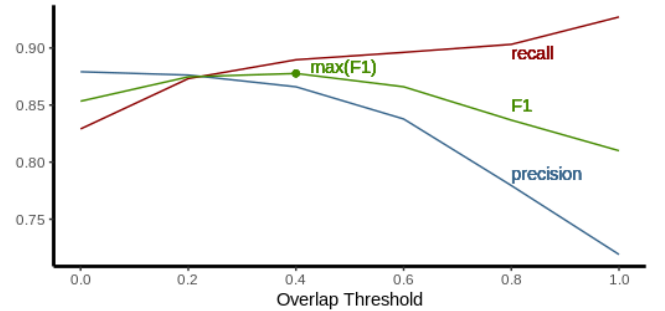


Fig. 2. Precision, recall and F1-score as a function of the overlap threshold.

Training is conducted with the following parameters: batch size = 64, momentum = 0.9, decay = 0.0005, and learning rate = 0.001. The model was trained over 49 500 iterations (meaning 160 epochs), starting from pre-trained layers (<https://>

TABLE II
AP PER SUPER-CLASS.

Super-classes	Classes	train	test	AP($\pm\sigma$)
Ant	9	1467	1395	0.84 $\pm$ 0.29
Cockroach	3	35	31	0.18 $\pm$ 0.15
Egg	1	89	85	0.85 $\pm$ 0.00
Larva	1	296	294	0.94 $\pm$ 0.00
Slug	2	16	14	0.63 $\pm$ 0.55
Spider	6	18	14	0.64 $\pm$ 0.50
Weevil	1	173	167	0.90 $\pm$ 0.00

//pjreddie.com/media/files/darknet53.conv.74). At 49 500 iterations, the $\frac{\text{test loss}}{\text{train loss}}$ ratio reaches 1.01 and test are performed, this ensures that overfitting is avoided.

C. Performances

AP per super-class are to be seen in Table II. Our pipeline reaches 86.6% precision, 88.9% recall and 87.8% F1-score on precise classes. By summarizing these classes into super-classes, precision, recall, and F1 rise to 89.6%, 91.2%, and 90.4% respectively. A confusion matrix on super-classes is presented in Fig. 3. Ants provide the most training examples, but also the most classes. Therefore they show a good AP, but it experiences strong variations between classes. Larvae and adult weevils have a very distinct appearance and so are easy for the network to locate and classify correctly. Cockroaches are relatively large insects in comparison to other classes featured here and have long antennas and legs that are difficult for the network to frame correctly, leading to FN and therefore a low AP.

As shown in Table III, overlap during slicing appears to be a necessary precaution, as all performance metrics are significantly lower without overlap than with an overlap. Precision drops significantly due to numerous FP. As we chose to maximize F1-score, the advantages of the overlap during slicing and of refining appear clearly.

Ground truth	weevil	1			2			159
	spider	4					10	
	slug					8		
	larva	3		1	280			2
	egg			78				
	cockroach		13					
	ant	1297			1		1	4
		Detection						
		ant	cockroach	egg	larva	slug	spider	weevil

Fig. 3. Confusion matrix on super-classes presented in Table I.

D. Robustness

Robustness of the method is partly ensured by slicing. During learning, the CNN is confronted with the majority of slices (8,221 out of 10,260, meaning 80.1%) featuring only

TABLE III
PERFORMANCES WITHOUT OVERLAP DURING SLICING AND WITHOUT REFINING.

Metric	Without overlap	Without refining	Overlap and refining
Precision	68.2%	71.4%	86.6%
Recall	79.7%	92.8%	88.9%
F1	73.5%	80.7%	87.8%

background, with several details and shapes that could be confused with animals. In fact, if trained on slices featuring objects only, a tradeoff between evaluation metrics happens. Using with precise classes, recall rises to 91.4%, meaning that the CNN generates less FN but precision drops to 81.1 %, meaning that the CNN generates more FP. As the CNN is only trained on slices with objects, it becomes better at finding them. However, since it has seen less confusing background cases, it is also more likely to mistake small branches or dirt for an insect. The maximal F1-score reached by the CNN is 85.6%, which is less than the value reached by a training sample with all background slices (87.8%).

E. Full Example

To illustrate detections processing during refining, we present a full example with an image belonging to the test dataset (see Fig. 4). The image is sliced into 108 slices and detection is performed separately on each slice. The overlap avoids FN, but then leads to several duplicates, that are counted as FP. Duplicates are mostly caused by overlap. For instance in Fig. 4, the larva is to be seen entirely on a slice and also partly on the neighbouring slice, where the same larva is also detected. This duplicate is then contained within the bounding box associated to the entire larva. After refining, the FP number on this example drops from 7 to 1, caused by a misclassification.

F. Focus on the ant super-class

Ants show more individuals and more classes than other super-classes. Therefore detail more precisely performances on this super-class. Confusion mostly happens between ants belonging to the same species and to different castes. For instance, *P. radoszkowskii* minor are mostly confused with *P. radoszkowskii* major and *Camponotus atriceps* minor with *Camponotus atriceps* major. The most common class is *Pheidole radoszkowskii* minor. As a consequence, this class is seen more often by the network during training and similar classes (e.g. *Nylanderia msp1* or *Solenopsis geminata* minor) are confused for *P. radoszkowskii* minor (see Fig. 5).

G. Interaction analysis

All interactions recorded between species are displayed in Fig. 6. Most of the interactions concern ants (6,688 interactions out of 6,972, meaning 95.9 %). The high number of ant-ant interactions is mostly caused by intraspecific interactions. For instance, e.g. *P. radoszkowskii* minor - *P. radoszkowskii* major account for 227 interactions and *P. radoszkowskii* minor - *P. radoszkowskii* minor for 1,004 interactions.

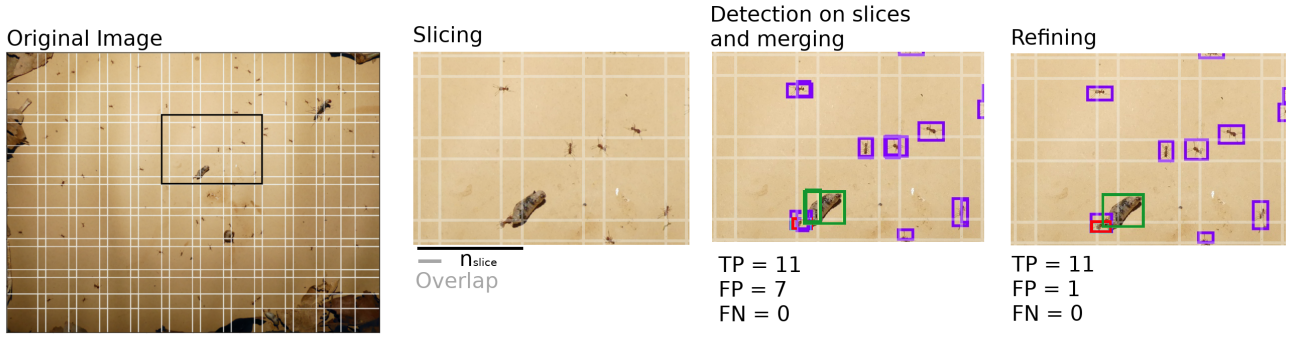


Fig. 4. Illustrated example of pipeline processing on an image from the test dataset.

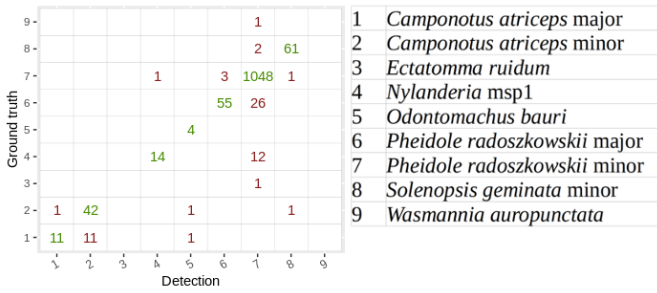


Fig. 5. Ant confusion matrix.

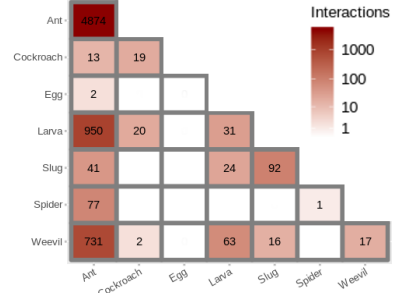


Fig. 6. Interaction matrix between each super-class.

In our dataset, ants appear to be the principal predators of the prey available (weevil, larvae and eggs). Cockroaches can be seen preying upon larvae and are also defined as predators. Interactions between ants or cockroaches towards other living species are therefore labelled as *predation*. Interactions between different predators happen when *competing* for a prey. However, spiders and slugs only seem to cross paths with other species without openly attacking or flying in front of another animal. Their relation towards other animals are labelled as *undefined*. Ants and cockroaches only succeed in attacking weevils if they are already dead and do not achieve predating a living individual. Their relationship towards weevils are then labelled as *scavenging*. Finally, ants of a same species, but different caste interact during *cooperation* to catch a prey. An interaction network representing interspecific interactions is drawn in Fig. 7. As their behaviour does not alter between classes, classes other than ants are summarized into super-classes for the sake of clarity. Based on the interaction number recorded here, *P. radoszkowskii* and *S. geminata* seem to be major actors in the observed community. Both are responsible for most of the interactions with *Metamasius* larvae. Furthermore, *S. geminata* are the primary consumers of *C. sordidus*. *S. geminata* also are the only recorded consumers of *C. sordidus* eggs.

IV. CONCLUSION

Ecological information presented in this paper is solely the result of a three night record and is therefore more illustrative

than really significant. However, this proves the relevance of this method for the study of animals and ecological networks.

Our pipeline enables us to handle high resolution images and to detect with high precision and recall numerous small objects belonging to several classes. Some of these invertebrates belong to visually similar classes and the network is able to correctly classify ants down to caste.

However, precision and recall could still be improved for rare classes. Also, unknown classes can be an issue and impact the significance of the ecological output. A way to handle these issues can be an implementation of a hierarchical classification. Such algorithms have already been successfully used in general object detection methods [13] as well as for handling ecological data [14].

We studied physical interactions as the intersection of overlapping bounding boxes, however interactions without physical contact can also be observed, such as flight of a prey before a predator. A tool to study this could be object tracking. Tools have recently been developed to perform tracking of multiple, small animals [15]. Further statistical and deep learning methods could then be used to analyze animal behaviour.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by the French National Research Agency under the Investments for the Future Program, referred to as ANR-16-CONV-0004. The Ph.D. thesis of P. Tresson was funded by CIRAD and #DigitAg grants.

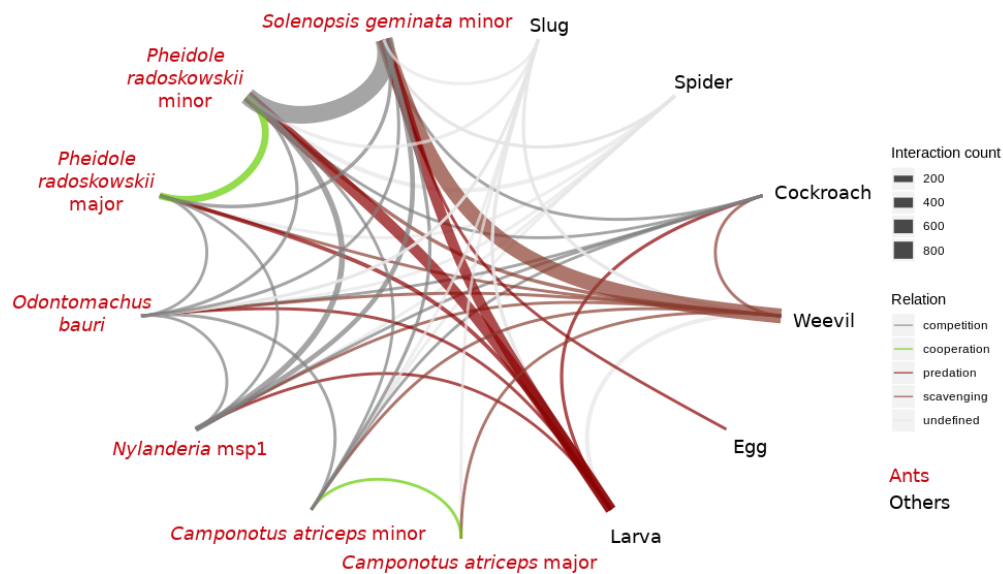


Fig. 7. Interaction network based on recorded interactions.

REFERENCES

- [1] S. L. Pimm, S. Alibhai, R. Bergl, A. Dehgan, C. Giri, Z. Jewell, L. Joppa, R. Kays, and S. Loarie, "Emerging technologies to conserve biodiversity," *Trends Ecol Evol*, vol. 30, no. 11, pp. 685–696, 2015. [Online]. Available: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26437636>
- [2] B. G. Weinstein, "A computer vision for animal ecology," *J Anim Ecol*, vol. 87, no. 3, pp. 533–545, 2018. [Online]. Available: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29111567>
- [3] A. Swanson, M. Kosmala, C. Lintott, and C. Packer, "A generalized approach for producing, quantifying, and validating citizen science data from wildlife images," *Conserv Biol*, vol. 30, no. 3, pp. 520–31, 2016. [Online]. Available: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27111678>
- [4] M. S. Norouzzadeh, A. Nguyen, M. Kosmala, A. Swanson, M. S. Palmer, C. Packer, and J. Clune, "Automatically identifying, counting, and describing wild animals in camera-trap images with deep learning," *Proc Natl Acad Sci U S A*, vol. 115, no. 25, pp. E5716–E5725, 2018. [Online]. Available: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29871948>
- [5] M. Willi, R. T. Pitman, A. W. Cardoso, C. Locke, A. Swanson, A. Boyer, M. Veldthuis, L. Fortson, and O. Gaggiotti, "Identifying animal species in camera trap images using deep learning and citizen science," *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 10, no. 1, pp. 80–91, 2018.
- [6] B. G. Weinstein, "Scene-specific convolutional neural networks for video-based biodiversity detection," *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 9, no. 6, pp. 1435–1441, 2018.
- [7] A. Loos, C. Weigel, and M. Köhler, "Towards automatic detection of animals in camera-trap images," *2018 26th European Signal Processing Conference (EUSIPCO)*, pp. 1805–1809, 2018.
- [8] A. V. Etten, "Satellite imagery multiscale rapid detection with windowed networks," *CoRR*, vol. abs/1809.09978, 2018. [Online]. Available: <http://arxiv.org/abs/1809.09978>
- [9] J. Redmon and A. Farhadi, "Yolov3: An incremental improvement," *CoRR*, vol. abs/1804.02767, 2018. [Online]. Available: <http://arxiv.org/abs/1804.02767>
- [10] J. Redmon, "Darknet: Open source neural networks in c," <http://pjreddie.com/darknet/>, 2013–2016.
- [11] I. Goodfellow, Y. Bengio, and A. Courville, *Deep Learning*. MIT Press, 2016, <http://www.deeplearningbook.org>.
- [12] M. Everingham, L. Van Gool, C. K. I. Williams, J. Winn, and A. Zisserman, "The pascal visual object classes (voc) challenge," *International Journal of Computer Vision*, vol. 88, no. 2, pp. 303–338, Jun. 2010.
- [13] J. Redmon and A. Farhadi, "YOLO9000: better, faster, stronger," *CoRR*, vol. abs/1612.08242, 2016. [Online]. Available: <http://arxiv.org/abs/1612.08242>
- [14] J. G. Colonna, J. Gama, and E. F. Nakamura, "A comparison of hierarchical multi-output recognition approaches for anuran classification," *Machine Learning*, vol. 107, no. 11, p. 21, 2018.
- [15] F. Romero-Ferrero, M. G. Bergomi, R. C. Hinz, F. J. H. Heras, and G. G. de Polavieja, "idtracker.ai: tracking all individuals in small or large collectives of unmarked animals," *Nature Methods*, vol. 16, no. 2, pp. 179+, FEB 2019.

Résumé

Le charançon noir *Cosmopolites sordidus* (Germar Col. Curculionidae) est le principal ravageur des bananiers. Afin de développer le contrôle biologique par conservation de *C. sordidus*, il est nécessaire d'identifier les espèces impliquées et de quantifier leurs impacts en termes de régulation. Les méthodes classiques pour estimer la régulation d'un ravageur par ses prédateurs sont souvent biaisées : limitées à certains groupes, avec des biais d'échantillonnage, sous-estimant certaines interactions. Afin de limiter ces biais, ce travail vise à utiliser une approche d'imagerie *in situ* et d'analyse automatique pour mieux comprendre les réseaux trophiques liés à *C. sordidus*.

Des expériences de proies sentinelles sous des caméras puis l'analyse des séquences d'images par des réseaux de neurones convolutifs se sont avérées efficaces pour déterminer les espèces présentes et leurs interactions (86,6 % de précision et 88,9 % de rappel pour la détection de 21 espèces différentes). Cette méthode rend également possible l'observation de la dynamique temporelle des événements de prédation, et des interactions non-trophiques comme la coopération entre individus d'une même espèce. Cette méthode est ensuite développée en intégrant une étape de classification hiérarchique afin d'améliorer la robustesse des analyses face à des jeux de données biologiques contraignants.

Sur l'île de la Réunion, des expériences de proies sentinelles vivantes (charançons adultes et œufs) ont été conduites sur cinq parcelles. Trois mille heures d'observation ont permis la capture de 375 000 images. L'analyse automatique des images (par soustraction de fond) a permis d'identifier les prédateurs et de quantifier la prédation des charançons adultes (33,6 %) et des œufs (58,7 %). De manière inattendue, la régulation des adultes de charançons a été effectuée par des vertébrés (Musaraignes *Suncus murinus*, Souris *Mus musculus*, lézards *Calotes versicolor* et crapauds *Sclerophrys gutturalis*). Jusqu'ici, le rôle des vertébrés dans la régulation du charançon du bananier semble donc avoir été sous-estimé ; la recherche d'ennemis naturels du charançon s'était jusqu'alors concentrée sur des arthropodes (fourmis, dermaptères, coléoptères, araignées).

Ces résultats permettent de revisiter l'aménagement des parcelles afin de favoriser le contrôle du charançon (habitats favorables aux vertébrés et à leur prédation). De manière plus générale, ces travaux suggèrent que l'importance des vertébrés dans le contrôle biologique pourrait être sous-estimée. Ces résultats confirment le potentiel de l'analyse d'images pour des études en écologie.

Mots-clefs : Analyse d'images, Contrôle biologique par conservation, Réseaux de neurones convolutifs, *Cosmopolites sordidus*.

Abstract

The banana weevil *Cosmopolites sordidus* (Germar Col. Curculionidae) is the most important pest of banana. In order to develop conservation biological control of *C. sordidus*, it is necessary to identify the species involved and to quantify their impacts in terms of regulation. Conventional methods to estimate the regulation of a pest by its predators are often biased : limited to certain groups, with sampling biases, underestimating certain interactions. In order to limit these biases, this work aims to use *in situ* images and automatic analysis approach to better understand the food webs related to *C. sordidus*.

Monitored sentinel prey experiments followed by the analysis of the image sequences by convolutional neural networks have been shown to be effective in determining the species present and their interactions (86.6% precision and 88.9% recall for the detection of 21 different species). This method also makes it possible to observe the temporal dynamics of predation events, and non-trophic interactions such as cooperation between individuals of the same species. This method is then further developed by integrating a hierarchical classification step in order to improve the robustness of the analyses in the face of constraining biological data sets.

On La Réunion Island, experiments with live sentinel prey (adult weevils and eggs) were conducted on five plots. Three thousand hours of observation allowed the capture of 375 000 images. Automatic image analysis (using background subtractio) identified predators and quantified predation of adult weevils (33.6%) and eggs (58.7%). Unexpectedly, regulation of adult weevils was performed by vertebrates (shrews *Suncus murinus*, mice *Mus musculus*, lizards *Calotes versicolor* and toads *Sclerophrys gutturalis*). Until now, the role of vertebrates in the regulation of the banana weevil seems to have been underestimated ; the search for natural enemies of the weevil had so far focused on arthropods (ants, dermaptera, beetles, spiders).

These results make it possible to revisit the management of plots in order to promote the biological control of the banana weevil (habitats favorable to vertebrates and their predation). More generally, this work suggests that the importance of vertebrates in biological control may be underestimated. These results confirm the potential of image analysis for ecological studies.

Keywords : Image analysis, Conservation biological control, Convolutional neural networks, *Cosmopolites sordidus*.